



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO
***HAMADRYAS* (NYMPHALIDAE: BIBLIDINAE) DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SANDRA NIEVES URIBE

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE
BOUSQUETS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CD. MX.

OCTUBRE, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO
***HAMADRYAS* (NYMPHALIDAE: BIBLIDINAE) DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SANDRA NIEVES URIBE

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE
BOUSQUETS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

OCTUBRE, 2018

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/941/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de agosto de 2018 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno(a) **NIEVES URIBE SANDRA** con número de cuenta **308296226** con la tesis titulada **"MORFOLOGÍA CORIÓICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO HAMADRYAS (NYMPHALIDAE: BIBLIDINAE) DE MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS**:

Presidente: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO
Vocal: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
Secretario: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO
Suplente: M. EN C. MOISÉS ARMANDO LUIS MARTÍNEZ
Suplente: DR. OMAR ÁVALOS HERNÁNDEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 27 de septiembre de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MMVA/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la realización de mis estudios a nivel de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al CONACyT por la beca otorgada durante la realización de este posgrado (Beca No. 612112; CVU 581652).

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA PAPIIT) a través del proyecto IN212418. Diversidad de los Papilionoidea *sensu lato* (Insecta: Lepidoptera): taxonomía de microestructuras, delimitación de especies y biogeografía; por el apoyo recibido para las recolectas y materiales empleados.

Al CONACyT mediante los proyectos CONACYT 224347 (Morfología, sistemática y biogeografía de Coleoptera, Lepidoptera y Siphonaptera) y CONACYT 284966 (Diversidad de los Papilionoidea *sensu lato* (Insecta: Lepidoptera): taxonomía de microestructuras, delimitación de especies y biogeografía) por el apoyo a recolectas, trabajo de gabinete y las facilidades otorgadas para la toma de fotografías en microscopio electrónico de barrido.

A los miembros del Comité Tutorial: el Dr. Jorge Enrique Llorente Bousquets, el Dr. Juan José Morrone Lupi y el M. en C. Enrique González Soriano, tanto por su paciencia y su tiempo durante el desarrollo de este proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A Jorge Llorente, con quien tuve la fortuna (de nuevo) de trabajar como su estudiante. Le agradezco por su apoyo durante todo este proceso, su profesionalismo al dirigirme aun estando en otro país, y la paciencia infinita que tiene al explicarme conceptos y cosas necesarias para consolidar este trabajo. No tengo palabras para expresarle mi gratitud al incorporarme a este equipo de trabajo, la gran libertad y confianza que me brinda al realizar las numerosas actividades que emprendo y auxiliarme en los diversos asuntos que surgen.

A los miembros del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, ya que gracias a ellos obtuve gran parte de los ejemplares para esta tesis. Y en especial a Armando Luis, Arturo Arellano y Marysol Trujano por su apoyo tanto en campo como en el trabajo de gabinete a lo largo de estos dos años, además de la orientación en varias cosas donde me encontraba un poco perdida.

A los miembros del jurado: M. en C. Moisés Armando Luis Martínez, M. En C. Enrique González Soriano, Dr. Omar Ávalos Hernández, Dr. Santiago Zaragoza Caballero y Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo, por sus comentarios y correcciones a la presente tesis, además del tiempo invertido en revisar el manuscrito.

A las M. en C. Berenit Mendoza Garfias e Isabel Vargas Fernández por sus atenciones en el montaje de ejemplares para la toma de fotografías en Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) y por la toma de fotografías en el MEB que se incluyen dentro de este trabajo respectivamente.

A la Dra. Carmen Pozo de la Tijera por las recolectas, obtención de abdómenes y el envío de éstos de la especie *Hamadryas julitta* en Quintana Roo.

A Adrián Flores por la realización de las ilustraciones del corion de *Hamadryas* y *Ectima*, aunque le resultaran bastante molestos por lo complejos que pudieran ser. Y por esas pequeñas pláticas entre tanto sobre música, juegos y chuches aparte del tema de los huevos.

A mi familia, quienes me apoyan y me dan ideas y ánimos para seguir adelante. En especial a mi mamá, quien hizo hasta lo imposible para que pudiera llegar hasta donde estoy.

A Tete, Lucy y Lenny, quienes fueron los que más estaban ahí mientras redactaba esto, quienes luego más distracciones me causaron, y quienes soportaron varias de mis crisis y frustraciones a la hora de redactar.

A Danny por aguantar tantas cosas: mi fuerte carácter, mis crisis en esos momentos donde creía que ya no tenía sentido continuar, o mi animosidad en temas que bien no entiende, pero celebra mi emoción. Por su apoyo tanto en la redacción, como en los momentos ajenos que me hicieron sentir fatal; por celebrar conmigo esos pequeños logros, por hacerme ver que no debo ser tan dura conmigo. Por eso y más, ¡mil gracias!

Y para mi viejita chula: jamás olvidaré todas esas pequeñas alegrías y sonrisas que nos brindaste todos estos años.

ÍNDICE

Lista de figuras	i
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivos	8
Antecedentes	9
Materiales y Método	
1. Recolección del material	13
2. Disección de abdómenes	16
3. Descripción coriónica	17
a) Tinción	17
b) Fotografía e ilustración	19
c) Glosario	19
4. Observación en microscopio electrónico de barrido (MEB)	19
a) Preparación	19
b) Observación	20
5. Síntesis gráfica de relaciones filogenéticas	20
Resultados	
1. Descripciones con tinción del corion	22
a) <i>Ectima thecla thecla</i>	22
b) <i>Hamadryas atlantis lelaps</i>	24
c) <i>H. februa ferentina</i>	26
d) <i>H. glauconome glauconome</i>	28
e) <i>H. julitta</i>	30
f) <i>H. iphthime joannae</i>	32
g) <i>H. guatemalena marmarice</i>	35
h) <i>H. feronia farinulenta</i>	37
i) <i>H. fornax fornacalia</i>	39
j) <i>H. amphinome mazai</i>	41

k) <i>H. laodamia saurites</i>	43
Cuadro 1. Comparación de los caracteres del corion	45
2. Observaciones en el MEB	
a) <i>Hamadryas atlantis lelaps</i>	50
b) <i>H. februa ferentina</i>	52
c) <i>H. glauconome glauconome</i>	54
d) <i>H. julitta</i>	56
e) <i>H. iphthime joannae</i>	58
f) <i>H. guatemalena marmarice</i>	60
g) <i>H. feronia farinulenta</i>	62
h) <i>H. fornax fornacalia</i>	64
i) <i>H. amphinome mazai</i>	66
j) <i>H. laodamia saurites</i>	68
3. Dendrogamas y progresiones morfológicas	
a) Sinopsis gráfica de filogenias de <i>Hamadryas</i>	71
b) Tendencias y progresiones morfológicas en el corion de <i>Hamadryas</i>	77
Discusión	
1. Empleo de las técnicas de tinción y MEB para el estudio del corion en el género <i>Hamadryas</i>	81
2. El corion como sistema de caracteres para Biblidinae y Ageroniina	83
3. Caracterización de los grupos <i>sensu</i> Jenkins (1983).	85
4. Comparación coriónica con las filogenias propuestas.	88
Conclusiones	97
Referencias	99
Apéndices	
1. Datos curatoriales	110
2. Glosario coriónico	112

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Vista dorsal y ventral de los imagos de cinco especies de *Hamadryas* y una de *Ectima* p.14

Figura 2. Vistas dorsal y ventral de los imagos de cinco especies de *Hamadryas*. p.15

Figura 3. Regionalización y estructuras generales del corion globoso. p.18

ILUSTRACIONES A PARTIR DE TINCIÓN DEL CORION

Figura 4. *Ectima thecla thecla*. p.23

Figura 5. *Hamadryas atlantis lelaps*. p.25

Figura 6. *Hamadryas februa ferentina*. p.27

Figura 7. *Hamadryas glauconome glauconome*. p.29

Figura 8. *Hamadryas julitta*. p.31

Figura 9. *Hamadryas iphthime joannae*. p-34

Figura 10. *Hamadryas guatemalena marmarice*. p.36

Figura 11. *Hamadryas feronia farinulenta*. p.38

Figura 12. *Hamadryas fornax fornacalia*. p.40

Figura 13. *Hamadryas amphinome mazai*. p.42

Figura 14. *Hamadryas laodamia saurites*. p.44

FOTOGRAFÍAS EN MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE BARRIDO (MEB)

Figura 15. *Hamadryas atlantis lelaps*. p.51

Figura 16 *Hamadryas februa ferentina*. p.53

Figura 17 *Hamadryas glauconome glauconome*. p.55

Figura 18 *Hamadryas julitta*. p.57

Figura 19 <i>Hamadryas iphthime joannae</i> .	p.59
Figura 20 <i>Hamadryas guatemalena marmarice</i> .	p.61
Figura 21 <i>Hamadryas feronia farinulenta</i> .	p.63
Figura 22 <i>Hamadryas fornax fornacalia</i> .	p.65
Figura 23 <i>Hamadryas amphinome mazai</i> .	p.67
Figura 24 <i>Hamadryas laodamia saurites</i> .	p.69

DENDROGRAMAS Y TENDENCIAS CORIÓNICAS EN HAMADRYAS

Figura 25 Dendrograma con base en Garzón-Orduña (2012).	p.72
Figura 26 Dendrograma con base en Murillo-Hiller (2012).	p.73
Figura 27 Dendrograma con base en Garzón-Orduña et al. (2013).	p.75
Figura 28 Dendrograma con base Garzón-Orduña et al. (2017).	p.76
Figura 29 Tendencias en el corion para el género <i>Hamadryas</i> .	p.80

RESUMEN

Se realizó el estudio de la morfología del corion en las diez especies del género *Hamadryas* presentes en México, mediante las técnicas de tinción coriónica y empleo de microscopio electrónico de barrido (MEB). Se efectuaron recolectas entre los años 2013 y 2017 para la obtención de hembras de las especies de interés, las cuales se sacrificaron y cuyos abdómenes se seccionaron para disección posterior; los abdómenes se conservaron en viales con alcohol al 70%. Las disecciones de abdómenes permitieron la obtención, descripción e ilustración del corion de las diez especies mexicanas, así como la de *Ectima thecla thecla*, especie perteneciente al género hermano de *Hamadryas*. El corion de *Hamadryas* es del tipo globoso con forma cuasiesferoidal, retícula poligonal múltiple con diferenciaciones en ciertas zonas/regiones, y lomos con macroceldas en sus cimas que surgen en el tercio apical; estas características son muy distintas a las presentes en la mayoría de taxones de Biblidinae, e inclusive con las que se encuentran en la literatura para los géneros *Batesia* y *Panacea*, los cuales pertenecen a su misma subtribu (Ageroniina). La técnica de tinción permitió la caracterización del corion para el género y cada una de las especies sin dañar la forma y estructuras; el empleo del MEB reveló detalles de ultraestructura como la roseta micropilar y la disposición de los aerópilos en el corion. Los caracteres obtenidos del corion respaldan la división de grupos propuesta por Jenkins y la propuesta filogenética de Garzón-Orduña, a la vez que demuestran su potencial para emplearse como un sistema de caracteres a niveles infra y supraespecífico. Los imagos preparados, así como los abdómenes diseccionados se depositaron en la colección ABD del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

ABSTRACT

The study of the corion morphology of ten species of the genera *Hamadryas* present in Mexico was carried out, using chorionic staining techniques and the use of the scanning electron microscope (SEM). Recollections of specimens were done between 2013 and 2017 to obtain females of the species of interest, which were sacrificed and whose abdomens were sectioned for further dissection; the abdomens were conserved in vials with 70% alcohol. The dissections of abdomens allowed to describe and illustrate the chorion of the ten Mexican species, as well as that of *Ectima thecla thecla*, a species belonging to the sister grove (*Hamadryas*). *Hamadryas*' chorion is of the globose type, with quasi-spheroidal shape, multiple polygonal grid with differentiation in certain zones/regions, and knolls that arise in the apical third of the egg with macrocells in their summits; those characteristics are very different from those present in the majority of Biblidinae taxa, and even with those found in the literature for the genera *Batesia* and *Panacea*, which belong to the same subtribe (Ageroniina). The staining technique allowed the characterization of the chorion for the genus and each of the species without damaging the shape and structures; the use of SEM revealed particular details of ultrastructure such as the micropilar rosette and the disposition of the aeropiles in the chorion. The corionic's characters support the division of the groups as they were proposed by Jenkins and the phylogenetic proposal of Garzón-Orduña, while demonstrating its potential to be used as a character system at infra and supraspecific levels. The prepared imagos, and the dissected abdomens were deposited in the ABD collection of the Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" of the Facultad de Ciencias of the UNAM.

INTRODUCCIÓN

El género *Hamadryas* se compone de mariposas con envergadura mediana (40-80mm), pertenecientes a la subfamilia Biblidinae (Biblidini, Ageroniina) (Lamas 2004). Se caracteriza por tener antenas largas y delgadas, con márgenes blancos con negro y alrededor de 48 artejos (nueve forman la maza antenal); presentan abultamientos en las bases de la mitad proximal de las venas subcostal y cubital, así como la presencia de *rami* laterales en el esternito terminal del macho (Jenkins 1983). La mayoría son monomórficas aunque otras presentan dimorfismo sexual marcado (Garzón-Orduña 2012). El patrón de coloración 'calico' de sus alas es bastante característico para el género, así como su pose con las alas abiertas contra el sustrato y de cabeza, así como la capacidad de generar sonidos con las alas por algunas de sus especies; los nombres coloquiales que tienen son a raíz de dichas características: 'calicos', 'tabletas', 'tronadoras', 'matracas' o 'rechinadoras' en español; 'crackers' en inglés, o 'estaladeiras' en portugués (Jenkins 1983, Garzón-Orduña 2012, Murillo-Hiller 2012).

Es un género estrictamente neotropical (Monge-Nájera y Hernández 1991), con una distribución desde el sureste de Texas, USA hasta el norte de Argentina, registrándose también en varias islas del Caribe (Monge-Nájera y Gómez-Figueroa 2003). De las 20 especies del género, ocho se encuentran tanto en Centro como en Sudamérica, cuatro están restringidas a México y Centroamérica, y ocho son sólo de Sudamérica —seis exclusivas de la cuenca del Amazonas— (Jenkins 1983). Para México, se tienen registrados 14 taxones a nivel específico (spp. y sspp.), por lo que se considera el género más diverso de las Biblidinae en el país; cinco de éstos se consideran endémicos, representando 16.6% del endemismo total de Biblidinae en México (Trujano-Ortega 2012).

MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

Los imagos se encuentran tanto en bosques riparios y áreas de crecimiento secundario, como en áreas conservadas de bosque tropical perennifolio y subcaducifolio. Usualmente se posan en la parte soleada de los troncos de los árboles pero en sitios donde existan pequeñas partes sombreadas por el follaje (Jenkins 1983, Monge-Nájera y Gómez-Figueroa 2003), así como en construcciones humanas como postes de concreto o en las paredes de casas cercanas a áreas boscosas.

Su estudio se considera particularmente difícil al no encontrarse en flores, sino los adultos son crípticos con las cortezas de árboles, alimentándose principalmente de los frutos en descomposición; además de que la manipulación y cautiverio afecta sensiblemente a los adultos (Monge-Nájera y Gómez-Figueroa 2003). Entre los frutos que más le atraen, se encuentran el mango, la guanábana, naranja, guayaba, mamey y la yaca (Jenkins 1983); sin embargo, hay reportes de atracción hacia heces humanas, de perro o de cerdo.

Los adultos pasan la mayor parte del tiempo posados sobre los troncos, pero al ser perturbadas pueden huir a otro lugar (Murillo-Hiller y Córdoba-Alfaro 2013) o producir sonido de manera frenética y fuerte hacia el invasor, pareciendo ser 'territoriales' (principalmente los machos); aunque se reporta más como una conducta belicosa de las especies (Ross 1963) o de reconocimiento sexual (Garzón-Orduña 2012). El mecanismo de producción de sonido todavía no queda claro; hay hasta siete diferentes propuestas (Marini-Filho y Benson 2010), pero son dos de ellas las que tienen mayor aceptación (*v. gr.* Otero 1990, Monge-Nájera et al. 1998, Yack et al. 2000): el choque de las venas hinchadas de las alas anteriores, o la existencia de un órgano espiral en dicha región de las venas.

MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

Los adultos se reproducen en todas las épocas del año ya que pueden presentar una longevidad de hasta 14 meses (Monge-Nájera et al. 1998); depositan los huevos sobre hojas de *Dalechampia* y *Tragia* (Euphorbiaceae) principalmente, aunque se tienen registros dudosos de oviposiciones sobre Leguminosae, Compositae y Aristolochiaceae (Jenkins 1983). Se ha observado que pueden ovipositar de manera individual o en 'cadenas', ya sea en el envés o el as de las hojas (Muyschondt y Muyschondt 1975a,b,c).

Las larvas eclosionan entre los 3-6 días después de la oviposición y no presentan competencia interespecífica por el alimento, ya que aunque pueden presentarse diferentes especies en una misma planta, sus hembras ovipositan en distintas partes de ella. Se tienen registros que las especies con larvas sin mal sabor protector oviponen individualmente, mientras que aquellas no palatables lo hacen en grupos (Monge-Nájera y Gómez-Figueroa 2003). Presentan espinas individuales y dos cuernos largos con una terminación de 'perilla' en su cabeza. Las pupas se caracterizan por la presencia en la cabeza de dos cuernos estrechos similares a hojas, por encontrarse suspendidas desde la punta del abdomen y por ser altamente sensibles a la luz (Jenkins 1983).

Las primeras descripciones de especies del género provienen de Linnaeus en 1758, describiendo a *Papilio feronia* y en 1767 a *Papilio arinome*, a partir de material proveniente de envíos de las exploraciones a América, posiblemente de Venezuela (Loefling). La primera mención del género *Hamadryas* es de Hübner en 1806, describiendo al género con las especies *H. feronia*, *H. arinome*, *H. guatemalena*, *H. iphthime*, *H. epinome*, *H. fornax*, *H. amphinome*, *H. belladonna*, *H. alicia* y *H. rosandra* (Murillo-Hiller y Córdoba-Alfaro 2013); no obstante, la propuesta del género *Ageronia*

por el mismo Hübner en 1819, el cual incluyó a otras especies del género (*A. februa*, *A. amphichloe*, *A. glauconome*, *A. julitta*, *A. atlantis*, *A. chloe* y *A. albicornis*), propició que todas las especies se consideraran dentro de *Ageronia* Hübner [1819] y del nuevo género *Peridromia* Lacordaire (1833), en la revisión de Lacordaire en 1883. Esto condujo a que el género *Hamadryas* no fuera empleado en un contexto taxonómico durante la primera parte del siglo XX; las descripciones de especies nuevas, ahora dentro del género *Hamadryas*, se realizaron como *Ageronia*, *Peridromia* o *Amphichlora* Felder (1861).

La revisión subsiguiente la realizaron Godman y Salvin en 1861 (Garzón-Orduña 2012), acomodando a las especies en dos géneros: 13 de las especies actuales en *Peridromia* y las siete restantes en *Ageronia*. Los problemas de clasificación y determinación conllevaron a tener hasta más de 100 taxones, debido a identificaciones erróneas o a la consideración de nuevas especies y/o subespecies, pero se trataban de variaciones intraespecíficas (Jenkins 1983). Fue hasta la revisión de Jenkins (1983) en la que se reconsideró el nombre de *Hamadryas* para el género, dejando a los otros tres como sinónimos (Lamas 2004, Garzón-Orduña 2012); de esta manera el género quedó únicamente con 20 especies y 33 subespecies (Lamas 2004, Salik et al. 2015).

Su clasificación es variable desde nivel genérico a supragenérico, inclusive llegando a considerar que, por características del huevo, se propuso que *Hamadryas* fuera elevada a estatus de familia (Muyshondt y Muyshondt 1975a). Recientemente se publicaron cuatro filogenias de las especies de este género (Garzón-Orduña 2012, Murillo-Hiller 2012, Garzón-Orduña et al. 2013, 2017), pero presentan discrepancias entre los grupos de especies y en algunos casos proponen la reclasificación de taxones. La morfología homogénea entre especies, combinada con gran variación

MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

intraespecífica, hace que sea un género taxonómicamente confuso y con necesidad de revisión e inclusión de caracteres de estados inmaduros, para una apropiada delimitación de especies y establecimiento de relaciones filogenéticas (Murillo-Hiller 2012). Esta confusión provoca que se encuentren gran cantidad de determinaciones erróneas en trabajos publicados (v. gr. Frühstorfer in Seitz 1916, Rodríguez-Ortega et al. 2013) y colecciones entomológicas (Garzón-Orduña et al. 2017). Sin embargo, la posibilidad de diferenciar especies mediante caracteres obtenidos de estadíos inmaduros, y en particular del exocorion no había sido explorada recientemente para los Lepidoptera (Hernández-Mejía et al. 2015, Nieves-Urbe et al. 2016b).

OBJETIVOS

- Describir la estructura coriónica de las diez especies del género *Hamadryas* que habitan en México.
- Ilustrar la morfología del corion en cada especie, incluyendo tomas en el microscopio electrónico de barrido (MEB).
- Desarrollar un esquema de progresiones morfológicas del corion; tendencias evolutivas para las estructuras coriónicas del género.
- Analizar y discutir el valor de la morfología coriónica como sistema de caracteres para Ageroniina de las Biblidinae.

ANTECEDENTES

En los Lepidoptera, como en otros grupos de insectos, por lo general se emplean caracteres provenientes de los imagos para su clasificación. No obstante, distintos autores destacan la importancia de incorporar en estos estudios las características provenientes de estados inmaduros—huevos, larvas y pupas—, ya que dichos estados podrían aportar evidencia adicional sobre las relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos infra y supragenéricos (Nieves-Urbe et al. 2017b). En algunos casos, autores que han incorporado dicha información han evidenciado su potencial en la resolución de grupos (v. gr. Müller 1886, Clark 1947,1948, Harvey 1991, Freitas y Brown 2004); cabe mencionar que, en todos ellos, el corion no se había examinado a gran detalle puesto que estudiaron principalmente a las orugas y crisálidas.

El corion consiste en una estructura integrada por proteínas (polipéptidos) y carbohidratos (Richards y Davis 1977, Hinton 1981, Trougakos y Margaritis 2008), relativamente rígida o plástica y cuyo diseño o arquitectura es importante en la fertilización, respiración, y balance hídrico (Wheeler 2009), además de funcionar como protección del cigoto y el futuro embrión (Hinton 1981, Irls y Piulachs 2011). El exocorion —la capa más externa— presenta gran diversidad de 'ornamentaciones' o microestructuras que se diferencian entre los taxones, por lo que pueden ser diagnósticos e importantes dentro de su sistemática. (Skudlik et al. 2005, Kumar et al. 2007). El corion se genera por las células foliculares de las ovariolas, por lo que se considera la última expresión directa del fenotipo materno debido a que a menudo puede reflejar el número, tamaño o forma de dichas células (Hernández-Mejía et al. 2014a).

MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

La morfología coriónica se ha usado con fines taxonómicos y sistemáticos en diferentes órdenes de insectos (v. gr. Margaritis 1985, Hernández 1991, Margaritis y Mazzini 1998, Kambysellis et al. 1999), siendo el trabajo de Hinton (1981) uno de los más completos dentro de este campo. Trabajos sobre morfología coriónica propiamente en Lepidoptera son pocos; el de Döring (1955) es pionero al hacer descripciones de muchos taxones, dar una visión general e incluir ilustraciones de varias especies. Otros trabajos destacables son los de Alvah Pferoniaeterson entre 1948 y 1970, con descripciones generalizadas y tomas fotográficas de huevos, principalmente de lepidópteros de hábitos nocturnos (Peterson 1948, 1960, 1961, 1962, 1963a,b, 1964, 1965a,b, 1966, 1967a,b, 1968, 1970). En años más recientes, varios trabajos hacen mención del huevo en ciertas especies de mariposas, aunque en su mayoría solo incluyen descripciones someras con mención de tamaño, color y tiempo antes de la eclosión; casi siempre relacionados con el inicio del ciclo de vida o la oviposición.

El empleo del corion como un sistema de caracteres para la taxonomía y clasificación en Lepidoptera, se está explorando recientemente con base en dos técnicas: el empleo de microscopio electrónico de barrido (MEB), y la tinción con azul de metileno (cloruro de metiltionina). La tinción coriónica con azul de metileno a partir de huevos extraídos de abdómenes de ejemplares recién capturados y preservados con etanol al 70% (Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino 2007, 2008) presenta la ventaja de ser un procedimiento bastante simple y de costo bajo con respecto a otras técnicas. Hasta el momento, ha permitido la realización de descripciones detalladas del exocorion en especies de tres subfamilias de Pieridae (Dismorphiinae, Coliadinae y Pierinae) (Hernández-Mejía et al. 2013, 2014ab, 2015; Nieves-Urbe et al. 2016abc, 2018ab; Llorente-Bousquets et al. 2018), así como de la subfamilia Biblidinae (Nymphalidae)

(Nieves-Urbe et al. 2015, 2016d, 2017ab). La técnica hace posible la detección y comparación de diversos caracteres; posteriormente su empleo en estudios sistemáticos y filogenéticos podría demostrar el valor del corion como un sistema de caracteres en los análisis de relaciones taxonómicas. Para ello, los autores de estos trabajos siguen una técnica estandarizada que permite la observación de los detalles exocoriónicos, incluyendo características diagnósticas; sumando una conceptualización y elaboración de nomenclatura *ad hoc* (Nieves-Urbe et al. 2017a; Llorente et al. 2018).

El empleo del MEB durante la descripción coriónica provee una oportunidad de estudiar a detalle la ultraestructura presente junto con una apropiada nomenclatura de las estructuras en el exocorion (Munguira et al. 2015); su empleo rescata caracteres que la tinción no puede detectar.

Trabajos como los de Dolinskaya (2010, 2011), Dolinskaya y Geryak (2010), Dolinskaya y Ponomarenko (2013) en Noctuidae; Hernández-Roldán et al. (2012) en Hesperiidae; Eitschberger y Ströhle (1990), Hernández-Mejía et al. (2013, 2014a,b, 2015), Llorente-Bousquets et al. (2018) y Nieves-Urbe et al. (2016a,b,c, 2018a,b) en Pieridae; Downey y Allyn (1981) y Munguira et al. (2015) en Lycaenidae; Downey y Allyn (1980) en Riodinidae; Thomson (1992) y García-Barros y Martín (1995) en Satyrinae; Dell'Erba et al. (2005) en Heliconiini y Nieves-Urbe et al. (2015, 2016d, 2017a,b) en Biblidinae, son ejemplos de la variedad de estudios practicados en taxones diversos con las técnicas mencionadas.

Los resultados mixtos de ambas técnicas proveen de un sistema de caracteres exocoriónicos que se pueden poner a prueba para determinar sus alcances y limitaciones dentro de los distintos taxones en Lepidoptera. Se consideraría un sistema morfológico distinto a los de los imagos y estados juveniles (larvas y pupas), que puede

enriquecerse con estudios de ultraestructura y tal vez en el futuro con el análisis de composición polipeptídica del exocorion (Nieves-Uribe et al. 2016d) u otras aproximaciones. Un resultado satisfactorio de estas técnicas mixtas (tinción y MEB) se ha registrado en los trabajos de morfología exocoriónica para varios géneros de Coliadinae (Nieves-Uribe et al. 2016a,b,c, 2018a,b). La tinción permite advertir la presencia de muchos caracteres a cierta escala y definición, mientras que el MEB permite resolver la presencia de caracteres diminutos, que con las escalas de un microscopio óptico no es posible reconocer. Es así como el trabajo sobre la mayoría de los géneros de Coliadinae (Hernández-Mejía et al. 2014b), se complementó posteriormente con las descripciones de la microrretícula presentadas por Nieves-Uribe et al. (2016a,b,c) en algunos géneros de esta subfamilia.

Los trabajos sobre el corion en Biblidinae incluyen descripciones coriónicas de varios taxones de Ageroniina *sensu* Lamas (2004), la cual parece constituir un grupo monofilético con dos clados hermanos: *Batesia-Panacea* y *Hamadryas-Ectima* (Hill et al. 2002, Garzón-Orduña 2012). Sobre *Batesia* C. & R. Felder, 1862 y *Panacea* Godman & Salvin, 1883, se ha publicado poca información de sus aspectos biológicos; respecto a la morfología del corion, solo hay descripciones breves del exocorion en *Batesia* y *Panacea* (DeVries et al. 2000, Daniels et al. 2008, Vásquez et al. 2012); para *Hamadryas* Hübner, [1806] y *Ectima* E. Doubleday [1848] hay descripciones breves (Muyshondt & Muyshondt 1975a,b,c, Freitas y Brown 2004: 378, Fig. A1, Leite et al. 2012, Salik et al. 2015) y más detalladas de las características peculiares del corion (Nieves-Uribe et al. 2015, 2016d, 2017a).

MATERIALES Y MÉTODO

1. Recolección de material.

En la búsqueda de hembras vivas, para disección abdominal y extracción de ovariolas, el equipo de Lepidoptera del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC) y la autora realizaron recolectas entre los años 2013 a 2017 (un total de cerca de 114 días de esfuerzo de muestreo) en los estados de Oaxaca, Puebla, Querétaro y Veracruz; también se contó con la colaboración de la Dra. Carmen Pozo para la obtención de ejemplares en Quintana Roo, así como del Dr. Jorge Llorente para obtener ejemplares de *Ectima* en Huila (Colombia). En total se trabajó con una muestra de 109 hembras que representan las diez especies del género *Hamadryas* en México, y *Ectima thecla thecla*, de las cuales 41 tenían huevos maduros. A continuación, se presenta la lista de especies que se incluyen en el estudio; se adoptó el orden filogenético según Garzón-Orduña (2012), entre paréntesis y al final de cada nombre, se indica el número de ejemplares dentro del estudio (N_e): *Ectima thecla thecla* (Fabricius, 1796) ($N_e=3$); *Hamadryas atlantis lelaps* (Godman & Salvin, 1883) (1); *H. februa ferentina* (Godart, [1824]) (5); *H. glauconome glauconome* (H. W. Bates, 1864) (3); *H. julitta* (Fruhstorfer, 1914) (2); *H. iphthime joannae* Jenkins, 1983 (3); *H. guatemalena marmarice* (Fruhstorfer, 1916) (5); *H. feronia farinulenta* (Fruhstorfer, 1916) (6); *H. fornax fornacalia* (Fruhstorfer, 1907) (3); *H. amphinome mazai* Jenkins, 1983 (5); *H. laodamia saurites* (Fruhstorfer, 1916) (3) (Figs. 1-2). En cada espécimen normalmente se extrajeron varios huevos (ver adelante).



Figura 1. Vistas dorsal y ventral de los imagos de cinco especies de *Hamadryas* y una de *Ectima*. **A.** *Ectima thecla thecla*; **B.** *Hamadryas atlantis lelaps*; **C.** *H. februa ferentina*; **D.** *H. glauconome glauconome*; **E.** *H. julitta*; **F.** *H. iphthime joannae*.



Figura 2. Vistas dorsal y ventral de los imagos de cinco especies de *Hamadryas*. **A.** *H. guatemalena marmorice*; **B.** *H. feronia farinulenta*; **C.** *H. fornax fornacalia*; **D.** *H. amphinome mazai*; **E.** *H. laodamia saurites*.

Las hembras capturadas se conservaron vivas dentro de una bolsa de papel 'glassine', dispuestas en una caja de plástico para su protección y transporte. Durante la tarde, se sacrificaron y se procedió a seccionar el abdomen con tijeras de punta fina; éstos se almacenaron en viales de 2 ml y tapa hermética con etanol al 70%. Al resto del cuerpo y tubo con el abdomen se les asignó la clave correspondiente (ABD-#). Los imagos se prepararon en alfiler entomológico con la técnica de Howe (1975). Posteriormente, se integraron a la Colección de Abdómenes de Lepidoptera del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC-UNAM). Los datos básicos de recolecta de los ejemplares, así como la clave correspondiente con la colección de Abdomen, se encuentran en el Apéndice 1.

2. Disección de abdómenes

Los abdómenes fueron diseccionados bajo los microscopios estereoscópicos Olympus SZX9 y SZX12, empleando objetivos planares 1x y 1.5x con intervalos de aumentos naturales de 7 a 90x. Las disecciones se realizaron con alfileres entomológicos de distintos tamaños, pinzas de punta fina (RUBIS 5-SA y ROBOZ by Dumont), cajas de Petri de vidrio de 10 ml, etanol al 70% y agua destilada. La *bursa copulatrix* y otras estructuras genitales se aislaron de las ovariolas (previa limpieza de grasa, tejidos conectivos y/o adherencias) y se almacenaron en etanol al 70%.

Las ovariolas se colocaron en una caja de Petri con agua destilada, observando el número de huevos maduros en cada una. A continuación se extrajeron los dos primeros huevos de cada ovariola, aunque se dio el caso de que se extrajo el primero de cada una o sólo los maduros en algunas de ellas. Se tomaron diez huevos de cada ejemplar, salvo los casos que el número de huevos maduros presentes fuese menor.

3. Descripción coriónica

Para su descripción, se sigue la nomenclatura de Ageroniina de Nieves-Urbe et al. (2015), retomando y modificando la ilustración de las características del huevo de tipo globoso presente en el género, así como la delimitación apropiada de las diferentes regiones y zonas del corion (Fig. 3). Se midió el largo y ancho (diámetro máximo) de los huevos a través de un ocular micrométrico; el resultado se expresa en micras y se calculó su proporción en relación del ancho máximo sobre el largo del huevo. Se determinó la forma, así como la amplitud y proporciones de la base y el ápice. El color se determinó bajo el microscopio estereoscópico —manteniendo las mismas condiciones de iluminación para todas las muestras— con base en los matices de color en el campo del naranja del catálogo de colores de Küppers (1996); sin embargo, en la mayoría de los huevos el color ya se había perdido por el tiempo de almacenaje en alcohol; en todos los casos se reporta el número de lomos observados en la región apical. El estándar de iluminación consistió en luz reflejada (lámparas externas Olympus Highlight 3100 con focos DDL de 150 watts) en intensidad 1-Baja.

a) Tinción. Después de diagnosticar el color, los huevos se tiñeron con cloruro de metiltionina (azul de metileno para microscopía) en agua destilada, siguiendo el estándar publicado por Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino (2007), para resaltar la arquitectura coriónica: estructura y ornamentaciones. Los huevos se dejaron en el agua con el colorante de dos a dos minutos y medio para una adecuada tinción de las estructuras. La tintura se preparó como una solución madre de aproximadamente 0.05 g/ml y ésta se diluyó en proporción de 5 gotas (0.2ml) en 10ml de agua destilada.

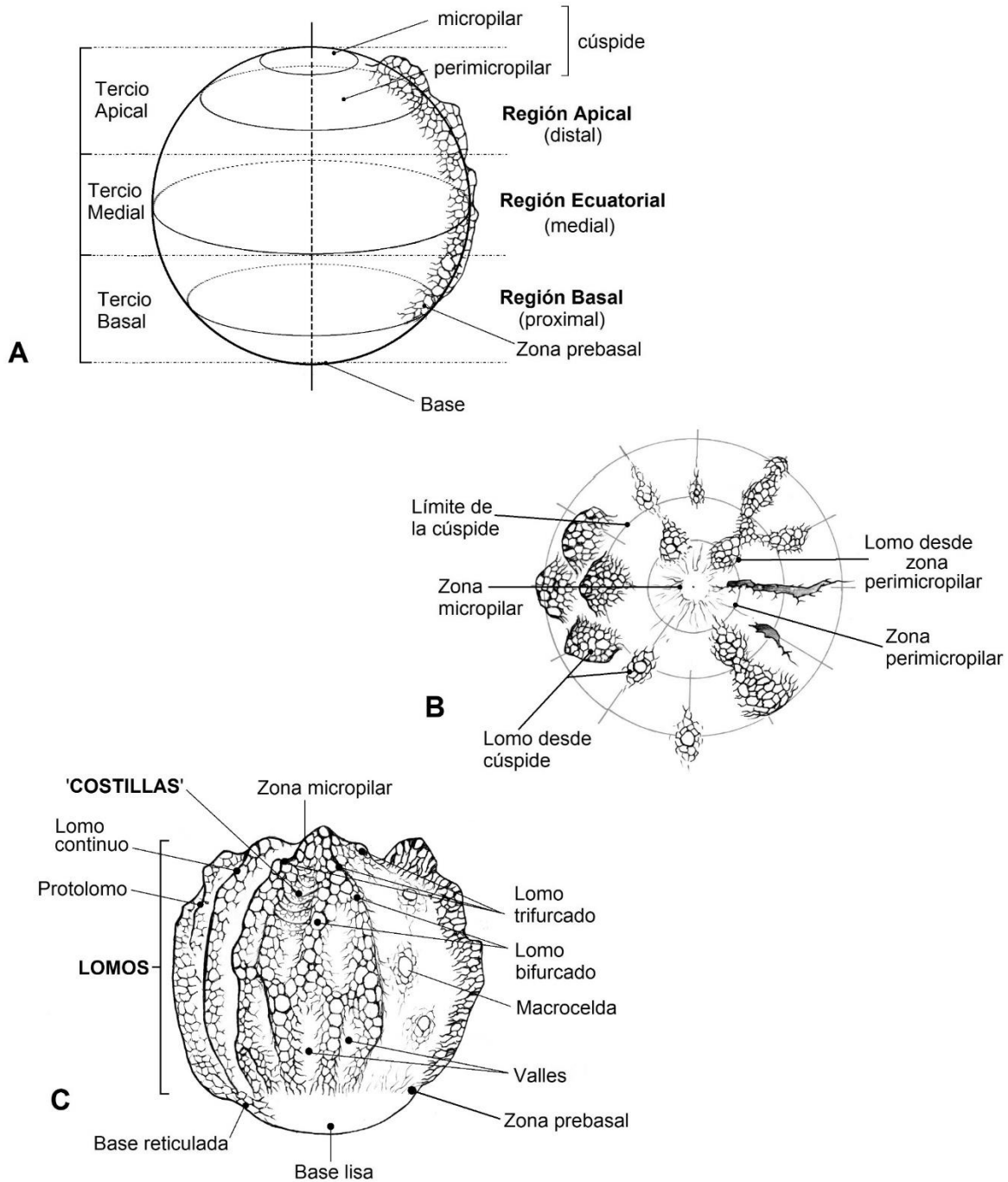


Figura 3. Regionalización y estructuras generales del corion globoso. **A.** Regiones y zonas del corion en vista lateral; **B.** Zonas y ornamentaciones observadas en vista apical; **C.** Principales ornamentaciones del corion en vista lateral (modificado de Nieves-Urbe et al. 2015).

b) Fotografía e ilustración. Se tomaron fotografías en campo claro con una cámara Olympus DP12 integrada a un microscopio SZX12 y objetivo planar 1.5x; dependiendo de la longitud del huevo y la característica a resaltar se manejó un intervalo de 7 a 90x aumentos naturales. Las ilustraciones se elaboraron a partir de las fotografías y observaciones al microscopio.

c) Glosario. Para facilitar las descripciones y comparaciones, así como la comprensión de la nomenclatura de cada estructura o del orden que estas presentan, se elaboró un glosario con términos e ilustraciones de apoyo. Éste contiene una breve descripción de las estructuras características, y entre paréntesis el nombre de los términos en inglés. El glosario, que se encuentra en el Apéndice 2, engloba todas las formas, detalles y rasgos coriónicos presentes hasta ahora en el corion del género *Hamadryas*, así como en su género hermano *Ectima*.

4. Observación en microscopio electrónico de barrido (MEB)

a) Preparación. Se seleccionaron tres o cuatro de los huevos obtenidos en cada especie de *Hamadryas* para su observación bajo el MEB. Cada huevo se colocó en una caja de Petri de vidrio con alcohol al 70% y cada 10 minutos se cambiaron a otra cuya concentración fuese mayor, realizando un aumento sucesivo de concentración hacia 80%, 90% y alcohol absoluto. Posteriormente, se fijó cada uno en una solución de glutaraldehído al 2% preparado con solución fisiológica al 0.7% durante diez minutos; luego se lavó con agua destilada y deshidrató de forma gradual con alcoholes (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90%), para terminar en alcohol absoluto. A continuación, se transfirió cada muestra en bolsas —rotuladas con los datos respectivos— de papel arroz, humedecidas con alcohol absoluto, y se secaron a punto crítico con CO₂ en un equipo Emitech K 850. El montaje de los huevos en

cada especie se realizó en un porta muestras de aluminio con cinta de carbono conductora, para recubrirse con una capa de oro de 20 mÅ de grosor durante dos minutos en una evaporadora de metales Quorum Q15OR ES.

b) Observación. Las observaciones se efectuaron en un microscopio electrónico de barrido Hitachi SU 3500, a un voltaje de 15 y presión variable. Esto se realizó en los aumentos x60, x65, x70, x80, x85, x90, x100, x110, x120, x130, x150, x160, x170, x180, x190, x200, x230, x250, x270, x300, x350, x400, x420, x450, x470, x500, x550, x600, x650, x700, x750, x800, x950, x1.00k, x1.10k, x1.30k, x1.40k, x1.50k, x1.60k, x1.70k, x1.80k, x2.30k y x6.00k. Se tomaron fotografías del corion en cuatro zonas/regiones: la zona micropilar, para la visualización y descripción de la roseta y las celdas circundantes; la zona perimicropilar por el acomodo de los lomos y sus variaciones en esta área; de la región ecuatorial para la caracterización de la retícula y los aerópilos (macrocelas) y de la región basal (base y prebase) debido a los cambios que se presentan en la retícula hacia el polo inferior del huevo. Se siguió a Munguira et al. (2015) respecto a la nomenclatura empleada en la zona micropilar.

5. Síntesis gráfica de relaciones filogenéticas

Se elaboró una síntesis que compara los diagramas de relación filogenética (árboles) publicados para el género (Garzón-Orduña 2012, Murillo-Hiller 2012, Garzón-Orduña et al. 2013, 2017), incluyendo dendrogramas con la comparación de la morfología coriónica. Éstos se realizaron a partir de los árboles filogenéticos en los que se basa la discusión de cada autor o autores; también se discute si sus resultados son apoyados por la morfología del corion (Figs. 25-28). Esto también permitió buscar si los caracteres coriónicos tienen alguna relación o concuerdan con la propuesta de grupos de especies en el género hecha por Jenkins (1983). Esto permitió evaluar con mayor claridad la

MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

posibilidad del empleo del corion para una mayor diferenciación entre especies y subespecies, estas últimas siendo especialmente difíciles por las grandes similitudes entre ellas, tanto en genitales como en morfología de los imagos.

RESULTADOS

1. Descripciones con tinción del corion

El Cuadro 1 sintetiza la morfología del corion en las diez especies de *Hamadryas* y de *Ectima thecla thecla* con la técnica de azul de metileno. A continuación, se presentan las descripciones correspondientes, las cuales siguen el orden propuesto por Garzón-Orduña (2012).

a) *Ectima thecla thecla* (Fig. 4 A,B). Corion promedio de 895 ± 41.6 μm de largo y 752 ± 32.48 de ancho ($n = 16$), 1.19 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.84 de relación ancho y largo. Huevo con forma semioblonga, muy sinuoso en la región apical por los protolomos; la base convexa es 1.26 veces más amplia que el ápice levemente convexo a plano. Se observa en la base una retícula mucho más fina y pequeña que en el resto del corion, la cual corresponde a casi 1/7 de la longitud del huevo. Corion con siete u ocho protolomos desde la zona perimicropilar, todos con bordes irregulares y muy conspicuos (Fig. 4 A-i). Hay continuos con cuatro a seis depresiones poco conspicuas que, al igual que las cúspides, se reducen a partir de la región ecuatorial (Fig. 4 A-ii); las bifurcaciones ocurren en el 1/4 apical o en la cúspide (Fig. 4 A-iii). Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados; se desarreglan, reducen y difuminan al alcanzar la zona prebasal (Fig. 4 A-iv). Macroceldas presentes en las cúspides de los protolomos; muy conspicuos en vista apical y de 2 a 2.5 veces el tamaño de los polígonos regulares (Fig. 4 A-i,B-v). Las cimas parecen estar interconectadas ya que se presenta una concavidad en los valles entre tercias de cimas y un realce con mayor absorción del colorante entre los límites de dicha

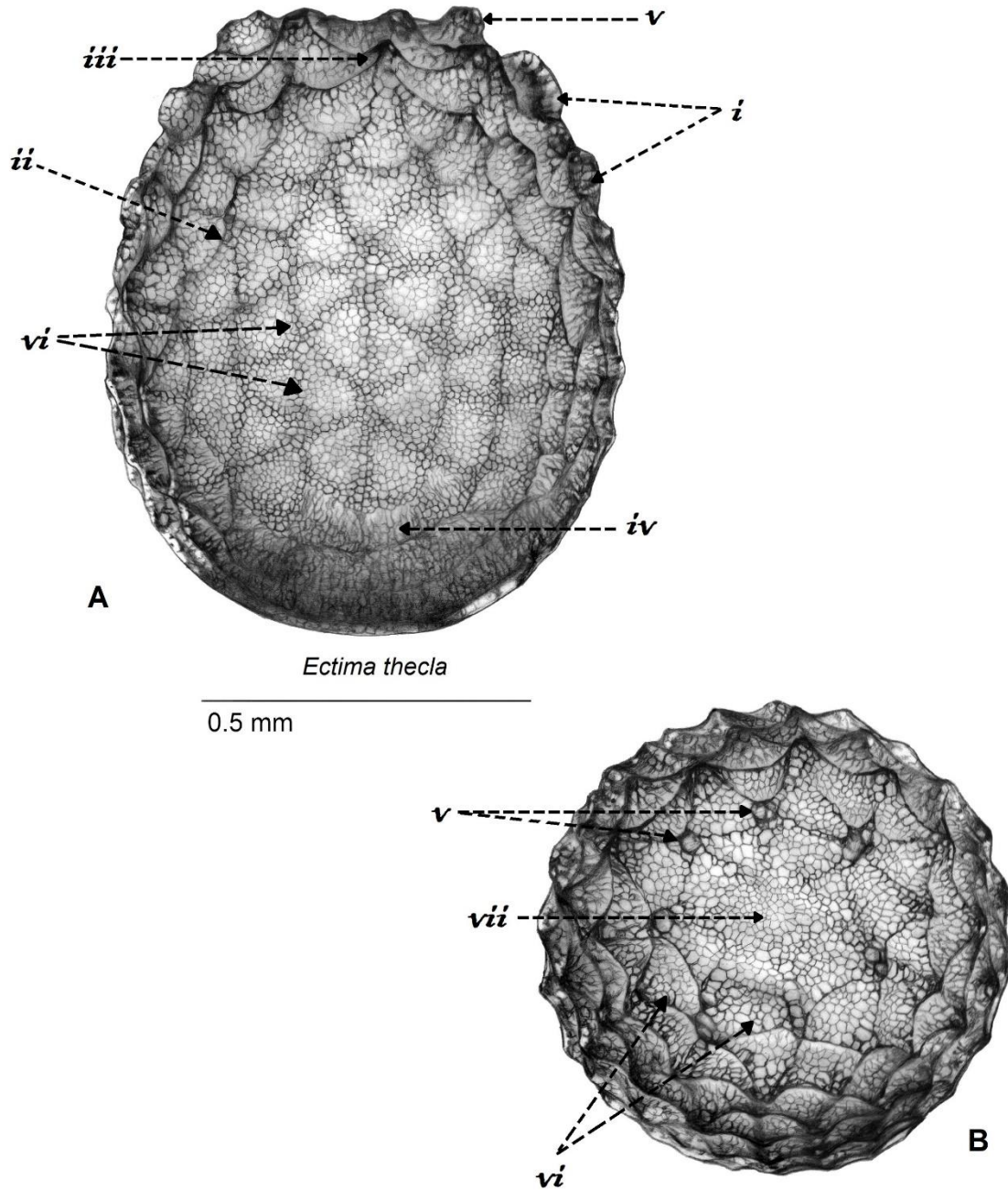


Figura 4. Estructura y detalles del corion de *Ectima thecla thecla*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical o distal: **i.** Protolomos irregulares y conspicuos; **ii.** Lomos continuos con reducción en la región ecuatorial; **iii.** Lomos bifurcados; **iv.** Retícula reducida en la base; **v.** Macrocela; **vi.** Patrón triangular en la superficie del corion; **vii.** Zona micropilar.

concauidad. Este 'enrejado' forma un patrón triangular e irregular conspicuo en la superficie del corion (Fig. 4 A-vi,B-vi), distribuido modularmente y observable desde la zona apical hasta el límite con el último cuarto basal, donde las cimas de los protolomos se reducen y los polígonos de la retícula se difuminan. Los triángulos son equiláteros o isósceles en su formación. Este patrón va en sentido axial (eje Y) al recorrer el sentido de los protolomos. La zona micropilar se encuentra cóncava respecto al ápice (Fig. 4 B-vii). Color $A_{20}M_{00}N_{00}$.

b) *Hamadryas atlantis lelaps* (Fig. 5 A,B). Corion promedio de 1229 ± 46.38 μm de largo y 1206 ± 42.32 de ancho ($n = 10$), 1.02 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.98 de relación ancho y largo. Huevo cuasiesferoidal, sinuoso en la región apical por los protolomos; la base semiaplanada es 1.4 veces más amplia que el ápice convexo. El corion no presenta superficie lisa; se observa en la región basal una retícula con polígonos más tenues y pequeños que en el resto del corion (Fig. 5 A-i). La base corresponde casi 1/10 de la longitud del huevo. Corion con 10 a 12 protolomos desde la zona perimicropilar, de la cual surgen a partir de un cerco perimicropilar (Fig. 5 B-ii), y uno a tres desde la cúspide (Fig. 5 B-iii), todos con bordes algo accidentados, irregulares y delgados (Fig. 5 A-iv), siendo similares a los observados en *Ectima*; sólo son conspicuos en el 1/3 apical y a partir de esta zona son menos prominentes. La mayoría son continuos; las bifurcaciones ocurren prácticamente después de la cúspide, entre el 1/15 y el 1/10 apical del corion (Fig. 5 A-v, B-v). Los protolomos recorren los tercios apical y ecuatorial, y presentan depresiones (dos a tres), mayoritariamente hacia 1/4 y 1/5 apical y son poco conspicuas (Fig. 5 A-vi). Retícula de fondo visible con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de bordes redondeados; el tamaño de la retícula se mantiene constante

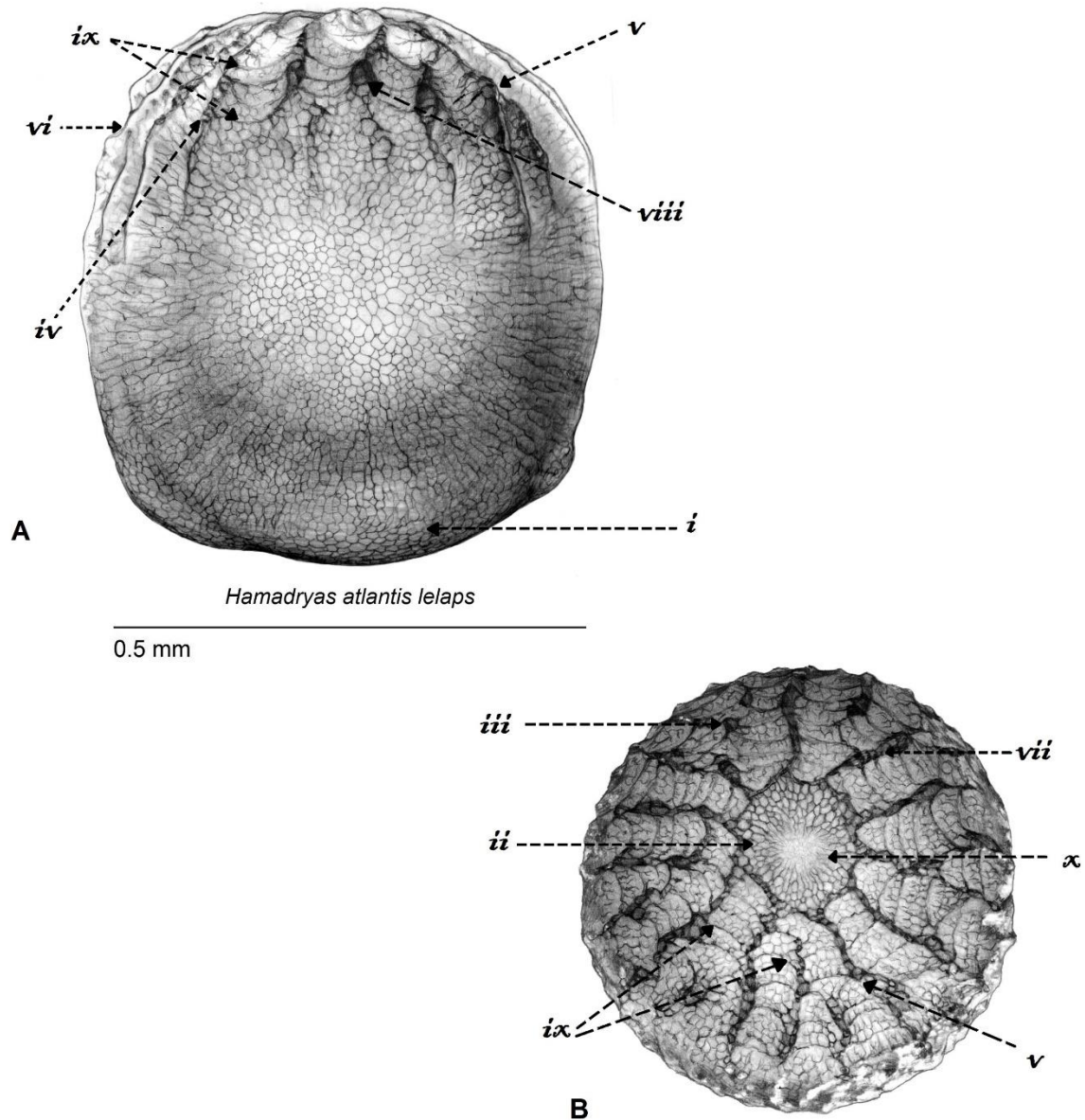


Figura 5. Estructura y detalles del corion de *Hamadryas atlantis lelaps*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical o distal: **i.** Retícula reducida en la base; **ii.** 'Cercos' en la zona perimicropilar; **iii.** Lomos que surgen desde la cúspide; **iv.** Lomos continuos; **v.** Lomos bifurcados; **vi.** Depresiones de los lomos; **vii.** Apariencia 'fina' de los lomos; **viii.** Macrocela; **ix.** 'Costillas' entre los lomos; **x.** Zona micropilar y micrópilo.

en los valles y aumenta en las cimas, donde es de dos veces mayor. Las celdas en los protolomos se acomodan en una única columna y cuyos bordes son muy próximos entre sí, exhibiendo apariencia delgada y muy conspicua (Fig. 5 A-iv, B-vii). Las macroceldas se encuentran en la cima de algunos de los lomos (Fig. 5 A-viii), siendo del doble de tamaño que los polígonos de la retícula, aunque no son muy conspicuas; solo una o dos en todo el corion y restringidas al 1/3 apical. Se aprecia un acomodo sutil de los polígonos, tal que se asemeja a un patrón de siete a nueve 'costillas' en los valles (Fig. 5 A-ix, B-ix); este patrón es más notorio en vista apical. Los polígonos de la retícula que rodean la zona micropilar son alargados y se disponen en hileras adyacentes, lo que forma un 'cerco' que se realza de la superficie del corion (Fig. 5 B-ii); la zona micropilar se mantiene a misma altura que el ápice (Fig. 5 B-x). Color $A_{10}M_{00}N_{00}$.

c) *Hamadryas februa ferentina* (Fig. 6 A,B). Corion promedio de 1206 ± 76.33 μm de largo y 1109 ± 167.35 de ancho ($n = 45$), 1.07 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.92 de relación ancho y largo. Huevo cuasiesferoidal, muy sinuoso por los lomos; la base convexa es 1.08 veces más amplia que el ápice levemente convexo. La base presenta una ligera rugosidad y corresponde a 1/9 de la longitud del huevo. Corion con cinco a seis lomos desde la zona perimicropilar y uno o dos más desde la cúspide (Fig. 6 A-i, B-i), con bordes muy irregulares, conspicuos y accidentados (Fig. 6 A-ii); la mayoría son bifurcados o trifurcados después de la cúspide, aunque hay dos o tres continuos (Fig. 6 A-i, B-iii). Los lomos recorren hasta la zona prebasal y presentan entre cuatro y cinco depresiones, las dos primeras muy pronunciadas en el 1/3 apical (Fig. 6 A-iv) y el resto menos pronunciadas posteriores al tercio ecuatorial; las bi y trifurcaciones surgen prácticamente desde la región apical

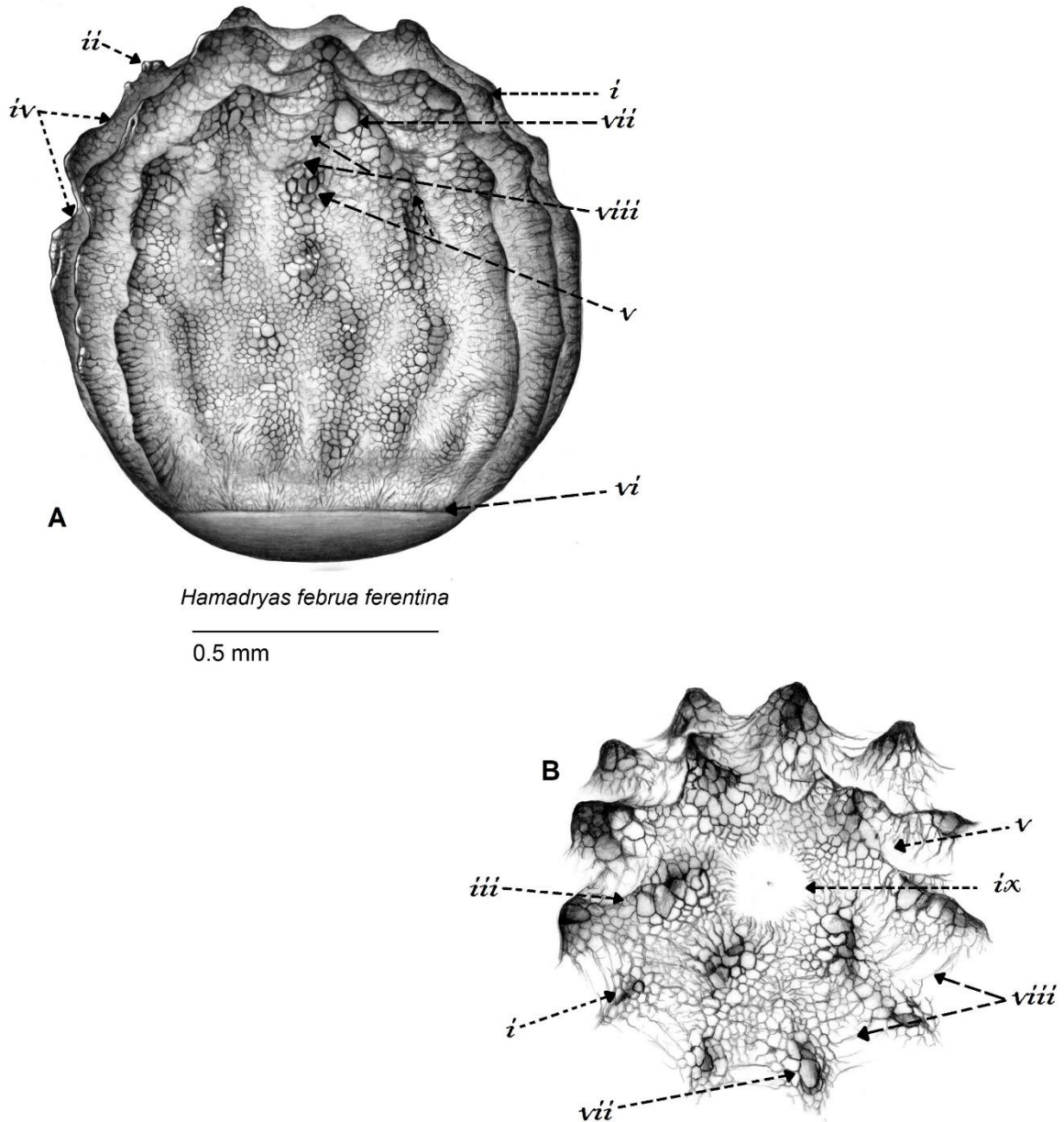


Figura 6. Estructura y detalles del corion de *Hamadryas februa ferentina*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical o distal: **i.** Lomos que surgen desde la cúspide; **ii.** Irregularidades en los lomos; **iii.** Lomos continuos; **iv.** Depresiones de los lomos en el 1/3 apical; **v.** Lomos bifurcados; **vi.** Retícula reducida en la prebase; **vii.** Macrocela; **viii.** 'Costillas' entre los lomos; **ix.**; **x.** Zona micropilar y micrópilo.

en su mayoría y unas pocas antes del ecuador (Fig. 6 A-v, B-v). Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados; se reducen y sus bordes se adelgazan de manera súbita al alcanzar la zona prebasal, lo que marca fuertemente la división entre la superficie exocoriónica y la base (Fig. 6 A-vi). El tamaño de la retícula se mantiene constante en todos los valles; la mayor amplitud de polígonos se encuentra en las cimas (Fig. 6 A-v), donde es ligeramente mayor. Las macroceldas se encuentran en la cima de algunos de los lomos (Fig. 6 A-vii, B-vii); del doble al triple de amplitud que los polígonos de las zonas ajenas a los lomos. Son visibles desde el área apical hasta poco antes de la región ecuatorial. Entre los valles, los polígonos se acomodan de forma tal que se aprecia un patrón muy tenue de 'costillas' (Fig. 6 A-viii, B-viii), de 12 a 14; éstas recorren desde la cúspide hasta el 1/8 apical. La roseta en zona micropilar no se distingue claramente con esta técnica, (Fig. 6 B-ix), pero se observa cóncava respecto al ápice. Color $A_{30}M_{00}N_{00}$.

d) *Hamadryas glauconome glauconome* (Fig. 7 A,B). Corion promedio de 1223 ± 90.71 μm de largo y 1124 ± 62.39 de ancho ($n = 27$), 1.09 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.92 de relación ancho y largo. Huevo cuasiesferoidal, sinuoso por los lomos; la base convexa es 1.2 veces más amplia que el ápice levemente convexo. En la base se observa teñidas las prolongaciones de los lomos (Fig. 7 A-i); no se distinguen polígonos, aunque la superficie tiene una textura ligeramente rugosa. La base corresponde con casi 1/6 de la longitud del huevo. Corion con seis lomos de bordes 'semidentados' que surgen en la zona perimicropilar; de uno a tres son continuos (Fig. 7 A-ii, B-ii) con depresiones situadas antes del ecuador (Fig. 4 A-ii), mientras que el resto bi/trifurcan en la cúspide (Fig. 7 A-iii) y/o en el 1/3 apical y presentan depresiones mayoritariamente hacia 1/4 apical y el ecuador (Fig. 7

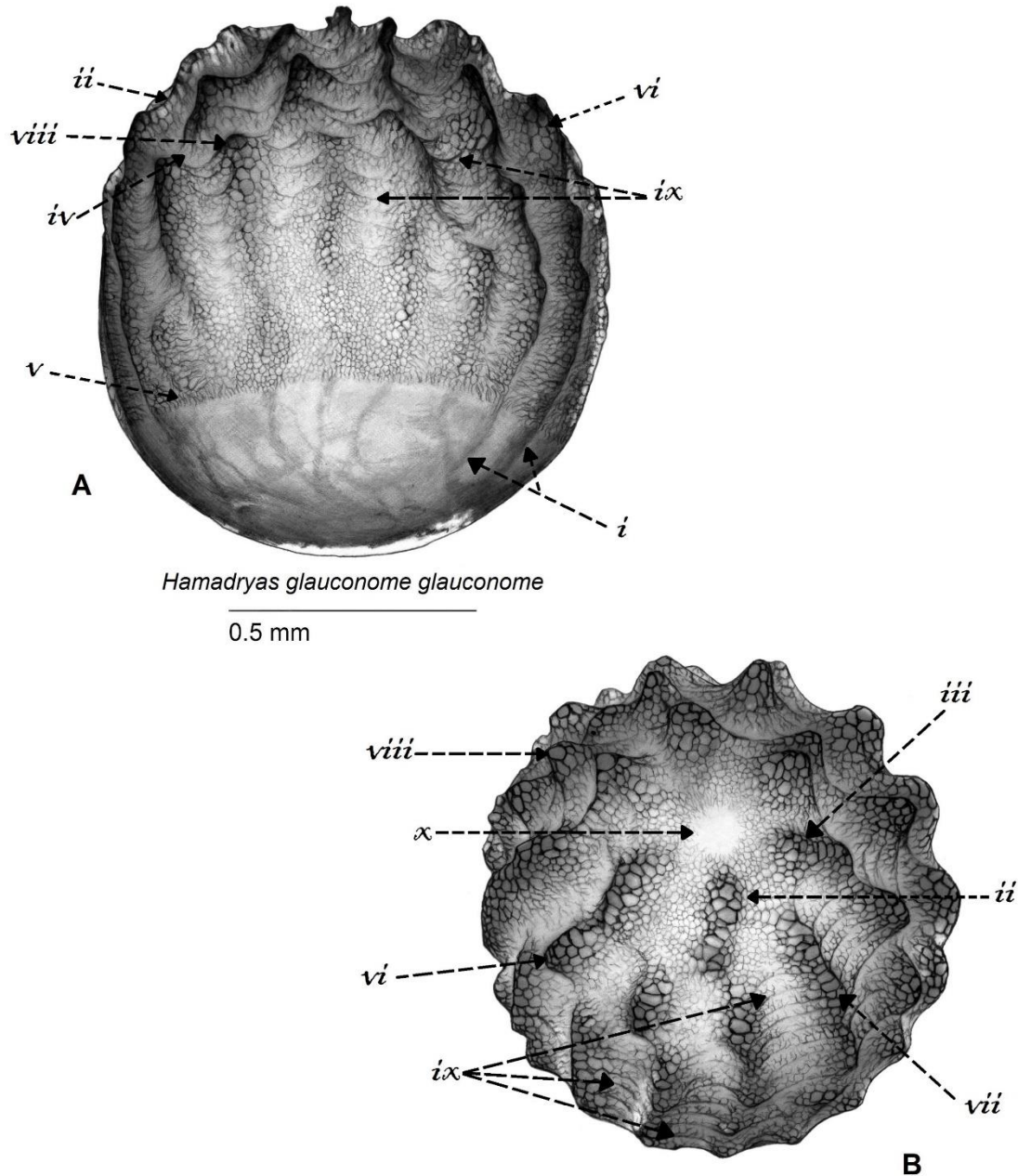


Figura 7. Estructura y detalles del corion de *Hamadryas glauconome glauconome*. **A.** Corion en vista lateral inclinada; **B.** Vista apical o distal: **i.** Prolongaciones de los lomos en la base; **ii.** Lomos continuos; **iii.** Lomos bifurcados desde la zona perimicropilar; **iv.** Lomos bifurcados desde la región apical; **v.** Retícula disminuida en la base; **vi.** Retícula en los lomos; **vii.** Apariencia 'fina' de los lomos; **viii.** Macrocela; **ix.** 'Costillas' entre los lomos; **x.** Zona micropilar.

A-iv). Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados a levemente aristados; se reducen y sus márgenes se difuminan al alcanzar la zona prebasal (Fig. 7 A-v), lo que hace a la retícula muy cerrada y no se distingue con claridad la forma o número de lados de los polígonos en esta zona. El tamaño de la retícula se mantiene constante en los valles; la mayor amplitud de polígonos se encuentra en las cimas (Fig. 7 A-vi, B-vi), donde es de 1.5 a 2 veces mayor respecto a la retícula de los valles. Los polígonos en los lomos se acomodan en columnas, exhibiendo apariencia levemente adelgazada (Fig. 7 B-vii). Las macroceldas se encuentran en las cimas de algunos de los lomos (Fig. 7 A-viii, B-viii); son cinco veces más amplias que los polígonos de los valles. Son visibles desde la cúspide hasta poco antes de la región ecuatorial. En los valles, los polígonos se acomodan de forma tal que se aprecia un patrón de 'costillas' (Fig. 7 A-iv, B-ix), de 11 a 13; éstas recorren desde la cúspide hasta el ecuador. La roseta en zona micropilar no se distingue con esta técnica (Fig. 7 B-x), pero se observa ligeramente cóncava respecto al ápice. Color A₁₀M₀₀N₀₀.

e) *Hamadryas julitta* (Fig. 8 A,B). Corion promedio de 1035 ± 26 μm de largo y 999 ± 10.2 de ancho ($n = 5$), 1.04 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.96 de relación ancho y largo. Huevo tipo globoso, cuasiesferoidal, poco sinuoso por los lomos; la base convexa es 1.4 veces más amplia que el ápice plano. Se observa rugosidad en la base; no se distinguen polígonos completos en esta región pero sí algunos de los vértices que conforman una retícula mucho más fina y pequeña que en el resto del corion. La base corresponde casi 1/6 de la longitud del huevo. Corion con siete lomos desde la zona perimicropilar y uno más desde la región apical (Fig. 8 A,B-i); todos con bordes semidentados menos conspicuos y accidentados (Fig.

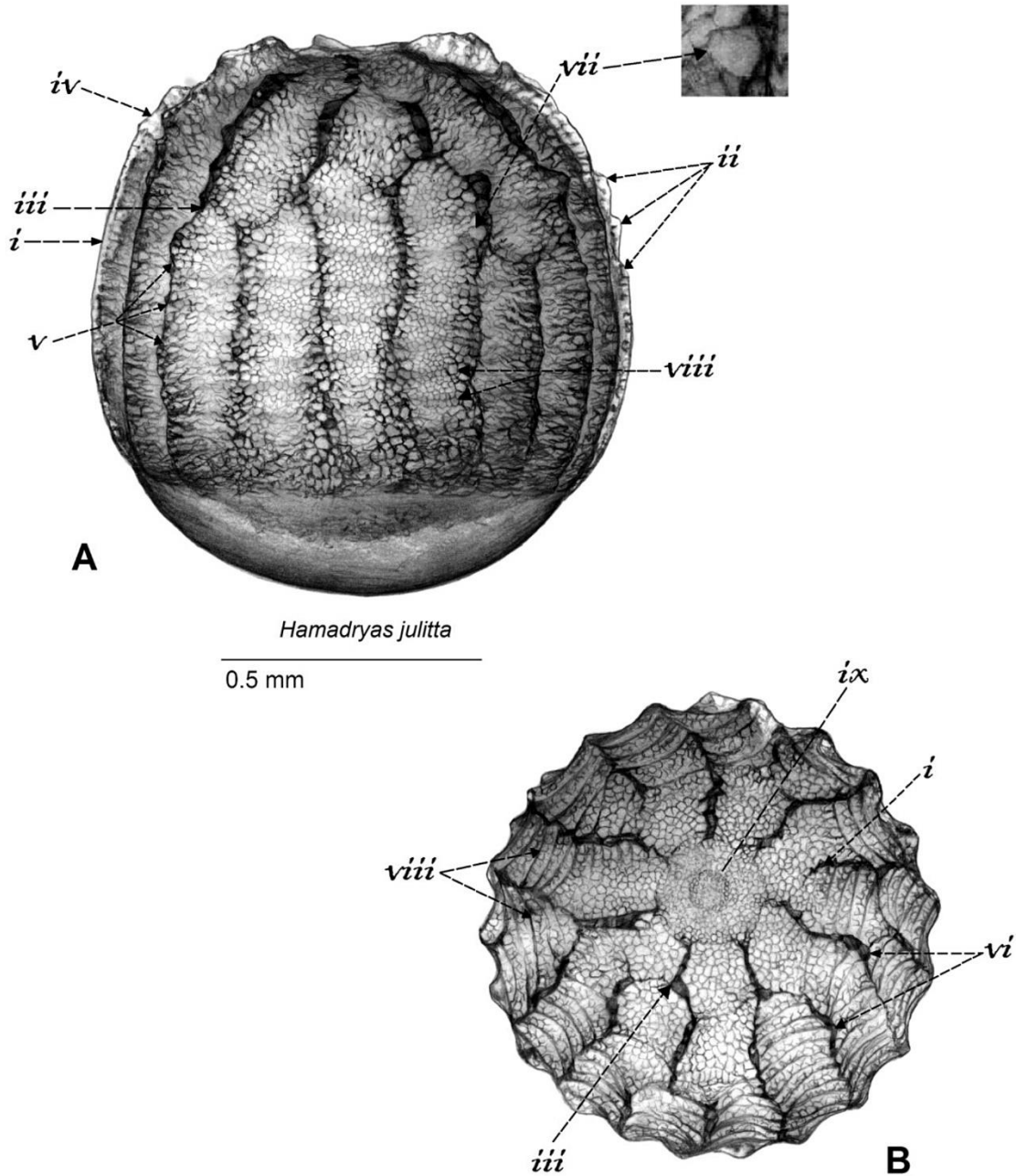


Figura 8. Estructura y detalles del corion de *Hamadryas julitta*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical: **i.** Lomo con inicio en la región apical; **ii.** Lomos semidentados; **iii.** Lomos bifurcados; **iv.** Depresión en lomos continuos; **v.** Retícula en las cimas de los lomos; **vi.** Apariencia 'fina' de los lomos; **vii.** Macrocella; **viii.** 'Costillas' entre los lomos; **ix.** Zona micropilar con micrópilo al centro.

8 A-ii) con respecto a los de la superficie coriónica que en *H. g.glauconome*. La mayoría son bifurcados (Fig. 8 A-iii, B-iii); los que son continuos presentan una única depresión situada en 1/8 apical (Fig. 8 A-iv). Los lomos recorren hasta la zona prebasal y presentan depresiones mayoritariamente hacia 1/4 y 1/3 apical, aunque hay algunas bifurcaciones poco antes del ecuador. Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados; se reducen en tamaño y sus bordes se adelgazan al alcanzar la zona prebasal, lo que marca la división entre la superficie coriónica y propiamente la base. El tamaño de la retícula se mantiene constante en los valles; el mayor tamaño de polígonos se encuentra en las cimas de los lomos (Fig. 8 A-v), donde es de dos a cuatro veces mayor respecto a los que no se encuentran en las cimas. Las celdas en los lomos se acomodan en una única columna, exhibiendo apariencia delgada (Fig. 8 B-vi). Las macroceldas se encuentran en la cima de algunos lomos (Fig. 8 A-vii), rodeadas de polígonos de tamaño similar, por lo que no parecen conspicuos; son de cuatro a cinco veces mayores que los polígonos de las laderas de los lomos. Son visibles desde el área apical hasta poco después de la región ecuatorial. Entre los lomos, los polígonos se acomodan de forma tal que se aprecia un patrón de 'costillas' (Fig. 8 A-viii, B-viii), de 16 a 18, en especial apicalmente; éstas recorren desde el ápice hasta la base y son las más conspicuas dentro de las especies de *Hamadryas* que las presentan. La zona micropilar (Fig. 8 B-ix), se mantiene a la misma altura que el ápice plano; solo sobresalen las cimas de los lomos. Color $A_{10}M_{00}N_{00}$.

f) *Hamadryas iphthime joannae* (Fig. 9 A,B). Corion promedio de $1068 \pm 51.13 \mu\text{m}$ de largo y 1058 ± 50.04 de ancho ($n = 9$), 1.01 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.99 de relación ancho y largo. Huevo tipo globoso con forma

cuasiesferoidal, poco sinuoso por los lomos; área apical plana, con base convexa y de igual amplitud que el ápice. Base del corion lisa, corresponde con casi 1/9 de la longitud del huevo. Corion con cuatro o cinco lomos apicales de bordes suaves y muy amplios, que recorren desde la zona perimicropilar hasta la zona prebasal y presentan depresiones angostas; una al final de 1/5 de la longitud del huevo desde la región apical, y otra poco antes del ecuador (Fig. 9 A-i, B-i). Solo una o dos bifurcaciones que se encuentran a la misma altura de las depresiones de los lomos continuos o poco antes del ecuador (Fig. 9 A-ii, B-ii). Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados; los polígonos se reducen, estrechan y desordenan en la zona prebasal, lo que marca la división entre la superficie exocoriónica con retícula y su base lisa (Fig. 9 A-iii). Los polígonos reticulares son de menor tamaño en la zona prebasal, aumentan desde finales del primer cuarto basal y se mantienen constantes hasta el inicio del último cuarto; el patrón de los polígonos no alcanza el diseño 'arborescente coralígeno' que se registra para *H. feronia farinulenta* (Fig. 11 A-v). Los polígonos más grandes se hallan en las cimas de los lomos, donde son de dos a tres veces mayores respecto al resto (Fig. 9 A-iv). Las macroceldas (Fig. 9 A-v) se encuentran en la cima de algunos lomos, rodeadas de polígonos de tamaño similar o levemente menor, por lo que no parecen sobresalir; aunque son de cuatro a cinco veces mayores que los polígonos de los valles y las laderas de los lomos. Son visibles desde el área apical hasta poco después de la región ecuatorial. Zona micropilar en roseta de cinco polígonos con márgenes redondeados, todos de un mismo tamaño y sin un aracnoide que lo rodee (Fig. 9 B-vi), se mantiene la misma altura que el ápice plano; solo sobresale la cima

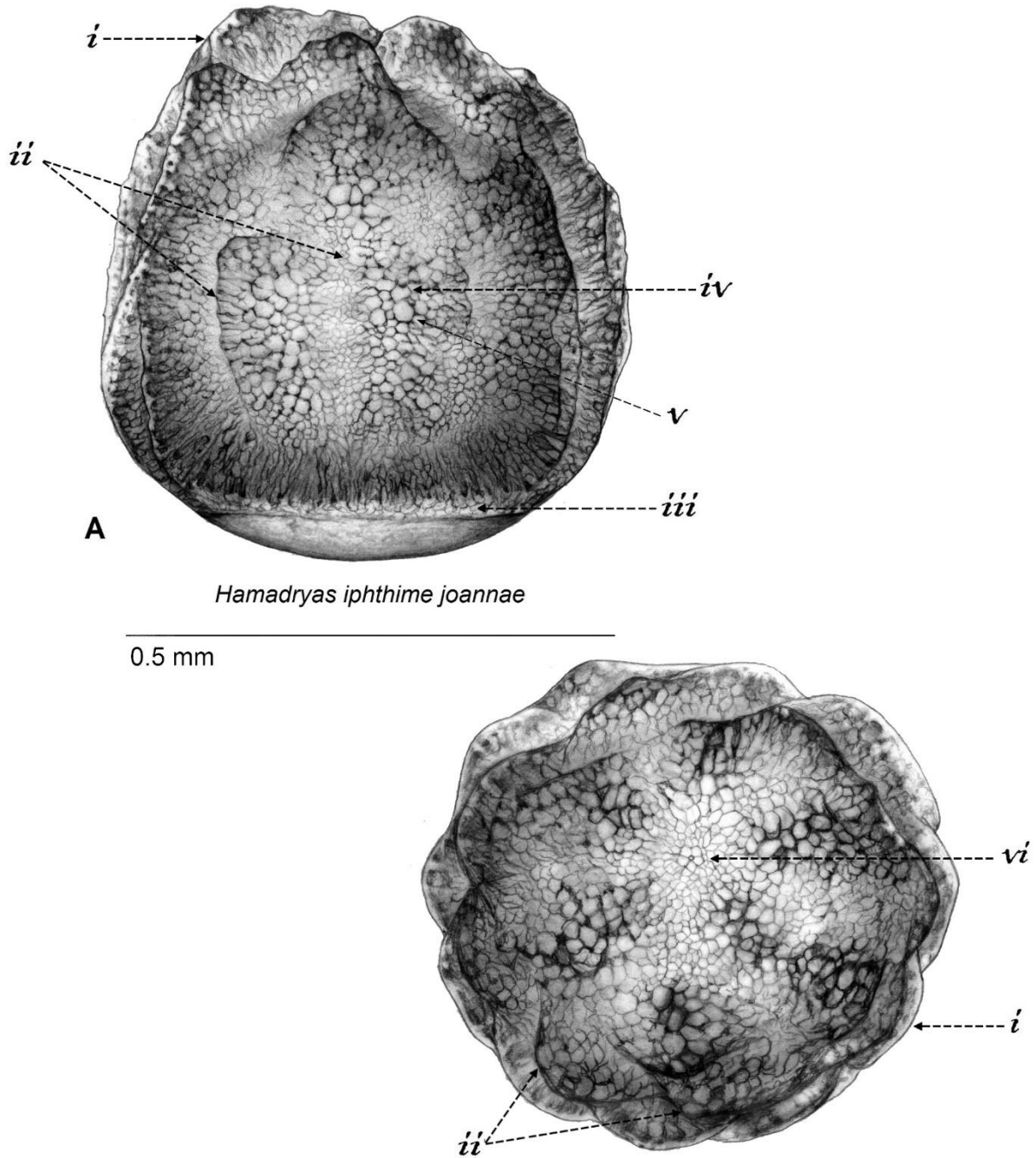


Figura 9. Estructura del corion de *Hamadryas iphthime joannae*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical: **i.** Lomos continuos, **ii.** Lomos bifurcados, **iii.** Retícula disminuida en la prebase; **iv.** Polígonos cercanos a macroceldas; **v.** Macroceldas; **vi.** Micrópilo.

de los lomos. Color A₁₀M₀₀N₀₀.

g) *Hamadryas guatemalena marmorice* (Fig. 10 A-C). Corion promedio de 1371 ± 80.45 μm de largo y 1326 ± 65.95 de ancho ($n = 36$), 1.02 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.96 de relación ancho y largo. Huevo cuasiesferoidal, sinuoso por los lomos; la base —fuertemente convexa— es de casi la misma amplitud que el ápice plano. Base del corion lisa y endeble, no presenta rugosidad; corresponde a poco más de 1/10 de la longitud del huevo. Corion con siete u ocho lomos de bordes suaves que van desde la zona perimicropilar; en ocasiones uno más desde la cúspide hasta la zona prebasal (Fig. 10 A-i). La mayoría son continuos con una única depresión situada en 1/8 apical (Fig. 10 A-ii). Las bi/trifurcaciones surgen en este mismo lugar (Fig. 10 A-iii) y presentan otra depresión en el límite de los tercios ecuatorial y basal (Fig. 10 A-iv). Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados; los polígonos se difuminan y reducen en tamaño, mientras que sus márgenes se adelgazan al alcanzar la zona basal, lo que marca la división entre la superficie coriónica y la base (Fig. 10 A-v). El tamaño de la retícula se mantiene constante en la superficie de los lomos (Fig. 10 B-vi); en los valles de la región apical se aprecian áreas donde son más alargados, siendo de la mitad de tamaño con respecto a los que hay en las cimas. Así, se aprecia una estructura lisa tipo 'listón' (Fig. 10 B-vii, C-vii), posiblemente siendo un arreglo en una única columna de los polígonos que se encuentran en los valles entre dos lomos. Esta 'estructura' surge desde la zona perimicropilar hasta el 1/8 apical. Las macroceldas se encuentran en la cima de algunos de los lomos (Fig. 10 B-viii, ix), ya sea individuales o pareadas (Fig. 10 B-ix, C-ix); 1.5 a 2.5 veces más grandes que los polígonos de los lomos. Son visibles desde la cúspide hasta poco

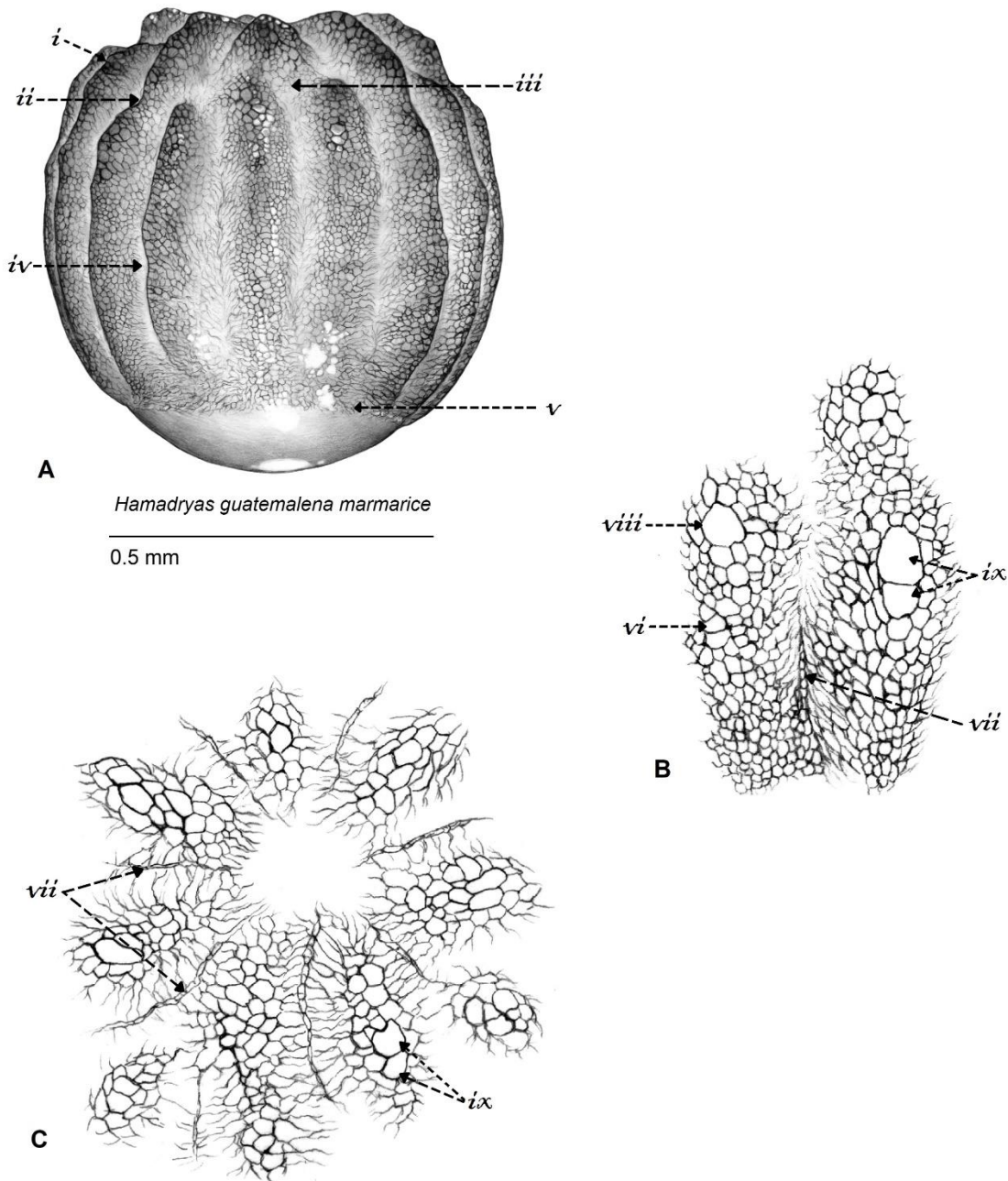


Figura 10. Estructura y detalles del corion de *Hamadryas guatemalena marmorice*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Detalle de la retícula; **C.** Vista apical: **i.** Lomo con inicio en la región apical; **ii.** Depresión en los lomos continuos; **iii.** Lomo trifurcado; **iv.** Depresión en lomos bi/trifurcados; **v.** Retícula disminuida en la base; **vi.** Retícula en los lomos; **vii.** Estructura tipo 'listón'; **viii.** Macrocela individual; **ix.** Macrocelas pareadas.

después de la región ecuatorial. La zona micropilar se encuentra apenas deprimida respecto al ápice plano; no se logra distinguir claramente con la tinción. Color A₂₀M₀₀N₀₀.

h) *Hamadryas feronia farinulenta* (Fig.11 A,B). Corion promedio de 1194 ± 44 μm de largo y 1194 ± 64.89 de ancho ($n = 10$), igual de largos que anchos. Huevo tipo globoso, cuasiesferoidal, área apical plana y base convexa que es 1.2 veces más amplia que el ápice. Base del corion lisa y endeble (Fig. 11 A-i), corresponde con casi 1/10 de la longitud del huevo. Corion con seis a siete lomos de bordes suaves pero bastante reducidos y más conspicuos que en *H. amphinome mazai*; la mayoría surge desde la zona perimicropilar y sólo uno o dos desde la apical. El acomodo de los lomos puede ser continuo (Fig. 11 A-ii, B-ii) o con bi/trifurcaciones (Fig. 11 A-iii, B-iii); los más conspicuos son los lomos más apicales. Las bi/trifurcaciones, así como las depresiones de los lomos continuos, se encuentran en el 1/6 y el 1/4 apical. Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, con márgenes poco aristados a poco redondeados; los polígonos se reducen y estrechan en la zona prebasal, donde se marca la división entre la superficie con retícula y la base lisa (Fig. 11 A-iv). En el resto del corion los polígonos son de mayor tamaño respecto a los prebasales, manteniendo un tamaño constante hasta el inicio del primer cuarto apical; con arreglo tal que se forma un patrón de 'arborescencias' de simil coralígeno (*Millepora dichotoma*, Milleporidae) (Fig.11 A-v), donde surge el tronco del 'árbol' desde la zona prebasal y las 'ramificaciones' penetran en los lomos. Esta disposición aparenta que los polígonos entre los lomos son de menor tamaño, pues solo los que se encuentran en las cimas (macrocelas) son mayores. Las macrocelas se encuentran principalmente en la cima de los lomos, pero se ubican desde el área

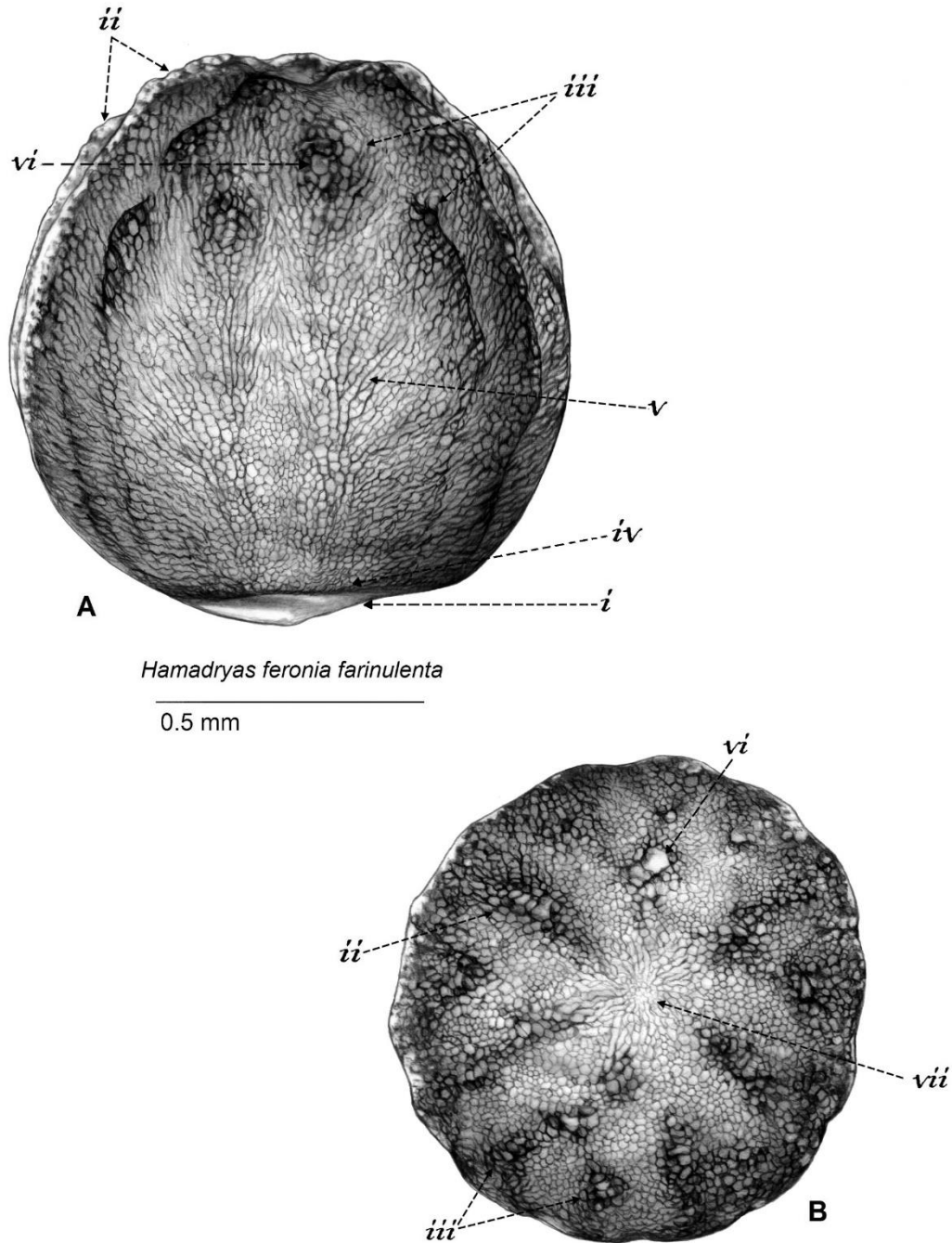


Figura 11. Estructura coriónica de *Hamadryas feronia farinulenta*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical o distal: **i.** Base endeble; **ii.** Lomos continuos; **iii.** Lomos bifurcados; **iv.** Retícula reducida en la base; **v.** Retícula semiarborescente; **vi.** Macroceldas; **vii.** Zona micropilar y micrópilo.

apical hasta el final del primer tercio; en algunos casos se registraron macroceldas en la región ecuatorial. Macroceldas (Fig. 11 A-vi, B-vi) son de dos a tres veces más grandes que el resto de los polígonos, son de una a dos en algunos lomos. Zona micropilar irregular (Fig. 11 B-vii), se deprime respecto a la superficie apical aplanada; se destacan más las cimas de los lomos de la región apical. Color A₂₀M₀₀N₀₀.

i) ***Hamadryas fornax fornacalia*** (Fig. 12 A,B). Corion promedio de 1069 ± 52.32 μm de largo y 1053 ± 41.51 de ancho ($n = 17$), 1.01 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.99 de relación ancho y largo. Huevo tipo globoso, cuasiesferoidal y algo sinuoso por los lomos; base semiaplanada 1.8 veces más amplia que el ápice plano. Base del corion rugosa pero endeble o flexible, delimitada por polígonos desorganizados (Fig. 12 A-i); corresponde con casi 1/10 de la longitud del huevo. Corion con once lomos de bordes suaves y anchos, pero poco conspicuos respecto a la superficie coriónica; recorren desde la zona cúspide hasta la prebase. La mayoría son continuos, con depresiones hacia 1/3 apical y cerca de la región ecuatorial (Fig. 12 A-ii). Las bifurcaciones surgen en el 1/3 apical, y ocasiones en el 1/3 basal (Fig. 12 A-iii). Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados; los polígonos se alargan y adelgazan al alcanzar la zona prebasal, delimitando la base del resto del corion (Fig. 12 A-i). Los polígonos son de tamaño constante en los valles, donde se acumula más el colorante (Fig. 12 A-iv, B-iv); se incrementa el tamaño de los polígonos progresivamente, desde los valles hasta los de mayor tamaño en las cimas (Fig. 12 A-v), donde son de dos a cuatro veces mayores respecto a otros. Las macroceldas se encuentran en la cima de algunos lomos (Fig. 12 A-vi); de cinco a seis veces más amplias que los polígonos de otras zonas; se observan principalmente en el tercio ecuatorial. Zona micropilar

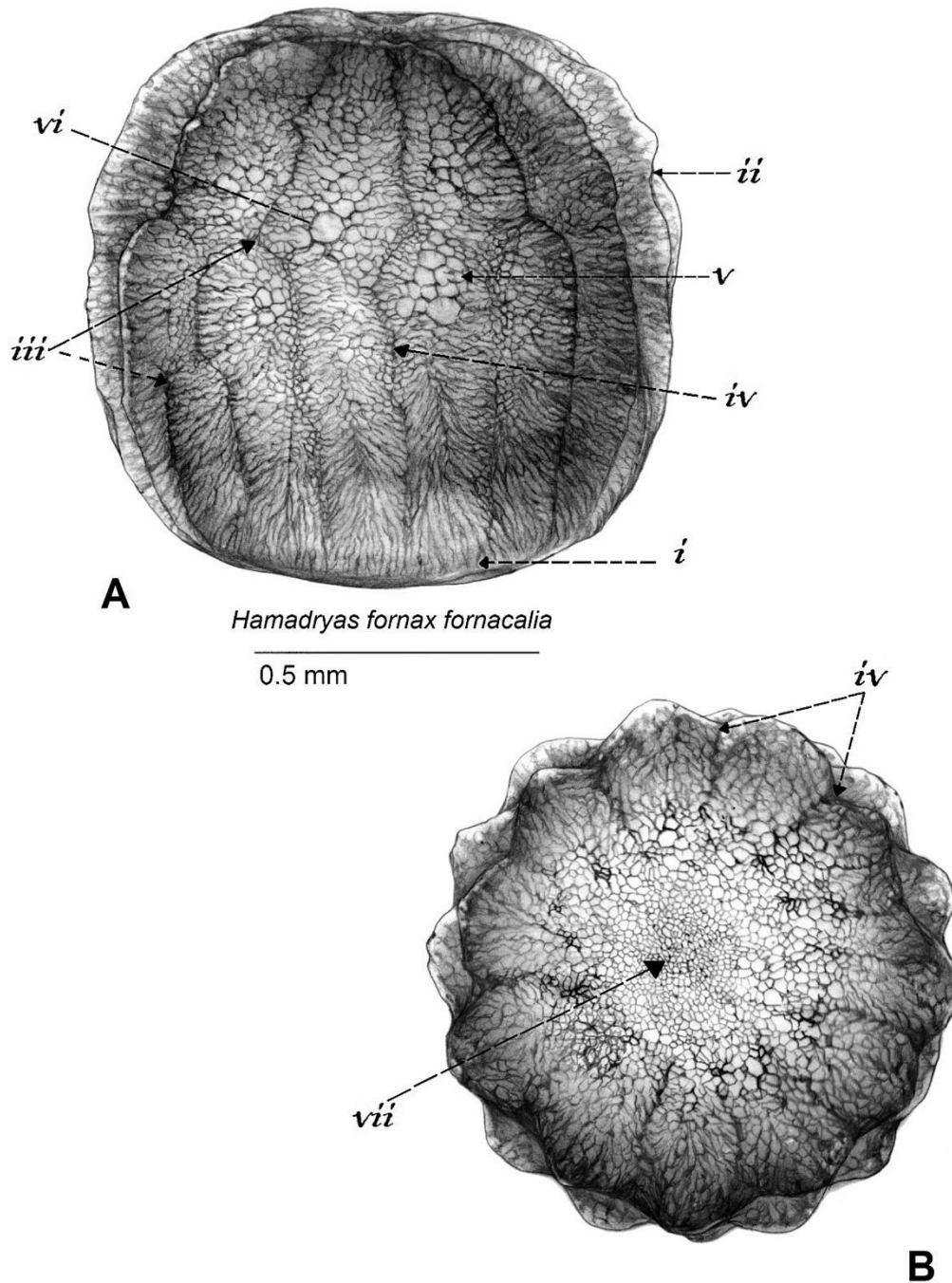


Figura 12. Estructura y detalles del corion de *Hamadryas fornax fornacalia*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical o distal. **i.** Retícula reducida en la base; **ii.** Lomos continuos; **iii.** Lomos bifurcados; **iv.** Retícula entre los valles; **v.** Retícula en los lomos; **vi.** Macrocelda; **vii.** Zona micropilar.

con polígonos desorganizados; se deprime respecto a la superficie apical sin que sobresalgan los lomos perimicropilares (Fig. 12 B-vii). Color A₁₀M₀₀N₀₀.

j) *Hamadryas amphinome mazai* (Fig. 13 A-C). Corion promedio de 910 ± 61.01 μm de largo y 900 ± 47.84 de ancho ($n = 23$), 1.01 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.99 de relación ancho y largo. Huevo cuasiesferoidal, poco sinuoso por los lomos reducidos (Fig. 13 A-i,ii); la base convexa es 1.1 veces más amplia que el ápice plano. Base del corion lisa; corresponde casi 1/10 de la longitud del huevo. Corion con siete u ocho lomos desde la cúspide (Fig. 13 A-i), todos reducidos y sólo sobresalientes en su cima (Fig. 13 A-ii). La mayoría se pueden considerar continuos con tres o cuatro cimas (Fig. 13 A,B-iii); las bifurcaciones ocurren antes del ecuador (Fig. 13 A-iv). La última cima de los lomos se encuentra en el ecuador en los casos donde son continuos, y en el 1/3 basal para los bifurcados. Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados; se difumina y reducen sus márgenes al alcanzar la zona prebasal, lo que marca fuertemente la división entre la superficie coriónica y la base (Fig. 13 A-v). El tamaño de la retícula se mantiene constante, con la mayor amplitud de los polígonos presente en las cimas y rodeando a la macrocelda (Fig. 13 B-vi), donde es de 1.5 a 1.7 veces mayor respecto a los que no se encuentran en los lomos. Las macroceldas (Fig. 13 A-viii, B-vii, C-vii) se encuentran únicamente en la cima de los lomos, sea de manera individual (Fig. 13 B-vii, C-vii) o pareada (Fig. 13 A-viii); de cuatro a cinco veces más amplios que los polígonos de los valles. Son visibles desde la cúspide hasta poco después de la región ecuatorial. La zona micropilar (Fig. 13 C-ix), se mantiene al mismo nivel que el ápice plano; se distingue una reducción acentuada de los polígonos. Color A₅₀M₀₀N₀₀.

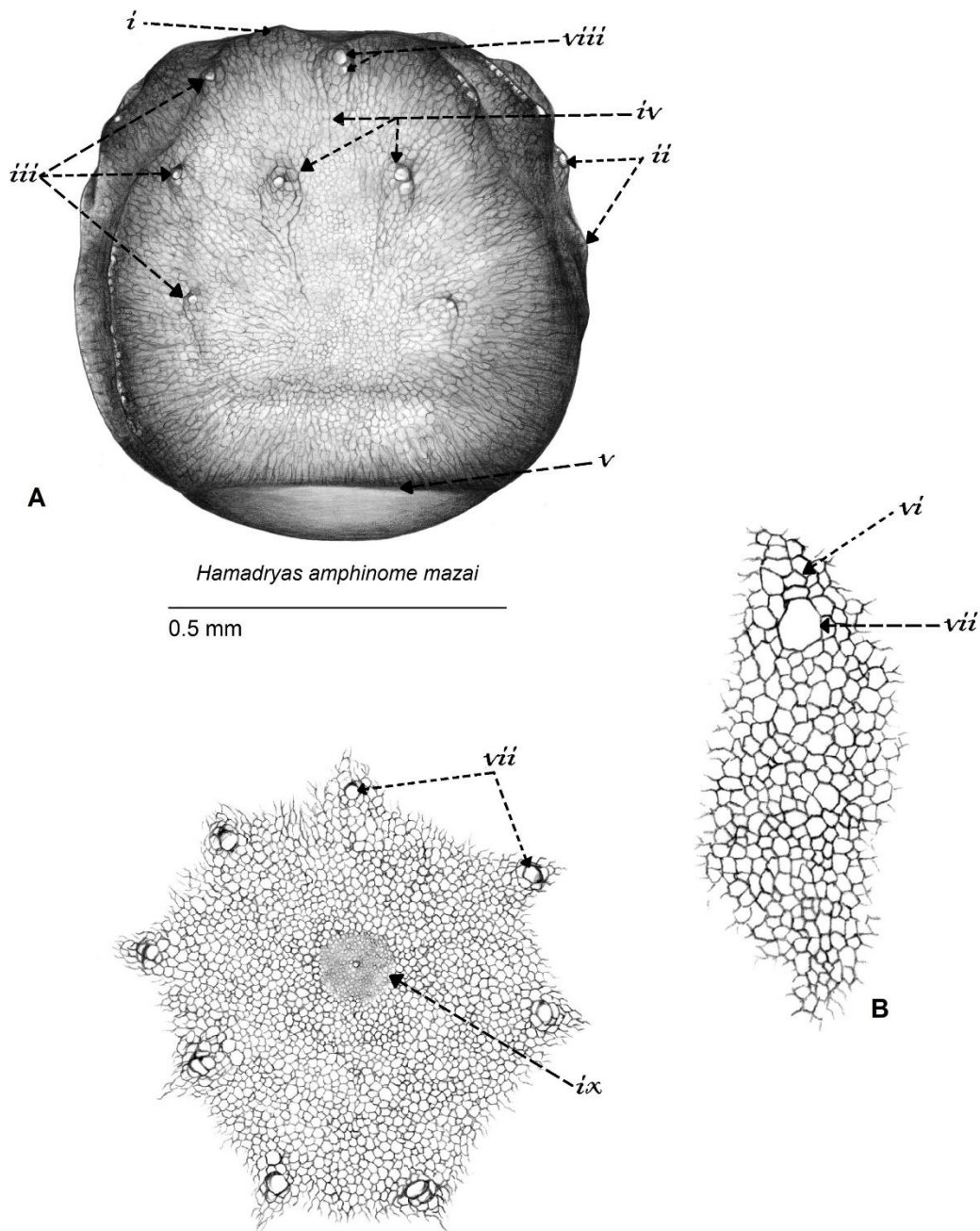


Figura 13. Estructura y detalles del corion de *Hamadryas amphinome mazai*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Detalle de la retícula; **C.** Vista apical: **i.** Lomo con inicio en la cúspide; **ii.** Cimas; **iii.** Lomo continuo; **iv.** Lomos bifurcados; **v.** Retícula disminuida en la base; **vi.** Retícula en los lomos; **vii.** Macrocela individual; **viii.** Macrocelas pareadas; **ix.** Zona micropilar.

k) *Hamadryas laodamia saurites* (Fig. 14 A,B). Corion promedio de 1181 ± 52.47 de largo y 1141 ± 41.39 de ancho ($n = 11$), 1.03 veces más largo que el diámetro máximo; proporción de 0.96 de relación ancho y largo. Huevo tipo globoso con forma cuasiesferoidal, muy sinuoso por los lomos; la región apical es plana y la base convexa, lisa y de casi de igual amplitud que el ápice; corresponde a poco más de 1/7 de la longitud del huevo. Corion con seis lomos apicales de bordes festoneados de modo acentuado, algunos continuos que recorren hasta la zona prebasal y presentan depresiones pronunciadas; dos en el primer cuarto apical y otra a nivel del ecuador (Fig. 14 A-i,ii, B-i). Solo uno o dos de los lomos apicales bifurcan a la misma altura de las dos primeras depresiones de los lomos continuos (Fig. 14 A-iii, B-iii). Retícula de fondo con polígonos penta, hexagonales e irregulares, de márgenes redondeados a levemente aristados; los polígonos se reducen a la mitad del tamaño que el resto al inicio del primer tercio basal, lo que delimita la retícula prebasal de la base lisa o levemente rugosa (Fig. 14 A-iv). Los polígonos mantienen un tamaño constante en la zona ecuatorial, pero aumentan ligeramente en las cimas de los lomos (Fig. 14 A-v). Las macroceldas (Fig. 14 A-vi) se encuentran en la cima de algunos lomos, conspicuas respecto a los polígonos que le circunscriben; son de cuatro a seis veces el tamaño de los polígonos ecuatoriales y solamente se observan en el primer tercio apical. El tamaño de estas macroceldas es similar a los de *H. feronia* pero menores que los de *H. iphthime*. Zona micropilar con retícula diminuta y de organización imperceptible (Fig. 14 B-vii); cóncava respecto a la superficie apical. Color $A_{10}M_{00}N_{00}$.

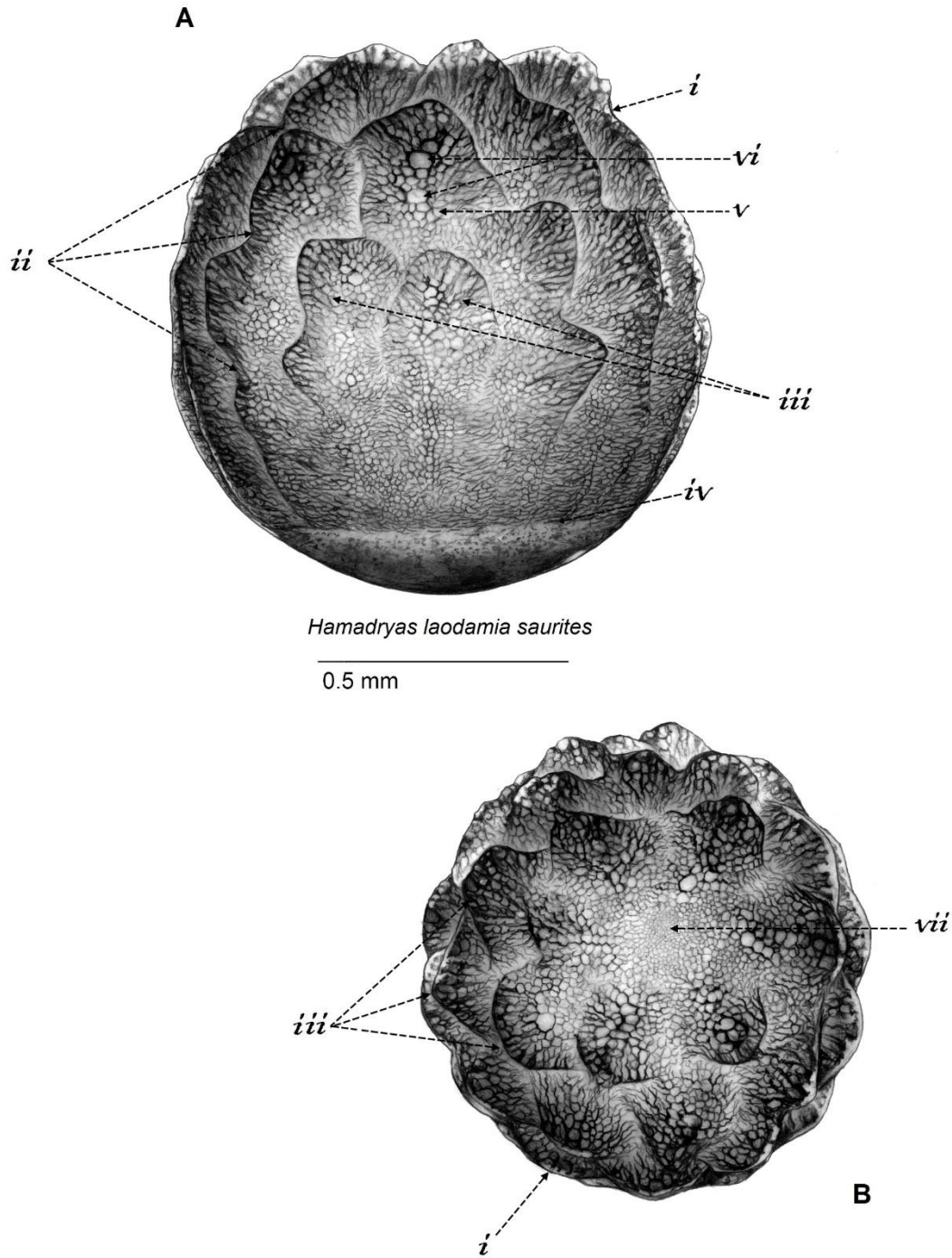


Figura 14. Estructura del corion de *Hamadryas laodamia saurites*. **A.** Corion en vista lateral; **B.** Vista apical o distal. **i.** Lomos continuos, **ii.** Valles, **iii.** Lomos bifurcados; **iv.** Retícula reducida en la base; **v.** Polígonos cercanos a macroceldas; **vi.** Macrocela; **vii.** Micrópilo.

Cuadro 1. Resumen de los caracteres del corion en especies de *Hamadryas* y *Ectima*.

Taxón Ilustración	Forma tamaño µm (largo x ancho)	¹ Ápice y ² base	¹ Lomos ² Acomodo	Retícula	Macroceldas	Zona micropilar
<i>Ectima thecla</i> <i>thecla</i> (Fig. 4)	semi- oblonga (895 x 752)	¹ convexo a plano ² convexa con retícula; 1.26 veces más amplia que el ápice casi 1/7 de la longitud	¹ 7 u 8 protolomos con bordes irregulares y conspicuos hasta área ecuatorial ² de la zona perimicropilar a la base >continuos con 4-6 depresiones; poco conspicuos Bifurcados ocurren desde el 1/4 apical	polígonos de márgenes redondeados más tenue y disminuida en la base Formación de 'enrejado' de patrón triangular irregular	en cúspides de protolomos 2-2.5 veces más grandes que retícula conspicuas sólo apicalmente	cóncava
<i>Hamadryas</i> <i>atlantis lelaps</i> (Fig. 5)	cuasi- esferoidal (1229 x 1206)	¹ convexo ² semi-aplanada con retícula; 1.4 veces más amplia que el ápice casi 1/10 de la longitud	¹ 10-12 protolomos delgados y conspicuos hasta 1/3 apical ² de la zona perimicropilar a 2/3 partes antes de la base >continuos con 2 o 3 depresiones hacia 1/4- 1/5 apical bifurcadas desde zona apical (1/15-1/10 apical)	polígonos de márgenes redondeados disminuida en la prebase y del doble de amplitud en la superficie de los protolomos 7-9 'costillas' sutiles en los valles	una o dos en todo el corion del doble de tamaño que la retícula poco conspicuas restringidas al 1/3 apical	a nivel de región apical Rodeada por un 'cerco' de polígonos alargados y delgados

<i>H. februa ferentina</i> (Fig. 6)	cuasi-esferoidal (1206 x 1109)	¹ levemente convexo	6-8 lomos de bordes irregulares	polígonos de márgenes redondeados	en cimas de algunos lomos	cóncava
		² convexa y con leve rugosidad; 1.08 veces más amplia que el ápice	² de la zona perimicropilar hasta la base >bifurcados y trifurcados desde la región apical o en el ecuador 1-3 continuos 4-5 depresiones; las 2 más apicales muy pronunciadas	disminuida y difuminada en la prebase; aumenta levemente en las cimas 'costillas' muy tenues; 12-14 hasta el 1/8 apical	2-3 veces más grandes que el resto de las celdas	

<i>H. glauconome glauconome</i> (Fig. 7)	cuasi-esferoidal (1223 x 1124)	¹ levemente convexo	6 lomos de bordes semidentados	polígonos de márgenes redondeados a levemente aristados	en cimas de algunos lomos	cóncava
		² convexa y rugosa; 1.2 veces más amplia que el ápice	² de la zona perimicropilar hasta poco después de la base continuos con depresiones siempre antes del ecuador bifurcados y trifurcados desde el 1/3 apical y con depresiones en 1/4 apical a región ecuatorial	disminuida en la prebase con prolongaciones de los lomos; 1.5-2 veces más grandes en superficie de lomos que en el resto 11-13 'costillas'; de desde el ápice hasta el ecuador; conspicuas en vista apical	5 veces más grandes que la retícula visibles desde área apical hasta antes del ecuador	

<i>H. julitta</i> (Fig. 8)	cuasi-esferoidal (1035 x 999)	¹ plano	7 lomos de bordes semidentados; apariencia delgada por retícula en columna	polígonos de márgenes redondeados	en cimas de algunos lomos	a la misma altura que el ápice
		² convexa y rugosa; 1.4 veces más amplia que el ápice casi 1/6 de la longitud	² de la zona perimicropilar hasta la base >bifurcados con depresiones entre el 1/4 y 1/3 apical Continuos presentan única depresión en el 1/8 apical desde zona apical hasta basal	reducida y adelgazada en la base; 2-4 más amplia en zona más alta de los lomos que en el resto 16-18 'costillas' conspicuas desde el ápice hasta la base	4-5 veces más grandes que la retícula, pero rodeadas de polígonos de similar tamaño visibles desde región apical hasta ecuatorial	
<i>H. ipthime joannae</i> (Fig. 9)	cuasi-esferoidal (1068 x 1058)	¹ plano	4-5 lomos de bordes suaves muy amplios	polígonos de márgenes redondeados	en cimas de algunos lomos	a mismo nivel que la región apical
		² convexa y lisa; misma amplitud que el ápice casi 1/9 de la longitud	² de la zona perimicropilar hasta la basal >continuos dos depresiones, una en el 1/5 apical y otra antes del ecuador	reducidos, estrechos y desordenados en la prebase; 2-3 veces más amplia en las cimas que en el resto aumento progresivo de tamaño desde 1/4 basal hasta el cuarto apical	4-5 veces más grandes que la retícula y rodeadas de polígonos de similar tamaño visibles desde la región apical hasta poco después de la región ecuatorial	roseta visible con tinción

<i>H. guatemalena marmorice</i> (Fig. 10)	cuasi-esferoidal (1371 x 1326)	¹ plano ² fuertemente convexa y lisa; misma amplitud que el ápice poco más de 1/10 de la longitud	7-9 lomos de bordes suaves ² de la zona perimicropilar hasta la basal >continuos con depresión única en el 1/8 apical bifurcados y trifurcados con otra depresión en el 1/3 basal	polígonos de márgenes redondeados reducida y desaparece en la zona prebasal; mayor amplitud en las cimas (el doble que el resto) polígonos alargados en el 1/8 apical forman estructura tipo 'listón'	en cúspides de algunos lomos 1.5-2 veces más grandes que la retícula visibles desde el área apical hasta poco después de la región ecuatorial individuales o pareadas	deprimida
<i>H. feronia farinulenta</i> (Fig. 11)	cuasi-esferoidal (1194 x 1194)	¹ plano ² convexa y lisa; 1.2 veces más amplia que el ápice casi 1/10 de la longitud	6-7 lomos de bordes suaves pero reducidos ² de la zona perimicropilar hasta la base depresiones en el 1/6 y 1/4 apical	polígonos con márgenes poco aristados a poco redondeados reducida y estrechada en la base; arreglo de 'arborescencias' similar coralígeno hasta el 1/4 apical tamaño constante en todo el corion	en cimas de los lomos 2-3 más amplias que la retícula desde región apical hasta el final de 1/3 apical; raras en la región ecuatorial individuales o pareadas	deprimida retícula irregular en la región
<i>H. fornax fornacalia</i> (Fig. 12)	cuasi-esferoidal (1069 x 1053)	¹ plano ² semi-aplanada y rugosa; 1.8 veces más amplia que el ápice casi 1/10 de la longitud	11 lomos de bordes suaves ² de la cúspide hasta la base >continuos con depresiones hacia 1/3 o 1/4 apical bifurcaciones en el 1/3 apical y basal	polígonos de bordes redondeados alargada, adelgazada y desordenada en la prebase; aumento progresivo de los polígonos hasta las cimas (del doble al triple de tamaño que el resto) mayor absorción del colorante en los valles	en cimas de algunos lomos 5-6 veces más grandes que la retícula mayoría en el tercio ecuatorial	deprimida respecto a la región apical polígonos desorganizados en la región

<i>H. amphinome mazai</i> (Fig. 13)	cuasi-esferoidal (910 x 900)	¹ plano ² convexa y lisa; 1.1 veces más amplia que el ápice 1/10 de la longitud	7-8 lomos reducidos con sólo su cima sobresale ² de la región apical hasta el ecuador en continuos y el 1/3 basal en bifurcados >continuos con dos o tres lomos bifurcaciones en el ecuador	polígonos de márgenes redondeados difuminada y reducida en la zona prebasal; de 1.5 a 1.7 veces más grande en las cimas	en cimas de los lomos a mismo nivel que la región apical 4-5 veces más grandes que el resto individual o pareada	reducción acentuada de los polígonos en la región
<i>H. laodamia saurites</i> (Fig. 14)	cuasi-esferoidal (1181 x 1141)	¹ plano ² convexa y lisa; casi de la misma amplitud que el ápice poco más de 1/7 de la longitud	6 lomos festoneados ² de la zona perimicropilar hasta la base >continuos con depresiones fuertes, 2 en el 1/4 apical y 1 más en el ecuador bifurcaciones a nivel de las primeras depresiones	polígonos de márgenes redondeados a levemente aristados reducida desde el 1/3 basal y ligeramente más grandes en las cimas	en cimas de algunos lomos 4-6 más grandes que el resto sólo se observan en el 1/3 apical	cóncava retícula diminuta con organización imperceptible

2. Observaciones en el MEB

a) *Hamadryas atlantis lelaps* (Fig. 15 A-H). Corion con protolomos que llegan hasta la región ecuatorial, los cuales algunas veces colapsan en sus cimas; por lo general se conserva la forma y características observadas con la tinción (Fig. 15 A). La zona micropilar se encuentra deprimida respecto a la zona perimicropilar; presenta una roseta con cinco pétalos muy alargados y delgados, de márgenes levemente aristados en las zonas más distales al centro de la roseta, en la cual se detectaron cinco aperturas micopilares. Se encuentra rodeada de tres semicírculos de celdas hexagonales irregulares, entre 31 y 35, con márgenes del mismo grosor que la roseta (Fig. 15 B). La zona perimicropilar presenta un cerco engrosado que rodea a la zona micropilar y sobresale de la superficie del corion; no se alcanza a percibir detalles de retícula en la zona micropilar ni en el cerco de la zona perimicropilar (Fig. 15 C). Los lomos surgen a partir del cerco y se componen por una hilera de celdas, lo que les da una apariencia delgada (Fig. 15 D). En la región ecuatorial, los polígonos de los valles son ligeramente más pequeños que los presentes en las cimas de los lomos, mientras que en su parte terminal los protolomos llegan a tener hasta tres polígonos en sus cimas (Fig. 15 E). En la cima de uno o dos lomos, se detecta un polígono casi seis veces más grande que el resto, con forma elipsoidal y lo que pudiera ser un aerópilo o hidrópilo cerca de su centro (Fig. 15 F); los aerópilos son semicirculares, ligeramente deprimidos respecto a la macrocelda (Fig. 15 G). Se observan aperturas similares en las regiones ecuatorial y basal, de características similares, pero de menor tamaño que las presentes en las macroceldas. La región basal (base y prebase) presenta una retícula más reducida respecto al resto del corion (Fig. 15 H).

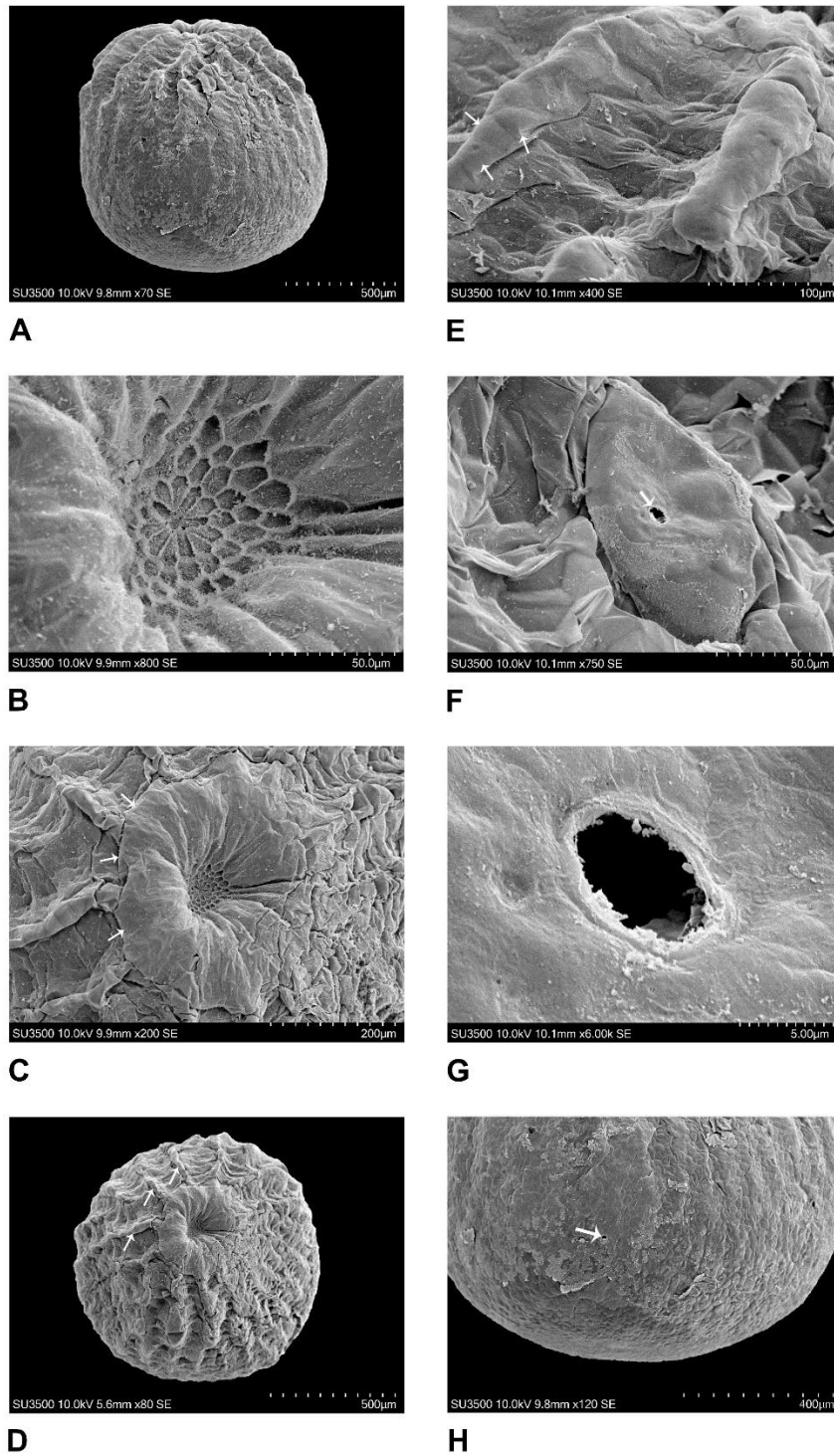


Figura 15. Fotografías bajo el MEB de *Hamadryas atlantis lelaps*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** 'Cercus' perimicropilar; **D.** Vista apical o distal; **E.** Retícula en la región ecuatorial; **F.** Macrocela; **G.** Aerópilo; **H.** Región basal y aperturas (flechas blancas).

b) *H. februa ferentina* (Fig. 16 A-H) Corion con lomos muy irregulares que llegan hasta la prebase; cimas y depresiones conspicuas pero frágiles en el montaje. Se conserva la forma y características observadas con la tinción (Fig. 16 A). La zona micropilar se encuentra al mismo nivel que la cúspide y la zona perimicropilar; con una roseta con nueve pétalos de márgenes aristados a rectos en las zonas más distales al centro de la roseta; los pétalos son variables en amplitud, pero el grosor de sus márgenes es el mismo para todos. La parte central de la roseta es semicircular irregular, un poco deprimida respecto al resto de la roseta; presenta tres aperturas micropilares definidas y una cuarta es más tenue que el resto. Se encuentra rodeada de celdas irregulares de cinco o seis lados con márgenes menos conspicuos que los de la roseta, de 17 a 19 en total (Fig. 16 B). La zona micropilar presenta reticulación muy tenue, mientras que la perimicropilar tiene polígonos del mismo tamaño que el presente en los valles (Fig. 16 C). Los lomos inician desde la zona perimicropilar, con polígonos de 1.5 a 2 veces más amplios en las cimas proximales a la cúspide. En vista apical, en los valles se aprecia un patrón de concavidades, cuyos bordes forman un arreglo de 'costillas' entre los lomos (Fig. 16 D). Los polígonos de los valles en la región ecuatorial tienen variaciones ligeras en tamaño; sus márgenes son algo aristados y aumentan su tamaño al estar más próximos a los lomos (Fig. 16 E). En las cimas, los polígonos del doble o triple de tamaño que otros polígonos; se observan macroceldas cuatro o cinco veces más grandes que los polígonos en algunos lomos y con una apertura (aerópilo) en su centro (Fig. 16 F). Los aerópilos son elípticos, bien definidos y al mismo nivel que la macrocelda (Fig. 16 G). La zona prebasal presenta una retícula reducida y atenuada respecto al resto del corion

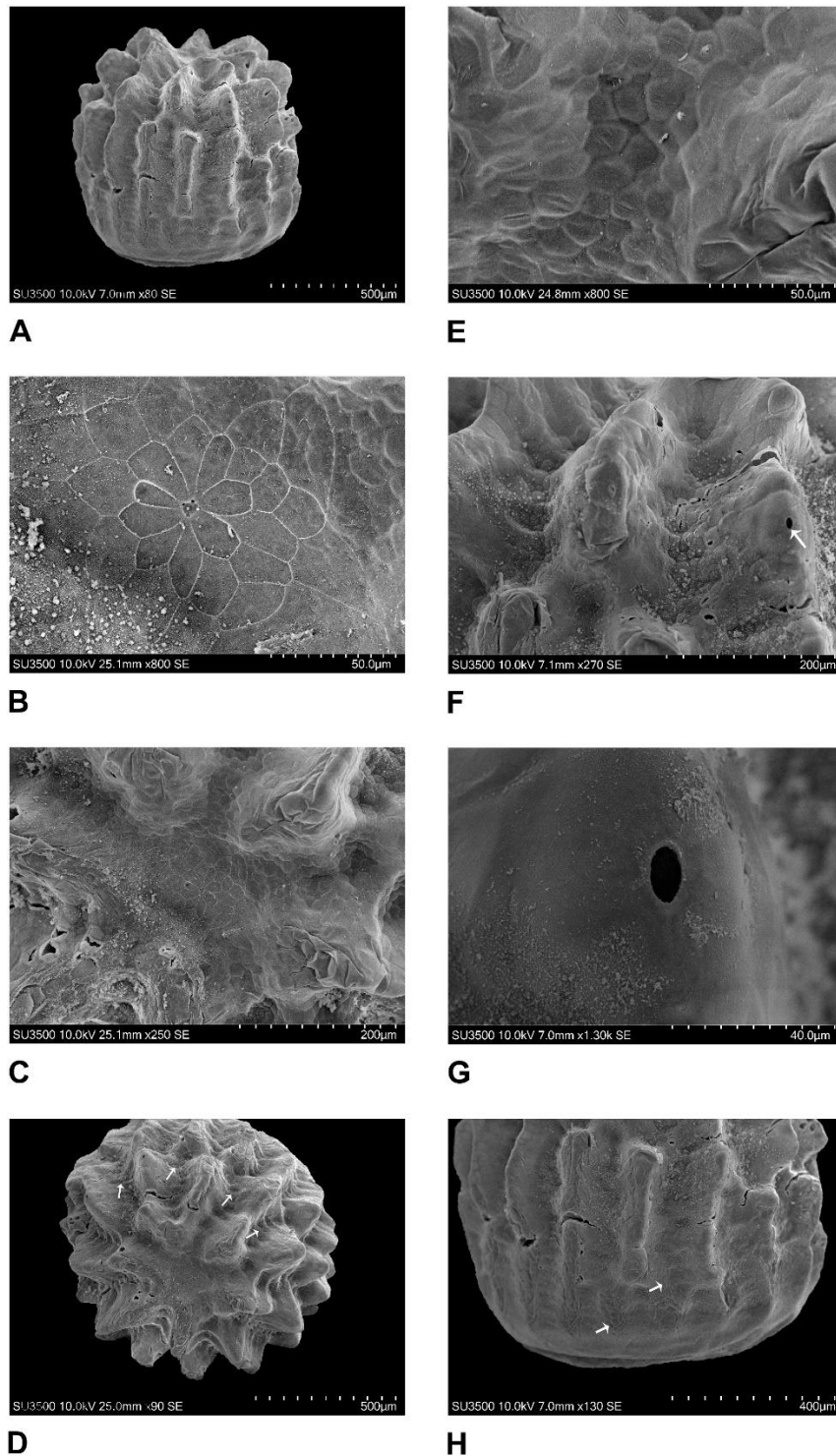


Figura 16. Fotografías bajo el MEB de *H. februa ferentina*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Zona perimicropilar; **D.** Vista apical o distal; **E.** Reticula en la región ecuatorial; **F.** Lomos, uno de ellos con macrocelda; **G.** Aerópilo; **H.** Región basal.

(Fig. 16 H); la base colapsó durante el montaje de las muestras.

c) *H. glauconome glauconome* (Fig. 17 A-H) Corion con lomos 'semidentados', con cimas aristadas y depresiones poco conspicuas, muy delgados y recorren hasta la prebase; entre ellos se observa un patrón notorio de 'costillas desde la cúspide y hasta la prebase, de 20 a 22 (Fig. 17 A). La zona micropilar se encuentra cóncava respecto al resto de la superficie y tiene retícula de fondo muy conspicua y con polígonos de menor tamaño que los presentes en la zona perimicropilar. Presenta una roseta con cinco pétalos de márgenes delgados que pueden ser aristados o rectos, estos últimos siendo más amplios que los primeros; la parte central de la roseta es pentagonal irregular y es la única apertura en la zona. La roseta está rodeada de celdas irregulares de cinco o seis lados, algunos de ellos curvos, con márgenes del mismo grosor que los de la roseta, sólo cinco o seis celdas amplias; la zona perimicropilar tiene polígonos del mismo tamaño que los presentes en los valles (Fig. 17 B). Los lomos inician desde la zona perimicropilar, siendo más amplios en las cimas pero observándose delgados en general; los valles en vista apical se aprecian en concavidades semielípticas (Fig. 17 C). Estas concavidades se observan también en vista lateral, y sus bordes forman un arreglo de 'costillas' entre los lomos (Fig. 17 A,D,E,H: flechas blancas); mientras, las cimas tienen polígonos dos veces más amplios, acomodados en hileras que le dan la apariencia delgada salvo en las regiones con macroceldas y/o cimas. En la región ecuatorial, los polígonos de los valles son de tamaño constante con forma hexagonal irregular; al estar en los lomos (sea en las cimas o las depresiones), su tamaño es 1.5 a 2 veces mayor (Fig. 17 E). En las cimas de algunos lomos, se observan macroceldas alargadas, siendo cinco o seis veces mayor en longitud que los polígonos en los valles; se observa una apertura

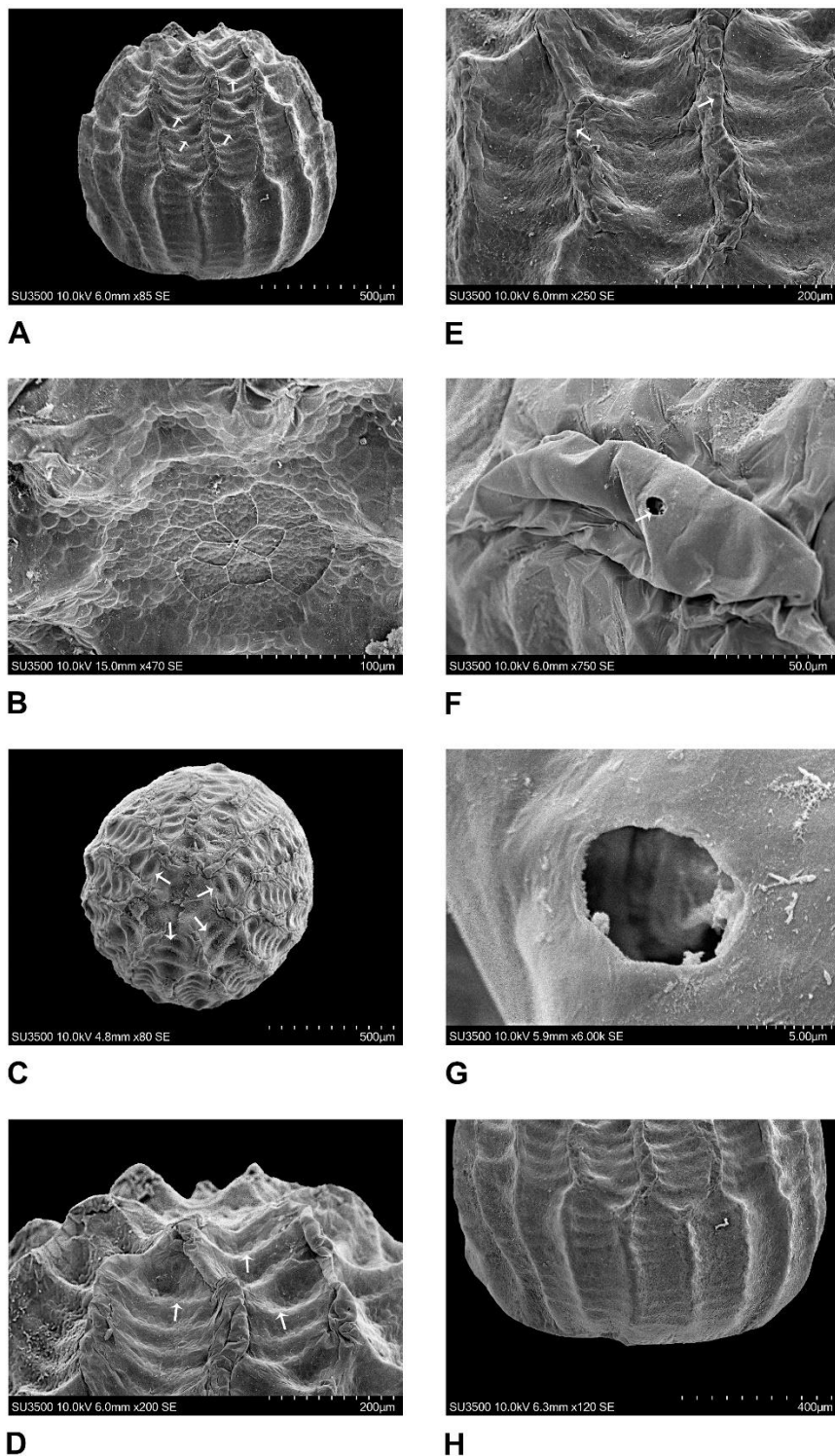


Figura 17. Fotografías bajo el MEB de *H. glauconome glauconome*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Región apical; **E.** Reticula en la región ecuatorial; **F.** Lomos con macrocelda; **G.** Aerópilo; **H.** Región basal. Las flechas blancas señalan las 'costillas' en las imágenes correspondientes.

(aerópilo) en el tercio basal de la macrocelda (Fig. 17. F). Los aerópilos tienen márgenes irregulares, forma semicircular y se encuentran al mismo nivel que las macroceldas (Fig. 17 G). La zona prebasal presenta una retícula reducida y atenuada respecto al resto del corion (Fig. 17 H); no se logró conseguir fotografía de la zona basal.

d) *H. julitta* (Fig. 18 A-H) Corion con lomos 'semidentados', con cimas aristadas y una a tres depresiones poco conspicuas, muy delgados y recorren hasta la prebase; entre ellos se observa un patrón de 'costillas' desde la cúspide hasta la prebase, 17 o 18 (Fig. 18 A). La zona micropilar se encuentra a nivel de la perimicropilar y tiene retícula de fondo apenas incipiente en la parte central de la roseta. Dicha roseta presenta ocho pétalos de márgenes engrosados, redondeados y ligeramente por encima de la superficie; su parte central está bien definida, siendo cuadrangular irregular y con una aparente apertura micropilar en su centro. La roseta está rodeada por 15 a 16 celdas irregulares con lados rectos y curvos, cuyos márgenes son un poco menos gruesos que los de la roseta conforme se aleja de su centro, y polígonos que se van asemejando en tamaño a los del resto del corion (Fig. 18 B). Los lomos inician desde la zona perimicropilar, con polígonos alineados de forma tal que les da una apariencia delgada; en los valles se observan concavidades, menos conspicuas que en *H. glauconome* pero también conforman el patrón de 'costillas' con sus bordes (Fig. 18 C, D). Los lomos tienen polígonos 1.5 a 2 veces más amplios, con su mayor amplitud en algunas de las cimas y macroceldas. En la región ecuatorial, los polígonos de los valles son de casi el mismo tamaño que los presentes en los lomos; su forma dominante es la hexagonal irregular aunque también hay irregulares (Fig. 18 E). Las macroceldas se observan en algunos de los lomos, principalmente los de la región

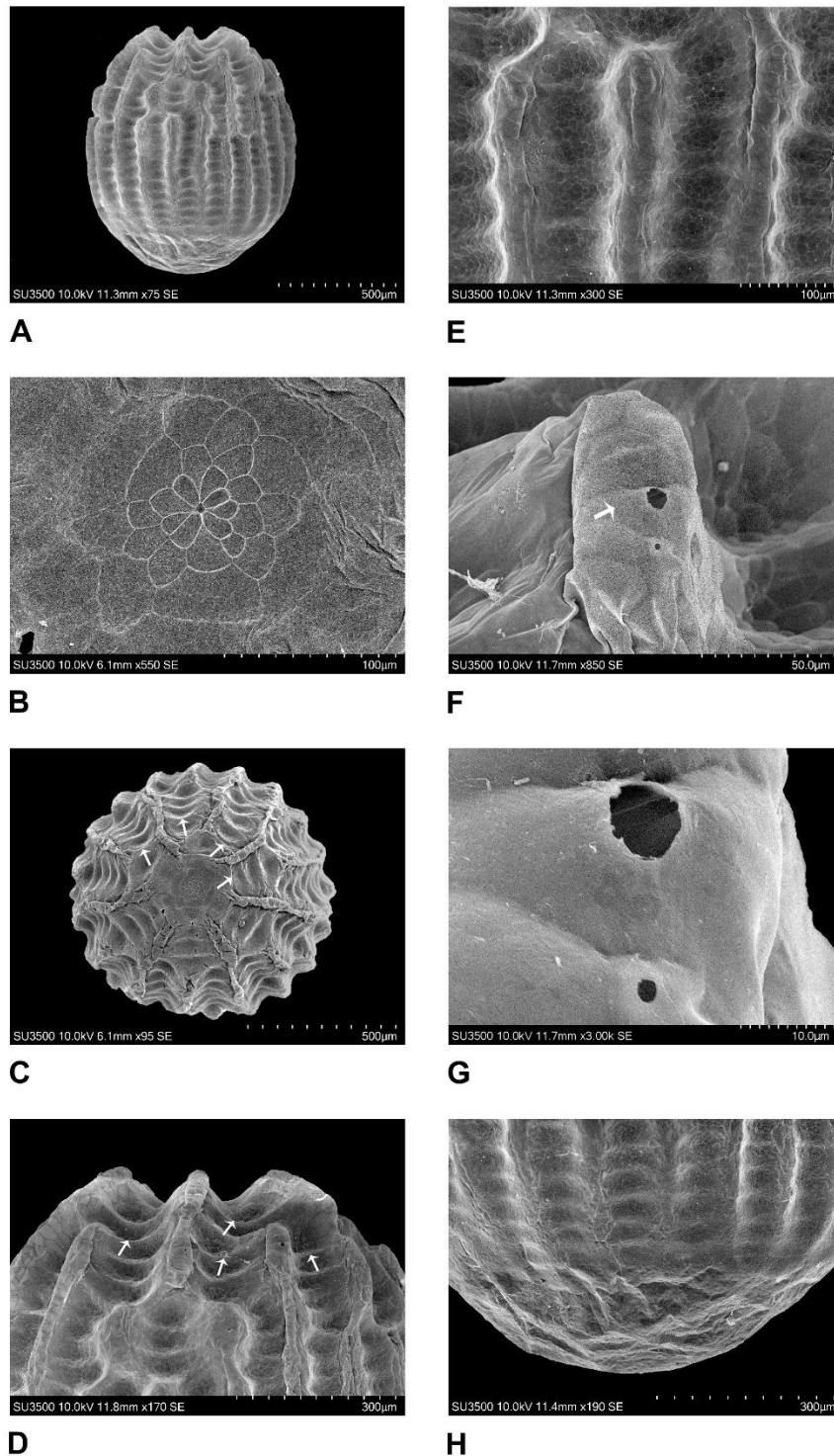


Figura 18. Fotografías bajo el MEB de *H. julitta*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Región apical; **E.** Retícula en la región ecuatorial; **F.** Lomo con macrocelda y aerópilos; **G.** Aerópilos; **H.** Región basal.

apical (Fig. 18 A), con tamaño semejante al de los polígonos que le rodean pero con una apertura (aerópilo) en su tercio apical; hay ocasiones donde se presenta una segunda apertura del cuarto de diámetro que la presente en la macrocelda (Fig. 18. F). Los aerópilos grandes son de forma semicircular, con márgenes algo irregulares y a nivel que las macroceldas; los aerópilos se encuentran ligeramente por encima de la superficie del lomo y son más pequeños, prácticamente circulares y bien definidos (Fig. 17 G). La zona prebasal presenta una retícula poco conspicua, sin una clara definición de los márgenes de los polígonos; la base es rugosa, sin un patrón incipiente de retícula (Fig.17 A,H).

e) *H. ipthime joannae* (Fig. 19 A-H) Corion con lomos amplios y de bordes suaves, cuyas cimas se proyectan sobre la superficie del huevo y por su fragilidad se dañan fácilmente durante el montaje. La apariencia de las fotografías respecto a lo observado en tinción (Fig. 9) varía, teniendo concavidades fuertemente marcadas entre los lomos pero sin formar un patrón de costillas como en otras especies de *Hamadryas* (Figs. 15-17) y los polígonos en los lomos fisurados, mostrando lo que al parecer se trata de estructuras huecas (Fig. 19 A). La roseta micropilar tiene nueve pétalos alargados pero amplios, de márgenes redondeados a rectos, engrosados y ligeramente por debajo del nivel de las celdas que la rodean; se detectaron al menos aperturas micropilares en la parte central de la roseta, la cual es pentagonal rectangular y se encuentra más deprimida que el resto de la roseta. Los polígonos que rodean la roseta en su mayoría son de márgenes redondeados y sólo los más distales a la roseta son mucho más tenues; de 11 a 12 (Fig. 19 B). No se aprecia retícula dentro de las zonas micropilar y perimicropilar, aunque en esta última se alcanza a notar leve rugosidad; los lomos surgen desde la zona perimicropilar, pero por su

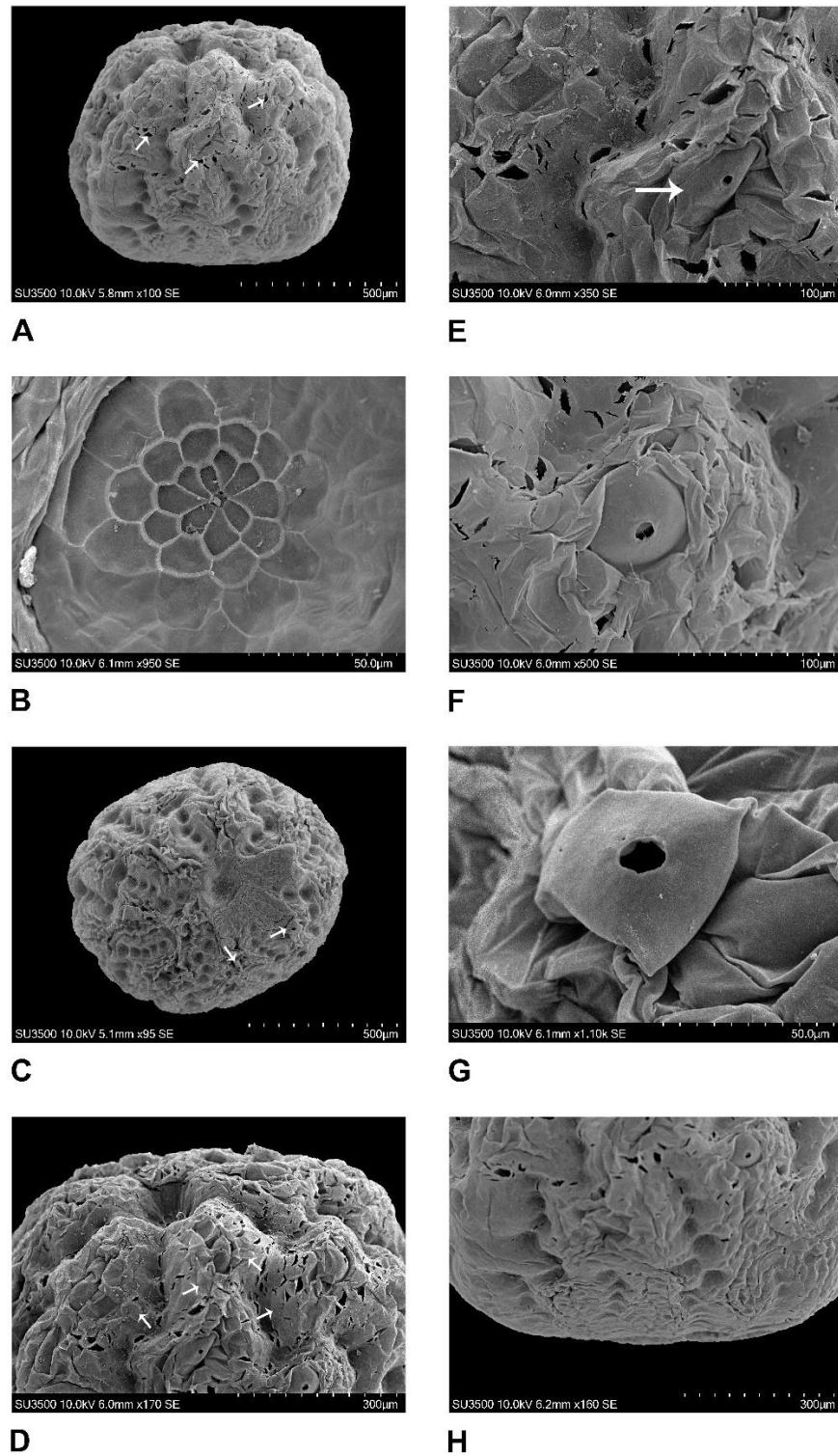


Figura 19. Fotografías bajo el MEB de *H. ipthime joannae*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Región apical; **E.** Retícula dañada en la región ecuatorial; **F.** Macrocelda; **G.** Aerópilo; **H.** Región basal.

colapso no se distingue con claridad los polígonos en ellos en vista apical (Fig. 19 C). Lo que resalta de la retícula son las macroceldas, que sin colapsarse se observan semicirculares en la retícula de los lomos y todas ellas con una apertura central (Fig. 19 C); la retícula en la zona ecuatorial se registró muy dañada en todas las muestras observadas, sólo distinguiéndose algunos polígonos hexagonales casi regulares en los lomos (Fig. 19 D,E). Las macroceldas al colapsar se alargan, teniendo una apariencia similar a las observadas en *H. g. glauconome* (Fig. 17 F); no se registraron macroceldas rotas o fisuradas (Fig. 19 E). Las macroceldas más íntegras tienen una forma casi circular, sobresaliendo levemente del relieve coriónico y con un aerópilo en su centro (Fig. 19 G); el aerópilo es prácticamente circular, a veces con una apertura minúscula cercana a ella. Presenta márgenes levemente aristados y está al nivel de la macrocelda (Fig. 19 F). La región basal colapsó en los montajes (Fig. 19 H).

f) *H. guatemalena marmorice* (Fig. 20 A-H) Corion con lomos de bordes suaves, bien definidos y con una marcada delimitación en las zonas prebasal y la base (Fig. 20 A). La zona micropilar presenta una roseta con diez pétalos de márgenes conspicuos, redondeados y engrosados; en la parte central de la roseta —que es cóncava respecto al resto de la zona micropilar— se observan dos o tres aperturas micropilares; de 27 a 30 (Fig. 20 B). Tanto la zona micropilar como la perimicropilar presentan una leve rugosidad pero no retícula (Fig. 20 B). Algunas partes de los lomos se dañaron, en particular las cimas de los lomos de la región apical, mostrando la estructura hueca de los polígonos en su retícula (Fig. 20 C); en los valles de la región apical, donde con tinción se observó una estructura tipo listón (Fig. 10 C-viii), se registran también fisuras alargadas y delgadas, posible huella de donde se encontraron estas estructuras previo al montaje (Fig. 20 C,D). En la región ecuatorial la retícula se conserva prácticamente

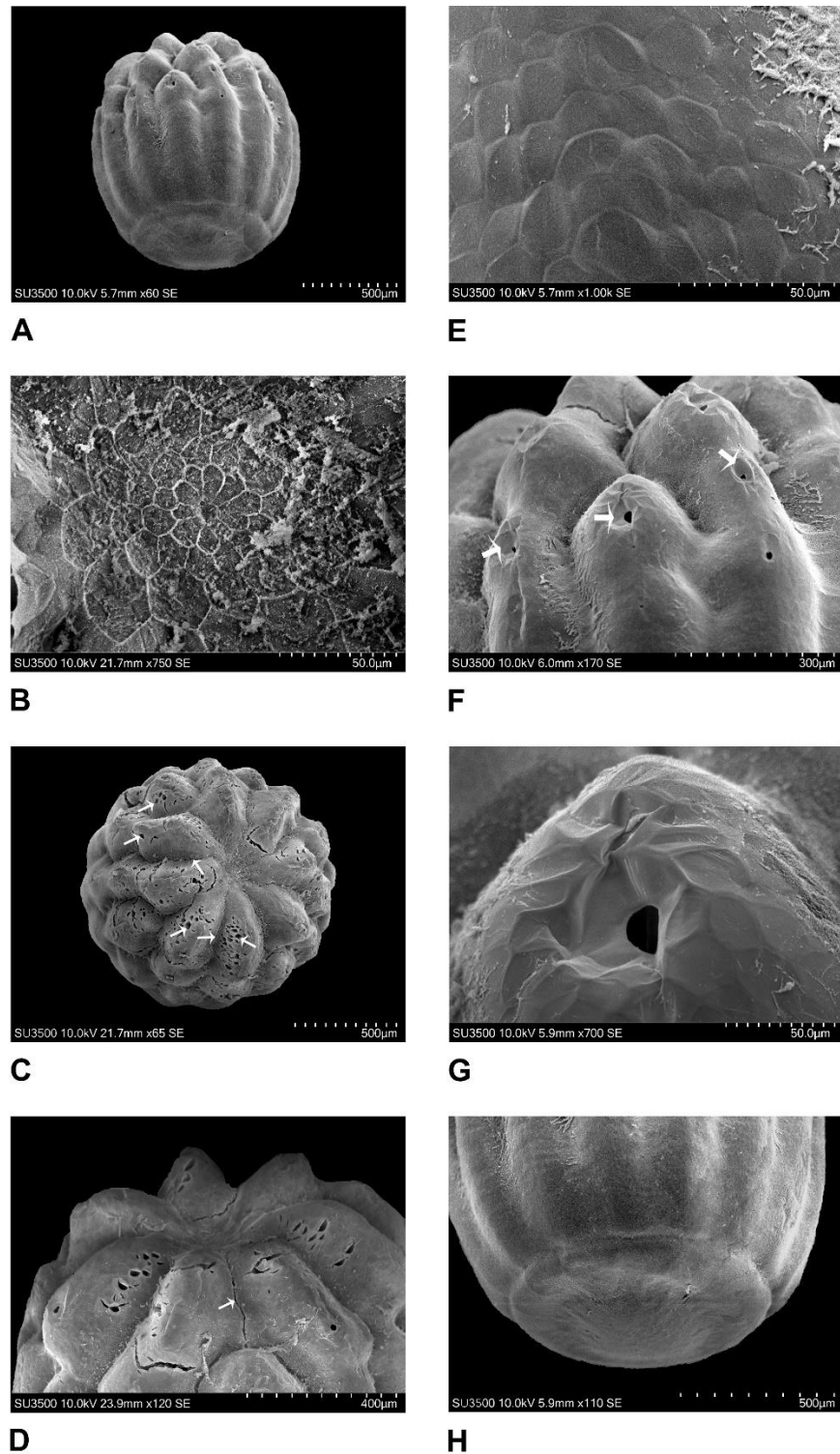


Figura 20. Fotografías bajo el MEB de *H. guatemalena marmorice*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Región apical; **E.** Retícula de la región ecuatorial; **F,G.** Lomos con macroceldas con aerópilos; **H.** Región basal.

intacta, observándose polígonos hexagonales y pentagonales algo irregulares, pero con un tamaño constante (Fig. 20 E). En las cimas de los lomos se observan las macroceldas, que son cóncavas respecto a la cima del lomo y constituidas por polígonos de 2 a 2.5 veces más grandes que los otros que le rodean; se registran individuales o pareados, donde la segunda apertura es de un tamaño más reducido y en una celda de tamaño más semejante al de los polígonos de las cimas (Fig. 20 F). Los aerópilos son semicírculos a nivel de la macrocelda y con márgenes bien definidos; los polígonos que la rodean presentan márgenes engrosados que resaltan ligeramente sobre la superficie (Fig. 20 G). La zona prebasal presenta una retícula muy reducida respecto al resto del corion, delimitada por la terminación de los lomos; la base se observa completamente lisa (Fig. 20 H).

g) *H. feronia farinulenta* (Fig. 21 A-H) Corion con lomos suaves pero reducidos, distinguibles de la retícula aun colapsados (Fig. 21 A). La zona micropilar presenta una roseta con ocho pétalos poco más largos que anchos, con márgenes redondeados a algo aristados y ligeramente más gruesos que el de los polígonos de las celdas que los rodean; la parte central de la roseta es la única apertura micropilar observable y presenta forma octagonal irregular. Las celdas que rodean a la roseta tienen márgenes redondeados a poco aristados, algunos casi circulares, 12 en total (Fig. 21 B). La zona micropilar es cóncava respecto a la perimicropilar y la cúspide, sin una aparente retícula; está rodeada de celdas alargadas desde las cuales surgen los lomos en la zona perimicropilar (Fig. 21 C). Estas celdas dan la apariencia de un 'cerco' similar al de *H. atlantis lelaps* (Fig. 15 C); sin embargo, no sobresale de la superficie del corion y en algunas se puede distinguir partes los márgenes de los polígonos que lo conforman (Fig. 21 C). Los lomos se diferencian de los valles ya que

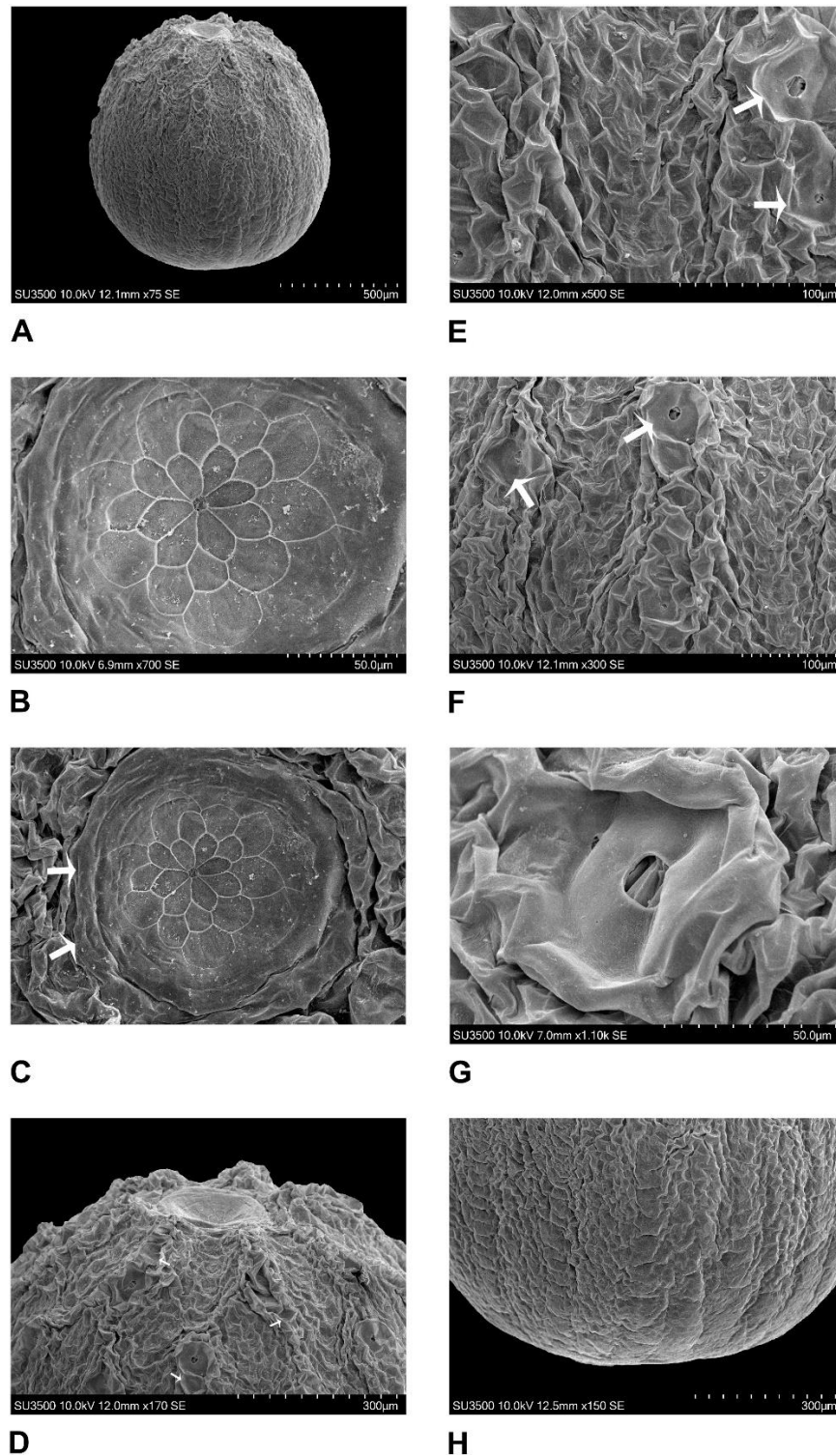


Figura 21. Fotografías bajo el MEB de *H. feronia farinulenta*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Región apical; **E.** Retícula de ecuatorial colapsada; **F.** Lomos con macrocelas; **G.** Aerópilo; **H.** Región basal.

presentan una apariencia más lisa, mientras que los valles tienen la retícula colapsada y no se llega a distinguir con claridad los márgenes de éstos (Fig. 21 D); esto mismo se llega a apreciar en la región ecuatorial, donde los únicos polígonos totalmente distinguibles son las macroceldas de los lomos (Fig. 21 E). Éstas son semicirculares, de 2 a 3 veces el tamaño de los polígonos cercanos en los lomos (en los casos donde se logran distinguir); presentan una apertura central, posiblemente un aerópilo (Fig. 21 F). Los aerópilos presentan márgenes regulares, con una forma casi circular y a nivel de las macroceldas (Fig. 21 G). La zona prebasal es la que muestra con más claridad la retícula; se registran polígonos penta y hexagonales con márgenes gruesos que se atenúan y reducen al acercarse a la base (Fig. 21 H); la base colapsó durante los montajes.

h) *H. fornax fornacalia* (Fig. 22 A-H) Corion con lomos amplios y de bordes suaves, cuyas cimas se proyectan ligeramente de la superficie del huevo; la retícula se distingue fácilmente en toda su superficie (Fig. 22 A). La zona micropilar presenta una roseta con ocho pétalos de márgenes redondeados, y conspicuos; la parte central de la roseta no está muy definida y presenta cuatro aperturas micropilares. Los pétalos son alargados comparados a las celdas que rodean la roseta, los cuales tienen márgenes redondeados a poco aristados que se adelgazan al alejarse del centro la roseta. Así, se distinguen tres distintos grosores en los márgenes de dichas celdas: el primero es más similar al de los pétalos (nueve celdas), un intermedio donde se observan los márgenes menos sobresalientes (seis) y un tercero —con al menos 20 celdas— que se observa como una ‘impresión’ sobre la superficie del corion, siendo los más alejados al centro de la roseta y los menos definidos (Fig. 22 B). Tanto la zona micropilar como la perimicropilar están al mismo nivel de la región apical; presentan

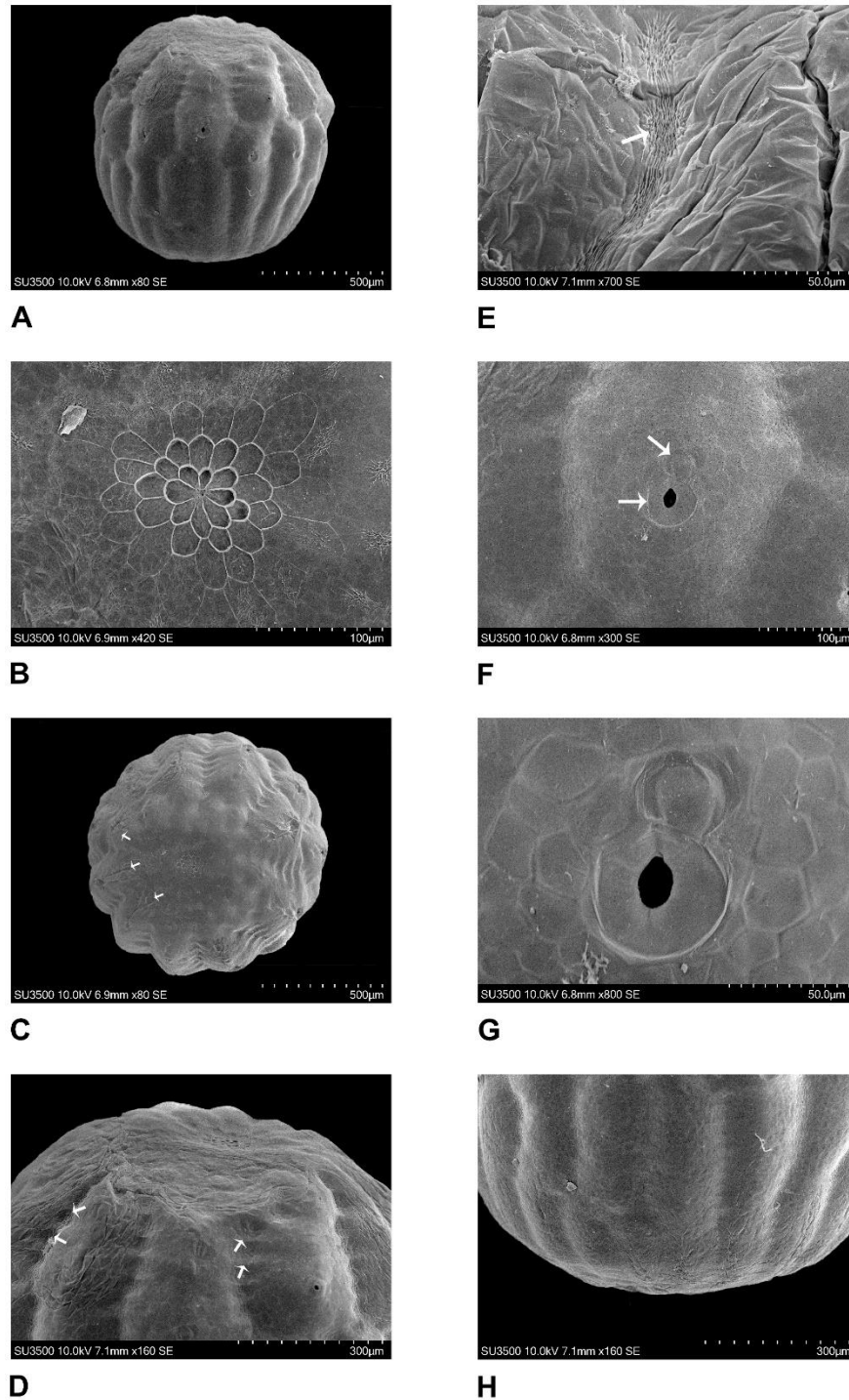


Figura 22. Fotografías bajo el MEB de *H. fornax fornacalia*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Región apical; **E.** Retícula de los valles en la región ecuatorial; **F.** Retícula y macroceldas; **G.** Macrocelas y aerópilo; **H.** Región basal.

una retícula similar a la que se observa en el resto del corion, pero de tamaño menor (Fig. 22 B). No obstante, en la cúspide, en particular hacia las zonas donde inician los lomos, se presentan polígonos de mayor tamaño (Fig. 22 C); en los valles de la región apical se observan polígonos de un tamaño ligeramente menor a los presentes en las cimas de los lomos y formando concavidades pequeñas (Fig. 22 D). En la región ecuatorial, los polígonos de los valles se adelgazan y alargan; se aprecian similares a un estriado (Fig. 22 E). En las cimas de algunos lomos se observan las macroceldas, siendo polígonos de 2 a 2.5 veces el tamaño que los que le rodean y ligeramente deprimidos respecto a los demás polígonos; las macroceldas se registran individuales o pareadas, donde solo el polígono de mayor tamaño presenta una apertura central (Fig. 22 F). Dichas aperturas, posiblemente aerópilos o hidrópilos, son algo oblongas, de márgenes regulares y al mismo nivel que las macroceldas (Fig. 22 G). La zona prebasal presenta una retícula más reducida respecto al resto del corion (Fig. 22 H); la base no se distingue claramente por lo endeble de la zona.

i) ***H. amphinome mazai*** (Fig. 23 A-H) Corion con lomos reducidos, sólo las cúspides son conspicuas; la retícula y las macroceldas son fáciles de distinguir (Fig. 23 A). La zona micropilar presenta una roseta con ocho pétalos variables en amplitud, con márgenes aristados y engrosados; la parte central de la roseta es cóncava respecto a la zona micropilar, con forma hexagonal irregular y cuatro aperturas micropilares: tres en sus márgenes y una en su centro. Las celdas que rodean a la roseta tienen márgenes redondeados a poco aristados, los cuales se adelgazan en los más alejados al centro de la roseta, 17 en total (Fig. 23 B). No se observan estructuras que delimiten las zonas micropilar, perimicropilar y la cúspide como en otras especies; sin embargo, se observa una progresión de una rugosidad apenas perceptible en la

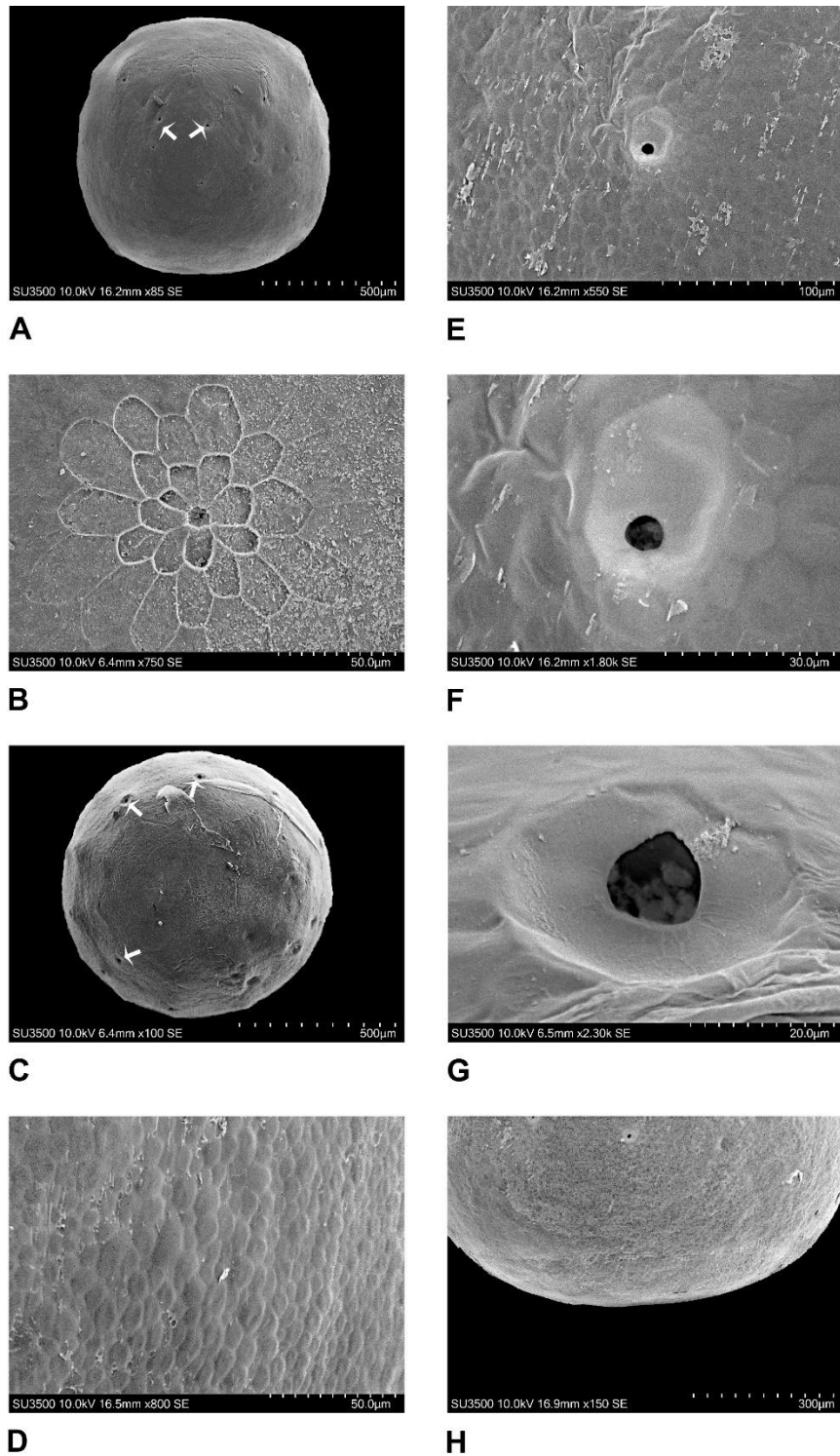


Figura 22. Fotografías bajo el MEB de *H. amphinome mazai*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Retícula en la región ecuatorial; **E.** Retícula con macrocelda; **F.** Macrocelda; **G.** Aerópilo; **H.** Región basal.

zona micropilar a la retícula que presenta el resto del corion en los límites de la cúspide (Fig. 23 C). La retícula en la región ecuatorial se conforma por polígonos hexagonal irregulares de tamaño prácticamente uniforme (Fig. 23 D); esto hace que las macroceldas sean muy notorias y resalten en la superficie coriónica (Fig. 23 E). Éstas son heptagonales alargadas, de 3 a 4 veces el tamaño de los polígonos de la retícula y cóncavas respecto al resto del corion; los aerópilos se encuentran en la parte basal de las macroceldas (Fig. 23 A,C,F). Los aerópilos están en la parte más baja de la concavidad y presentan márgenes regulares, con una forma semitrapezoidal irregular con los vértices redondeados (Fig. 23 G). La zona prebasal presenta una retícula más reducida y atenuada, hasta ya no encontrarse en la base (Fig. 23 H).

j) *H. ladoamia saurites* (Fig. 24 A-H) Corion con lomos festoneados, con cimbras amplias proyectadas sobre la superficie del corion y depresiones poco conspicuas; la retícula y macroceldas son distinguibles fácilmente (Fig. 24 A). La roseta micropilar tiene seis pétalos casi iguales, de márgenes redondeados a rectos y ligeramente engrosados respecto a las celdas que la rodean; la parte central de la roseta la conforman cuatro aperturas micropilares en acomodo cuadrangular. Los polígonos que rodean la roseta son de márgenes redondeados, del doble de tamaño que los pétalos y sólo se atenúan los más distales a la roseta; de 10 a 11. Las zonas micropilar y perimicropilar presentan retícula de fondo con polígonos del mismo tamaño que los vistos en la cúspide (Fig. 24 B). Los lomos inician en la zona perimicropilar, con un aumento progresivo en los polígonos de las cimbras; en los valles se forman concavidades sin que formen un patrón de costillas (Fig. 24 C). La retícula en las cimbras suele verse colapsada, mientras que las más cercanas a los valles se observa

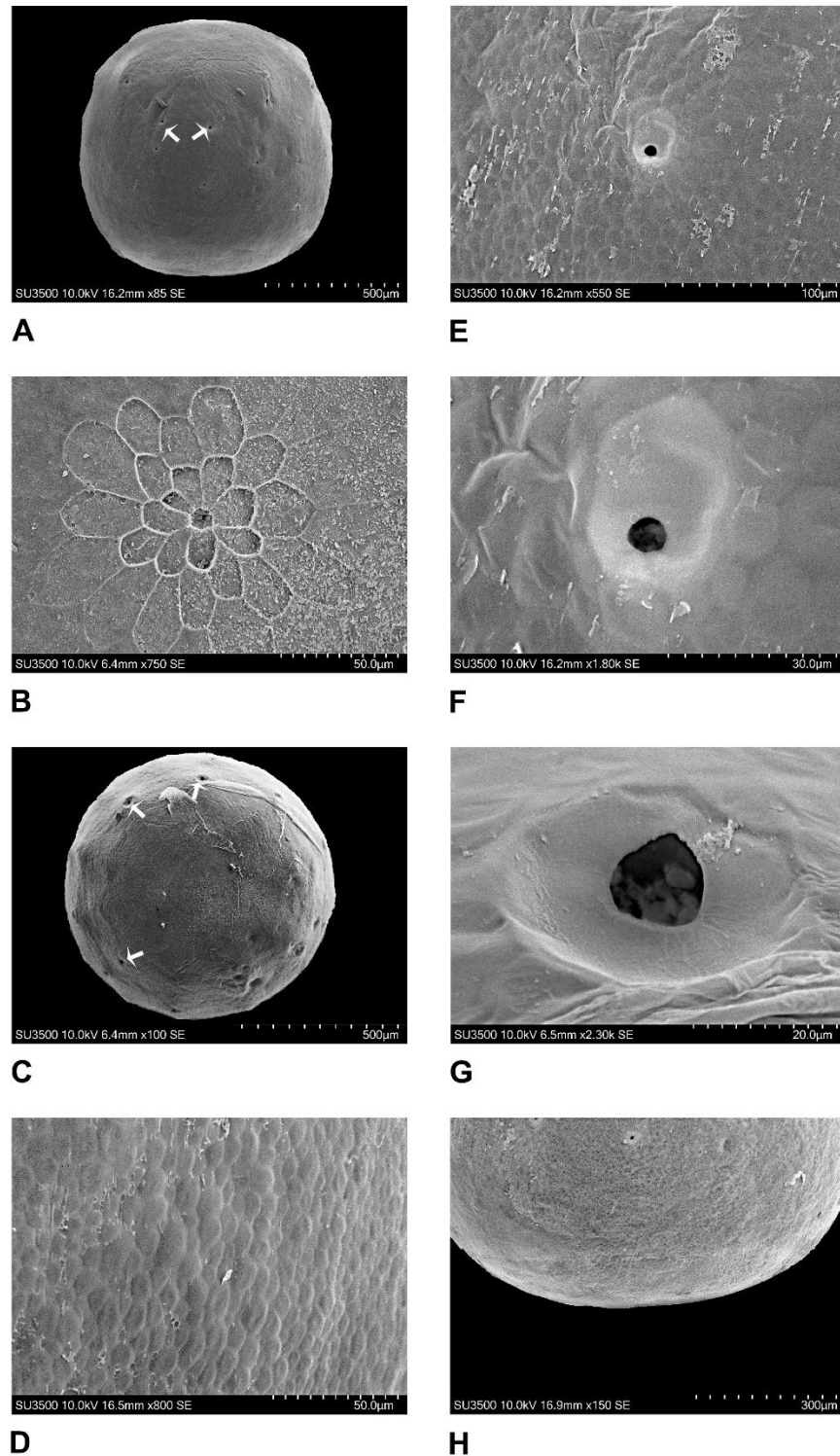


Figura 24. Fotografías bajo el MEB de *H. laodamia saurites*. **A.** Vista lateral; **B.** Zona micropilar; **C.** Vista apical o distal; **D.** Región apical; **E.** Retícula en la región ecuatorial; **F.** Retícula con macrocelda; **G.** Aerópilos; **H.** Región basal.

íntegra; los polígonos colapsados presentan su luz cóncava respecto a la superficie del corion, sin que alguno de ellos se encuentre roto o fisurado (Fig. 24 D); la retícula de los valles es ligeramente menor a las más proximales en los lomos. Se distinguen los valles como patrones sinuosos entre los amplios lomos (Fig. 24 E). Las macroceldas son visibles en las cimas y son fácilmente reconocibles, pues son de 1.5 a 2 veces más grandes que los polígonos que la rodean; muestran forma hexagonal irregular y una apertura o aerópilo en su centro (Fig. 24 F); los aerópilos tienen forma similar a una gota con márgenes redondeados, pero ligeramente irregulares (Fig. 24 G). La zona prebasal presenta una reducción en la retícula, pero al colapsar asemeja más a rugosidades; la base se colapsó durante los montajes (Fig. 24 H).

3. Dendrogamas y progresiones morfológicas

a) Sinopsis de filogenias de *Hamadryas*.

La presente síntesis es inédita y de gran utilidad para el presente trabajo en las comparaciones de los resultados obtenidos en el relieve coriónico en las especies del género *Hamadryas* (Nieves-Uribe et al. 2015, 2016d). En orden cronológico, las primeras relaciones filogenéticas a considerar son las publicadas por Garzón-Orduña (2012) y Murillo-Hiller (2012), ambos con base en caracteres morfológicos. Sin embargo, los resultados que ambos presentan son discordantes: la primera concluye que el género es monofilético con *Ectima* como su grupo hermano (Fig. 25), mientras que el segundo da como resultado al género como un grupo polifilético con los clados *Batesia+Hamadryas* azules (*Peridromia*) y *Ectima+Hamadryas* grises (Fig. 26). Cabe mencionar que ambas filogenias comprenden conjuntos de caracteres similares, aunque no los mismos: Garzón-Orduña (2012) trabaja sobre una base de 93 caracteres (88 informativos), 15 sobre venación, forma alar y parches androconiales; 34 sobre la coloración alar; 43 sobre genitales y uno sobre patrones de oviposición. Entre sus objetivos examina la comprobación o validez de los grupos de especies propuestos por Jenkins (1983). Por su parte, Murillo-Hiller (2012) toma como base de su filogenia 66 caracteres (43 sobre patrones de coloración alar y dimorfismo sexual; tres sobre el cuerpo; dos sobre el órgano espiral para producción de sonido, y los restantes 20 sobre genitales masculinos). Con ellos realiza cuatro diferentes análisis filogenéticos, variando en los tres primeros el grupo externo entre los géneros pertenecientes a Ageroniina, y en el cuarto al considerar sólo las relaciones entre las especies de *Hamadryas* con *Ectima* el que clásicamente considera su grupo hermano (Murillo-Hiller 2012, Figs. 1-4).

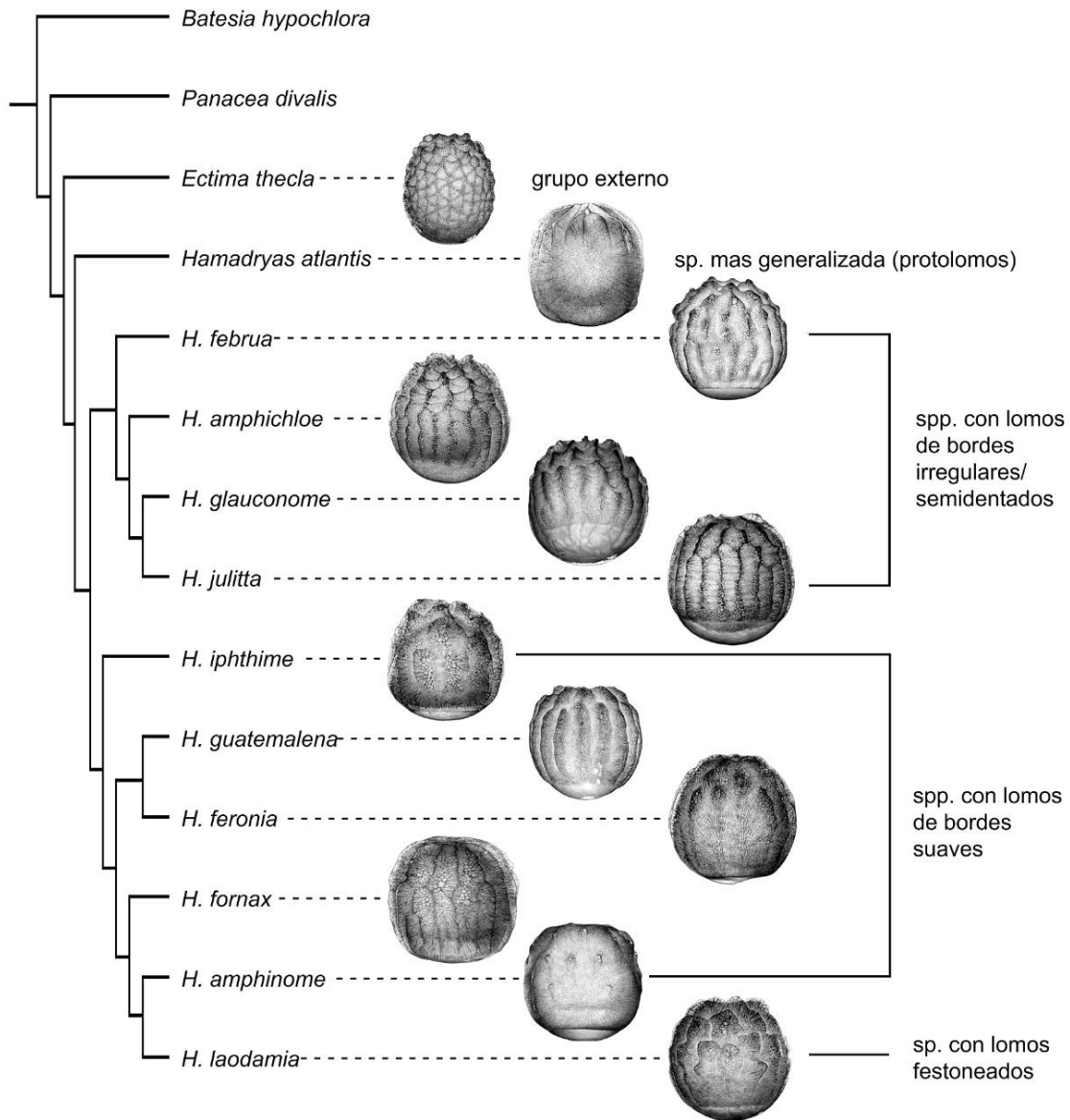


Figura 25. Dendrograma con base en la filogenia propuesta por Garzón-Orduña (2012) mediante caracteres morfológicos. Se colocó a la derecha de los nombres de las especies con descripción coriónica comparable su ilustración correspondiente.

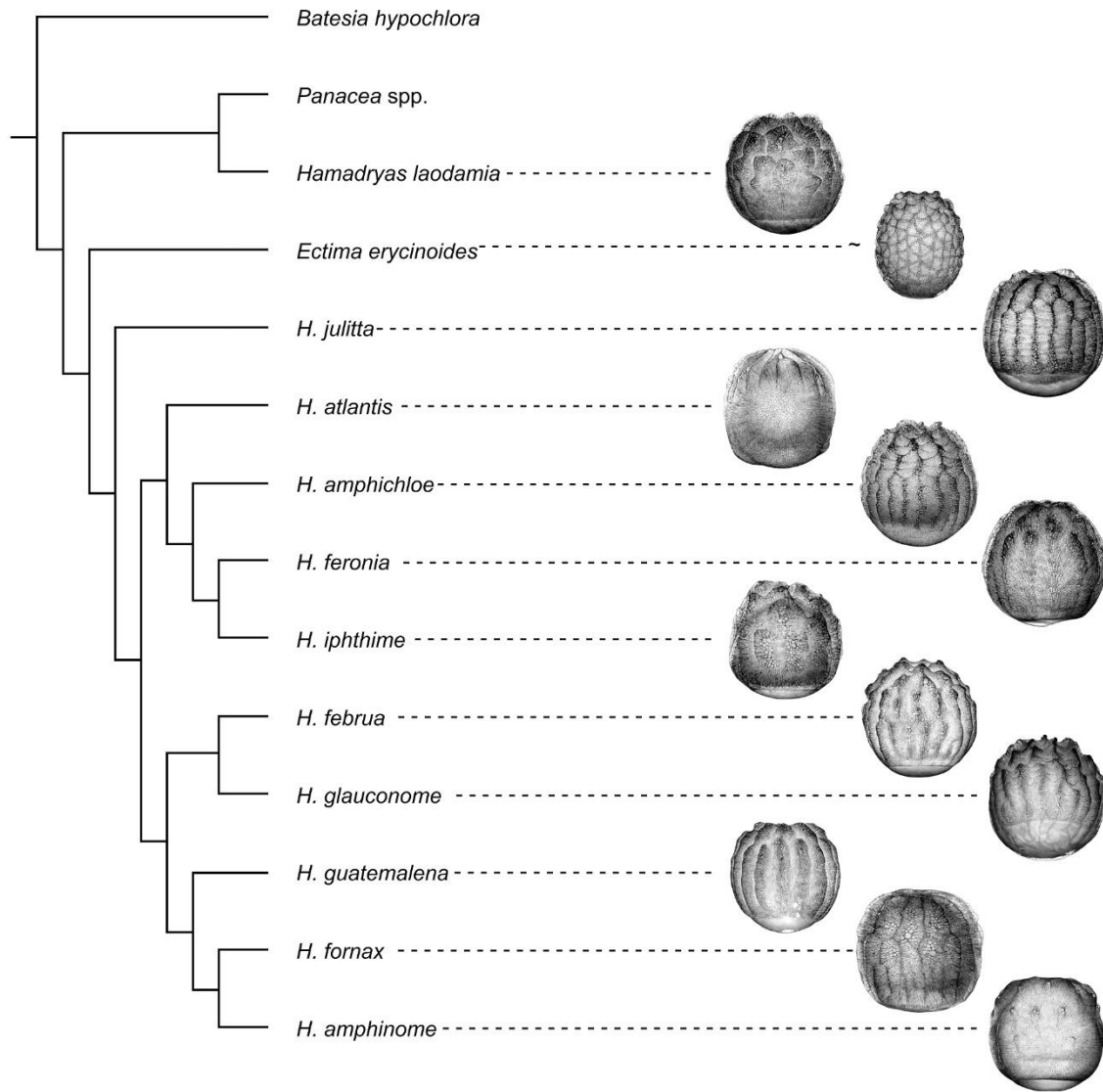


Figura 26. Dendrograma con base en las relaciones propuestas por Murillo-Hiller (2012) mediante caracteres morfológicos. Se colocó a la derecha de los nombres de las especies con descripción coriónica comparable la ilustración correspondiente. El símbolo (~) en *Ectima* denota similitud esperada, al tratarse de una especie co-genérica, mas no la misma que señala el árbol original. Se toma como referencia a la figura 2 de su trabajo, donde centra la discusión y sobre la que mapea los atributos del género.

También mapea tres aspectos y atributos reconocidos en el género: la biogeografía del género, su palatabilidad y la producción de sonido audible para el ser humano en las especies (Murillo-Hiller 2012, Figs. 5-7). Entre estas dos filogenias, al parecer, los resultados coriónicos son más concordantes con los de Garzón-Orduña (2012).

La filogenia de Garzón-Orduña et al. (2013), además de los caracteres morfológicos usados previamente (Garzón-Orduña 2012), añade caracteres moleculares mitocondriales (COI) y nucleares (CAD, RpS5, EF- α y Wingless). Su filogenia es resultado del análisis de una matriz con 93 datos morfológicos y 4576 pares de bases de secuencias de DNA (878 informativas) en 17 de las 20 especies; ésta sustenta la monofilia del género y los grupos hermanos que propuso Garzón-Orduña (2012); inclusive soporta con datos moleculares los clados en los que hasta ahora no se han descubierto sinapomorfías morfológicas (Fig. 27). No obstante, presenta variaciones en las relaciones de los clados y considera a *H. glauconome* como una especie 'no monofilética', al incluir en ésta a ejemplares pertenecientes a *H. julitta*. Además, concluye que los genes nucleares Wingless, RpS5 y EF-1 α son indiferentes en cualquier nivel del árbol; tal vez puedan ser útiles en hipótesis de mayor generalidad para las Biblidinae.

Más adelante, Garzón-Orduña et al. (2017) utilizan la secuencia de COI de 16 de las 20 especies, con el fin de delimitar las especies del género y explorar la utilidad del gen COI para delimitar especies cercanas (Fig. 28); sus resultados delimitan al género y lo reconocen como monofilético; sin embargo, dos de las subespecies de *H. amphichloe* (*H. a. diasia* y *H. a. ferox*) formaron parte de *H. februa*. Aunque su discusión se centra en este cambio nomenclatural, no propone sinonimizar las subespecies de *H. feronia* y *H. amphinome*, aun cuando no encuentra distinciones claras entre sus subespecies.

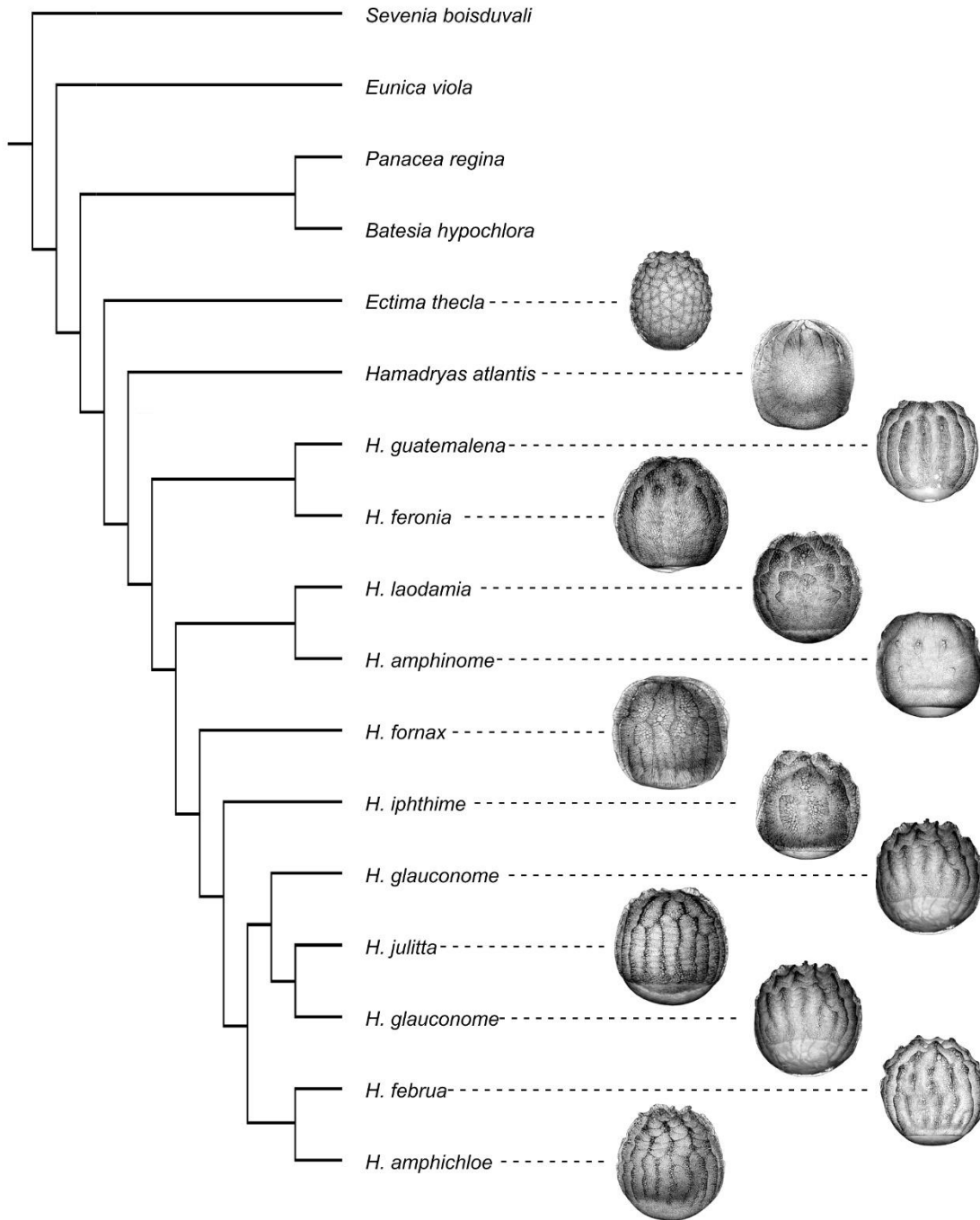


Figura 27. Dendrograma con base en la filogenia propuesta por Garzón-Orduña et al. (2013) con base en caracteres morfológicos y moleculares (4 genes nucleares y uno mitocondrial). Se colocó a la derecha de los nombres de las especies con ilustración coriónica correspondiente.

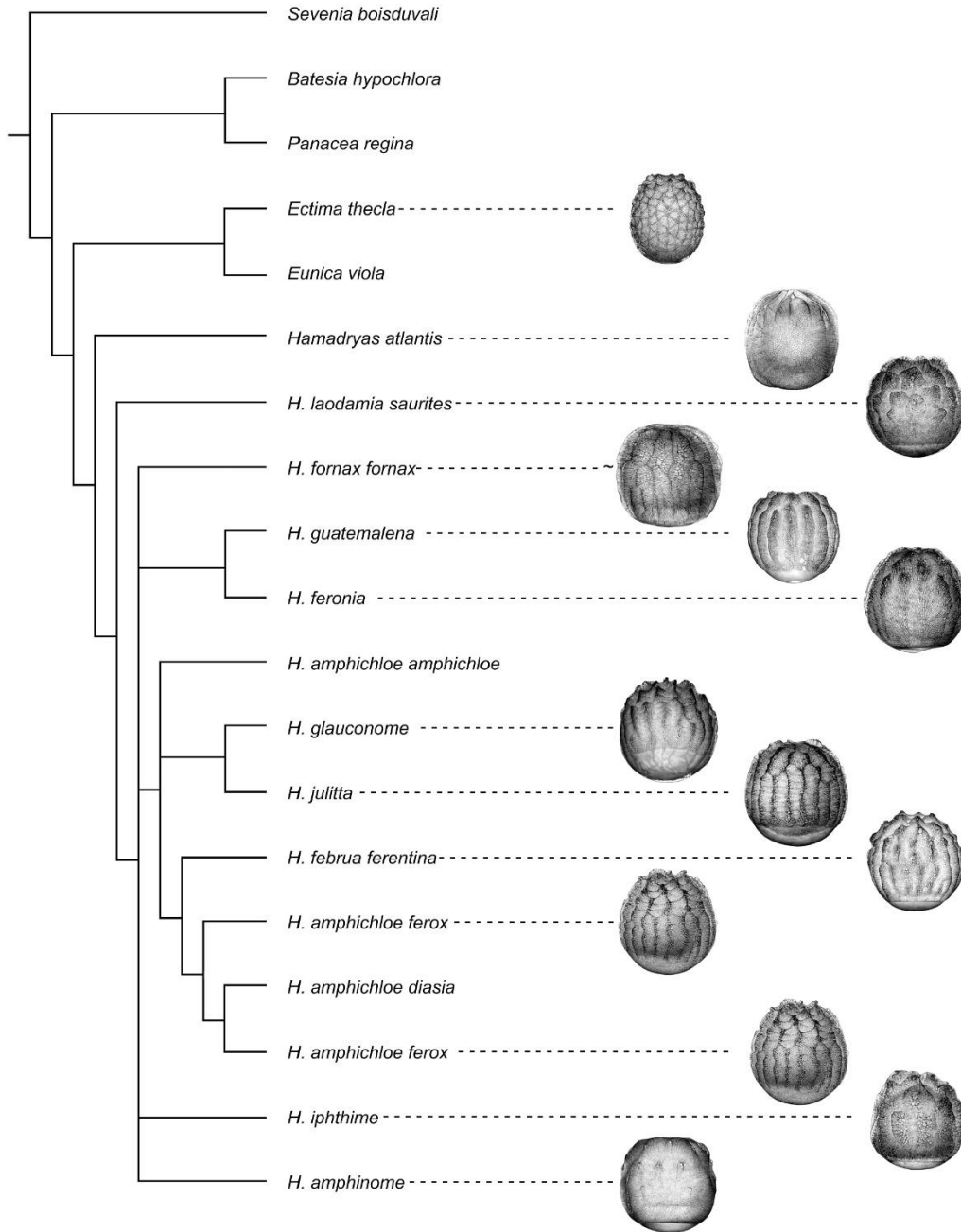


Figura 28. Dendrograma con base en la filogenia propuesta por Garzón-Orduña et al. (2017) por secuenciación del gen COI. Se colocó a la derecha de los nombres de las especies la ilustración correspondiente. El símbolo (~) en *H. fornax* denota similitud esperada, aunque se trate de una subespecie diferente a la que señala la filogenia original.

Se comparan de forma gráfica con los dendrogramas de cada propuesta las formas coriónicas que se tiene hasta ahora (Figs. 25-28), los cuales se elaboraron a manera de presentar de forma concisa a las especies estudiadas con las ilustraciones coriónicas.

b) Tendencias y progresiones morfológicas en el corion de *Hamadryas*.

La diversificación y variación en la estructura del corion en las especies de *Hamadryas* presenta ciertas tendencias, las cuales se plantearán como un aumento o disminución en sus dimensiones y rasgos estructurales (Fig. 29). Ejemplo de ello es la temprana diferenciación de la retícula en ciertas zonas del corion, principalmente en la zona prebasal y la base, donde la retícula disminuye y termina ausente respectivamente (Fig. 29 A). La presencia de la retícula de manera uniforme en todo el corion se puede considerar como el estado o la condición menos derivada del grupo (Fig. 29 A-i), al observarse como un rasgo compartido entre los dos géneros hermanos pues está presente en *E. thecla thecla* (Fig. 4) y en la plesiotípica *H. atlantis lelaps* (Fig. 5), especie considerada como la menos derivada dentro del género (Garzón-Orduña 2012); en ambas especies la retícula se observa en la base y no presentan cambios abruptos en la zona prebasal. Los cambios en la retícula se presentan de manera temprana, ya que taxones como *H. februa ferentina* (Fig. 6) presentan una retícula reducida en la zona prebasal (Fig. 29 A-ii) y ausente en la base, pero con presencia de rugosidad en dicha zona (Fig. 29 A-ii). La presencia de rugosidad en dicha zona puede considerarse como un vestigio de la retícula; su presencia en taxones derivados puede ser vista como una homoplasia (reversión) o como una condición necesaria (adaptación) acorde con las condiciones ambientales. La última condición observable de los cambios reticulares es la completa ausencia de la retícula en la base, sin rugosidad detectada en

esta zona (Fig. 29 A-iii). Otra de las estructuras relacionadas con la retícula son las macroceldas, en las cuales se observa un aumento en su número (a veces también en tamaño) y en las zonas donde se presentan. *H. atlantis lelaps* tiene únicamente dos en todo el corion (Fig. 5), mientras que especies más derivadas como *H. amphinome mazai* (Fig. 13) tienen macroceldas en las cimas de todos los lomos. Cabe mencionar que los aerópilos se encuentran asociados en su mayoría a las macroceldas, por lo que también les correspondería la misma tendencia que estas últimas.

En lo que respecta a los lomos, se observa una tendencia a la regularidad en sus bordes, pasando de bordes irregulares a unos más suavizados y continuos (Fig. 29 B). No obstante, no se puede plantear de una manera lineal como una reducción y regularización progresiva; este proceso no puede pensarse como algo simple puesto que los lomos en una de las especies considerada más derivada de todas (*H. laodamia saurites*; Fig. 14) son muy conspicuos respecto a otras especies menos derivadas. Los bordes irregulares se registran desde *H. atlantis lelaps* y se comparte con *Ectima*, haciendo de ésta la condición plesiomórfica del grupo (Fig. 29 B-iv) y observable en taxones con lomos y no únicamente para los protolomos (Fig. 29 B-v); la condición de festoneado presenta cimas muy prominentes, pero sus bordes se observan regulares y las depresiones, aunque notorias, son en menor número respecto a los lomos con borde irregular (Fig. 29 B-vi). Para el resto de especies, se aprecia una tendencia a la reducción (Fig. 29 B-vii), con posterior disminución en altitud (Fig. 29 B-viii) y/o en la anchura de ellos (Fig. 29 B-ix). Esto es especialmente notorio para las especies con oviposiciones en cadenas: *H. fornax fornacalia*, (Fig. 12) y *H. amphinome mazai* (Fig. 13), donde los lomos son poco conspicuos o inclusive ausentes; se requeriría observaciones de las oviposiciones en *H. feronia farinulenta* para confirmar que la

condición de reducción va paralela con las oviposiciones grupales. Aun con esto, no hay una determinación lineal de la tendencia en los lomos, ya que tenemos reducciones en distintas direcciones y hasta ahora con las especies estudiadas, no se observa un patrón más allá de lo antes mencionado.

El acomodo de los lomos y su distancia recorrida no pueden considerarse como una tendencia tal cual. En general, los lomos pasan de llegar del tercio ecuatorial a la zona prebasal, todos ellos con inicio en la zona perimicropilar, aunque algunas especies tienen lomos desde la cúspide del corion. Sobre su acomodo, especies como *H. februa ferentina* (Fig. 6) en su mayoría exhiben lomos con bi/trifurcaciones, mientras que otras como *H. atlantis lelaps* (Fig. 5) y *H. laodamia saurites* (Fig. 14) en su mayoría son continuos. Se puede dilucidar tendencias en esto dentro de los grupos propuestos por Jenkins (1983), mas no en general hasta esclarecer si la condición de lomos continuos es menos derivada respecto a las bi/trifurcaciones, pero presenta una reversión en las especies más derivadas del género.

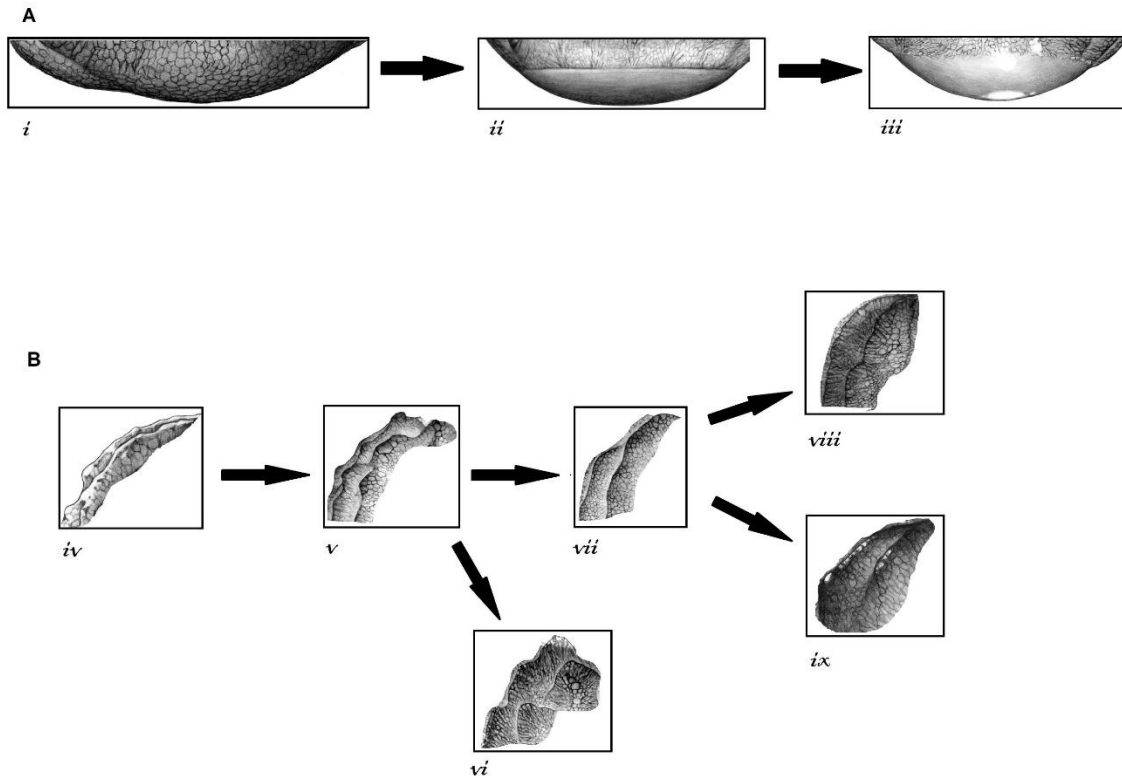


Lámina 29. Tendencias de forma y patrones de retícula en *Hamadryas*. **A.** Cambios en el patrón de la retícula basal: **i.** Retícula uniforme en zona prebasal y base; **ii.** Retícula diferenciada en zona prebasal y rugosidad en la base; **iii.** Retícula diferenciada en la prebase y ausente en la base. **B.** Posibles tendencias en la forma de los bordes de los lomos: **iv.** Protolomos de bordes irregulares; **v.** Lomos con bordes irregulares; **vi.** Lomos festoneados; **vii.** Lomos de bordes suaves con amplitud y altitud moderada; **viii.** Lomos de bordes suaves con altitud reducida; **ix.** Lomos reducidos (tanto en altitud como en amplitud).

DISCUSIÓN

1. Empleo de las técnicas de tinción y MEB para el estudio del corion en el género *Hamadryas*

Tanto la técnica de tinción con azul de metileno como el empleo del MEB, han demostrado su utilidad en la descripción del corion de los Lepidoptera. Sin embargo, en la mayoría de dichas descripciones se emplea una sola de las dos técnicas, lo que permite observar únicamente los detalles que la técnica empleada le permita y sin mostrar aquellos que la otra pudiera rescatar. Ambas técnicas poseen sus puntos fuertes y escalas distintas, que permiten la observación y distinción de las microestructuras u ornamentaciones del exocorion, pero a su vez presentan limitaciones intrínsecas a ellas, lo que limita su alcance.

La combinación de ambas técnicas para el estudio del corion en el género *Hamadryas* ha permitido dilucidar los alcances y limitaciones de cada una. La tinción coriónica brindó muy buenos resultados, exponiendo estructuras como la retícula y las macroceldas sin afectar a la forma del corion; esta técnica permitió una descripción más amplia de su morfología respecto a las que se tienen únicamente con observaciones de huevos ovipuestos, y evidencian de manera gráfica las diferencias coriónicas entre especies cercanas de una forma rápida y fácil de trabajar. En particular, el corion de *Hamadryas* presenta gran tolerancia a la sobreexposición al colorante; coloreándose únicamente de manera más acentuada los polígonos y sin perder de vista otras características como sucede con especies de Coliadinae (obs. pers.); esto facilita su estudio por tinción al no presentar problemas con la concentración excesiva que otros grupos exhiben.

Por otra parte, el MEB permitió revelar la roseta micropilar y aperturas micropilares, estructuras que en varios casos la tinción no reveló, así como los aerópilos en las macroceldas o en otras partes del corion, como en el caso de *H. feronia farinulenta* (Fig. 21 A). Además, también permitió apreciar detalles que con tinción no se distinguieron claramente, tales como el arreglo de los polígonos en algunas zonas del corion (zonas perimicropilar y micropilar en *H. laodamia saurites*; Fig. 24 B) o su forma (polígonos en los valles de *H. fornax fornacalia*; Fig. 22 E).

No obstante, el empleo del MEB sobre el corion de *Hamadryas* puede presentar algunas limitaciones que con la tinción no se encontraron. En algunas especies como *H. iphthime joannae* (Fig. 19) y *H. laodamia saurites* (Fig. 24), se observó que, a comparación de las observaciones en microscopio óptico, la forma de los lomos se deformó durante el montaje, presentando inclusive fisuras o daño en ellos; estas deformaciones se han observado para especies con un corion más delicado, donde el mismo proceso de montaje inclusive colapsó en su totalidad el huevo (*Kricogonia lyside*; Nieves-Urbe et al. 2016b). En adición, la cobertura de las muestras para su visualización en el MEB hace que detalles como la retícula de *Hamadryas* no sean tan notorios como lo fue con la tinción, que da un poco de profundidad en el relieve. Tanto las figuras de Leite et al. (2012) para *H. epinome*, como de Salik et al. (2015) para *H. fornax fornax*, no muestran los detalles reticulares en estas especies; las fotografías obtenidas para este trabajo (Figs. 15-24) demuestran que este patrón no es como el observado para Pieridae, donde el entramado se encuentra por encima de la superficie coriónica (v. gr. Nieves-Urbe et al. 2016a,b,c; 2018a,b). Para el caso de *Hamadryas*, éste se observa más como un grabado sobre la superficie (v gr. *H. amphinome mazai*; Fig. 23 D) o como un patrón hueco por debajo de la superficie del corion (*H. iphthime*

joannae, Fig. 19 D; *H. guatemalena marmarice*, Fig. 20 C,G), a manera de una espuma de escaso grosor. La tinción apoyaría más a la segunda propuesta, ya que la absorción del colorante en los márgenes de los polígonos corrobora la presencia de estructuras con una mayor concentración de polipéptidos; de ser solamente un grabado, se mostraría un resultado más similar al que presentan las fotografías por microscopio electrónico.

Aunque en general se puede concluir que para el género se obtienen mejores resultados con la tinción del corion que con el empleo del MEB, no se debe considerar a una técnica como mejor que la otra. Ambas proporcionan información complementaria que al estudiar solamente con una de ellas no se obtendría, por lo que ambas recuperan una mayor cantidad de caracteres que luego pueden detallarse al ponerse a prueba en los diversos taxones. El empleo de la tinción para el estudio del corion en *Hamadryas* proporcionó información de diversos caracteres advertidos mediante la coloración de las estructuras, mientras que con el MEB se resolvió la presencia de caracteres diminutos (como la roseta, aerópilos y aperturas micropilares) y la posible naturaleza de uno de ellos (la retícula como una estructura hueca del corion, a manera de una espuma).

2. El corion como sistema de caracteres para Biblidinae y Ageroniina

La comparación de los huevos en las distintas especies de *Hamadryas* con otros Biblidinae permite diferenciarlos fácilmente, teniendo tres grupos grandes en los cuales englobarlos: aciculados, con crestas y globosos (Nieves-Urbe et al. 2015). Dentro de este grupo, se encuentra que el tipo globoso es característico en todas las especies del género *Hamadryas* junto con *Ectima*; ambos géneros muy diferenciados respecto de otros Biblidinae (v. gr. Nieves-Urbe et al. 2015, 2016d, 2017b; Salik et al. 2016). Esta

misma diferenciación ocurre con *Batesia* y *Panacea*, los otros dos posibles géneros de Ageroniina, cuyo ancestro tal vez conformaría su grupo hermano (Hill et al. 2002). Se registra en la literatura descripciones breves del corion en estos géneros, donde los exhiben como del tipo aciculado (DeVries et al. 2000) y/o crestado (Daniels et al. 2008, Vásquez et al. 2012), según la nomenclatura de Nieves-Urbe et al. (2015, 2016d). La posibilidad de comparar los caracteres que se obtienen entre los distintos taxones, una vez 'fijados' los que son propios de cada uno de ellos, pudiera consolidarlo como un sistema de caracteres informativo para las Biblidinae. Claro está que esta subfamilia es muy numerosa y diversificada en cuanto especies, por lo que se requiere un estudio constante y detallado del corion en las diferentes especies que comprende, para predecir inclusive sus características en las especies desconocidas.

Con este trabajo se avanza en la descripción e ilustración relativamente detallada del corion de la mitad de las especies del género *Hamadryas* (10 de 20) y casi la tercera parte de las subespecies del género (10/33); a su vez que comprende a cuatro de los cinco taxones endémicos para México (*H. atlantis lelaps*, *H. julitta*, *H. guatemalena marmarice* y *H. iphthime joannae*). Las ilustraciones y descripciones en este trabajo muestran que el corion de *Hamadryas* sustenta características coriónicas particulares que son compartidas por todas las especies hasta ahora estudiadas, sin que algún otro género las presente en su totalidad; entre estas características se encuentra su forma cuasiesferoidal, la retícula poligonal hexa y heptagonal, lomos (o protolomos para *H. atlantis lelaps*) que surgen desde el tercio apical, diferenciaciones en la retícula en diferentes zonas y partes del corion, así como las macroceldas en las cimas de los lomos. Su exocorion pareciera una estructura muy delgada y hueca, a manera de una espuma.

Las comparaciones entre los caracteres coriónicos con las clasificaciones podrían ser utilizadas para contrastar, comparar o complementar distintos sistemas de caracteres e inclusive considerarse como un nuevo sistema de caracteres, producido por el epitelio ovárico de las hembras. Con las especies hasta ahora estudiadas, es posible reconocer los caracteres propios del género, así como aquellos que se consideran menos derivados; de esta manera, se podría predecir la presencia de caracteres coriónicos en especies que desconocemos. La concepción propuesta con base en la afinidad entre el corion de los géneros estudiados, es una hipótesis de relación aún por ampliar, ya que sólo se examinó parte de las especies y grupos de especies, y en algunos de ellos no se contó con las especies menos derivadas de los grupos (grupo *laodamia*). No obstante, se puede considerar como un avance importante en la búsqueda de un nuevo sistema de caracteres en uno de los estados menos conocidos en el ciclo metamórfico de las mariposas. Tal estado ovárico, es solo un producto directo de los imagos del sexo femenino.

3. Caracterización de los grupos de especies *sensu* Jenkins (1983)

La monofilia del género se sostiene con caracteres morfológicos de imagos, larvas y pupas; estos caracteres permitieron a Jenkins (1983) considerar dentro del género *Hamadryas* a especies que previamente se encontraban en los géneros *Peridromia*, *Ageronia* y el mismo *Hamadryas*. En su revisión de 1983, Jenkins sugiere tres grupos de especies con base en cada género bajo los cuales se describieron distintas especies de *Hamadryas*; éstos surgieron de un ancestro hipotético y progresaron en tres direcciones diferentes (cada dirección, un grupo), y cada grupo se caracteriza por particularidades de la venación alar y los genitales masculinos. De esta forma, Jenkins

(1983) propone al grupo *februa* con base en lo que era *Ageronia*, al grupo *feronia* sobre lo que era *Hamadryas*, y al grupo *laodamia* con base en las especies de *Peridromia*.

Con morfología coriónica, parece posible la caracterización (descripción y diagnóstico) de cada grupo de especies, o tal vez subgéneros, de acuerdo con ciertos atributos de las especies que reúne cada grupo. El grupo *februa* se caracteriza principalmente por la presencia de lomos con bordes irregulares y ‘costillas’ entre ellos. Además, exhibe una base reticulada o rugosa y una región micropilar convexa o a nivel de la apical en general (Cuadro 1). De este grupo se estudiaron cuatro de las siete especies consideradas por Jenkins (1983), faltan aún *H. chloe* y *H. albicornis*, ya que se tienen datos del corion de *Hamadryas amphichloe* (obs. pers.). Se esperaría entonces que estas especies faltantes compartan una morfología similar al del grupo de *H. februa* (Fig. 6). Dentro de este grupo se observa mayoritariamente una región apical plana. El borde ‘semidentado’ lo comparten únicamente las especies hermanas (Garzón-Orduña 2012; Garzón-Orduña et al. 2013, 2017) *H. glauconome* (Fig. 7) y *H. julitta* (Fig.8); ambas restringidas a Norte y Centroamérica, por lo que este borde en particular pudiera tratarse como un subtipo específico del borde irregular siendo sinapomorfía de este subclado. Descripciones previas del corion en especies de este grupo se registraron en dos subespecies de *H. februa* (*H. februa februa* por d’Almeida 1922; *H. februa ferentina* por Muyschondt y Muyschondt 1975a), ambas demasiado escuetas y sin ahondar en la diversidad de características presentes en el corion.

Por otra parte, el grupo *feronia* se compone de 10 especies (Jenkins 1983), de las cuales se caracterizaron coriónicamente a cinco de ellas: *H. iphthime* (Fig. 9), *H. guatemalena* (Fig. 10), *H. feronia* (Fig. 11), *H. fornax* (Fig. 12) y *H. amphinome* (Fig. 13). Este grupo no presenta una caracterización coriónica bien definida, aunque las

variaciones no son drásticas; los bordes de los lomos en el grupo son suaves y reducidos; aunque tienen diferencias, no presentan irregularidades en su delimitación, y tienden de la bi o trifurcación a ser continuos. Las especies estudiadas en este grupo también presentan un ápice plano con marcada diferenciación reticular en la base, exhibiendo variaciones en los polígonos, tanto en orden como en tamaño, dependiendo de la zona o región en la que se encuentren; ejemplo de ello son las estructuras tipo 'listón' en *H. guatemalena* (Fig. 10 B-vii), el arreglo 'coralino arbóreo' en *H. feronia* (Fig. 11 A-v), o la reticulación con mayor tinción en los valles de *H. fornax* (Fig. 12 A-iv, B-iv). La morfología coriónica de las especies hermanas (*H. guatemalena* y *H. feronia*), consideradas como difíciles de identificar por su gran similitud en imagos (Jenkins 1983, Monge-Nájera y Gómez-Figueroa 2003, Garzón-Orduña 2012), son fácilmente distinguibles coriónicamente: *H. guatemalena* presenta un corion con lomos suaves sobresalientes, mientras que en *H. feronia* son de un tamaño considerablemente menor. También son más obvias las diferencias entre el corion de *H. guatemalena* y *H. februa* al revisarse con mayor detalle, contrario a la imposibilidad de distinguirlos mencionada por Muyschondt y Muyschondt (1975b). Sería esperable encontrar una morfología coriónica similar entre las especies *H. rosandra*, *H. belladonna*, *H. arinome* y *H. epinome*; esta última parece encajar dentro de este grupo al observarse lomos con bordes suaves —aunque con depresiones marcadas— de acuerdo con las imágenes dentro del trabajo de Leite et al. (2012).

El tercer grupo considerado por Jenkins (1983) es el grupo *laodamia*; fácilmente distinguible del resto de *Hamadryas*, pues son las únicas con un dimorfismo sexual marcado y patrones de coloración con tonalidades azules, negras y rojas. Dentro de este grupo se encuentran tres especies *H. velutina*, *H. arete* y *H. laodamia*, de las que

sólo se caracterizó el corion de esta última (Fig. 14). Su morfología coriónica es única, con una marcada depresión de la región micropilar, y lomos festoneados conspicuamente sobresalientes de la superficie. Se podría esperar que las otras dos especies de este grupo presentasen características más afines al corion de *H. laodamia* que al de otras especies de *Hamadryas*. A esto mismo pudiera referirse, de una manera escueta y no con total seguridad, a la descripción del huevo de *H. arete* por Müller (1886), como un huevo muy esculpido (Jenkins 1983).

4. Comparación coriónica con las filogenias propuestas

La comparación de la morfología del corion de las especies estudiadas con las propuestas de filogenia publicadas hasta ahora, apoya a la obtenida por Garzón-Orduña (2012) como se discute a continuación. Al seguir su propuesta de orden filogenético (Fig. 25), se advierte que la primera especie en separarse es *H. atlantis*, la única del estudio con protolomos y solo una o dos macroceldas (Figs. 5, 15), similitud que comparte con *Ectima* (Fig. 4). *H. atlantis* exhibe la morfología coriónica más plesiomórfica. Las especies con corion de lomos con bordes irregulares y semi-dentados son las siguientes en diferenciarse; característicos del clado con las especies: *H. februa*—*H. amphichloe*—*H. glauconome*+*H. julitta*; la presencia de 'costillas' entre los lomos de estas especies se puede considerar una plesiomorfía, ya que se advierten en grupos menos derivados como en los Pieridae (Llorente et al. 2018) y en el desarrollo ovárico de algunas especies de Nymphalidae. Aquí se estaría aplicando un principio ontogenético de precedencia de caracteres.

La presencia de lomos con bordes irregulares en *H. chole*+*H. albicornis* o un estado intermedio entre los protolomos de *H. atlantis* y los lomos irregulares, terminaría de confirmar esta condición como propia del grupo *februa*. Dado que Jenkins (1983)

considera a *H. alicia* como una especie con caracteres intermedios entre los grupos *februa* y *feronia*, la revisión de su morfología coriónica confirmaría su pertenencia al grupo *februa* si muestra caracteres similares a los mencionados: lomos de bordes irregulares con ‘costillas’ presentes entre ellos, base rugosa a reticulada y pocas macroceldas de al menos doble de tamaño que la retícula (Fig. 29). Garzón-Orduña (2012) encuentra que lo que se consideró *Ageronia* no presenta autapomorfías y solamente una simpliomorfía como su principal carácter para definirlo; sin embargo, por morfología del corion, se obtiene una caracterización propia de este grupo.

Las siguientes en diferenciarse dentro de su filogenia son las especies del grupo *feronia*, las cuales ya no presentan ‘costillas’ entre los lomos y mayoritariamente presentan base lisa o con ligera rugosidad. De las especies pertenecientes a este grupo, *H. iphthime* es la primera en diferenciarse. Müller (1886) describe como un huevo esculpido el perteneciente a *H. iphthime iphthime*, pero su descripción es poco informativa; la presente descripción de *H. i. joannae* (Fig. 9) —la primera realizada para este taxón subespecífico— nos muestra un corion cuyos lomos exhiben depresiones conspicuas, pero con bordes suaves y amplios. Una situación similar se observa en *H. epinome*, de acuerdo con las fotografías de Leite et al. (2012: Fig. 5), que es la siguiente especie en diferenciarse de acuerdo con la filogenia de Garzón-Orduña (2012). Al avanzar en el dendrograma, se observa una posible tendencia a la reducción de las depresiones, pasando de más a menos conspicuas —lo que es bastante notable en *H. fornax* (Fig. 12) con respecto a *H. iphthime* (Fig. 9) y *H. guatemalena* (Fig. 10)— y una reducción de los lomos (sea en amplitud o en altitud). Inicialmente se parte de lomos amplios y algo anchos (*H. iphthime*; Fig. 9), pasando a unos con amplitud moderada (*H. guatemalena*; Fig. 10), seguidos de aquellos con una reducción en su

proyección o altitud sin dejar de ser conspicuo respecto a la superficie (*H. feronia*; Fig. 11); o bien lomos anchos pero poco conspicuos respecto a la superficie (*H. fornax*; Fig. 12), hasta resultar en lomos reducidos tanto en amplitud como en altitud (*H. amphinome*; Fig. 13) (Fig. 29). Esto concuerda con lo planteado por Muysshondt y Muysshondt (1975c), quienes postulan que el hábito de oviposición en cadenas (visto en *H. amphinome* y *H. fornax*) es una derivación del estado original (oviposición individual), lo cual afecta la forma de los huevos: ambas especies con lomos poco sobresalientes de su superficie con respecto a especies de oviposición única. Un estado con lomos de amplitud moderada se pudiera esperar para *H. belladonna* y posiblemente para *H. rosandra*, ambas dentro del grupo *feronia*; de ellas no se tiene descripción del corion. Garzón-Orduña (2012) señala que, de acuerdo con los caracteres que estudió, el grupo *feronia* con la exclusión de *H. alicia* y la adición del grupo *laodamia*, concordaría con *Peridromia* sensu Godman y Salvin (1883); ya que los machos en estas especies son los únicos que presentan modificaciones en su venación alar. Sin embargo, no encuentra caracteres únicos que diagnostiquen a todas las especies del grupo. Las características del corion, aunque no de forma tan marcada como en el grupo *februa*, muestran diferencias respecto a los otros grupos, ya sea en el acomodo de las celdas poligonales y su tamaño, o en los bordes de los lomos.

El grupo *laodamia* queda como el grupo más derivado dentro del género. Su monofilia está bien sustentada y los cambios morfológicos en las especies sugieren un cambio en el reconocimiento sexual de sonoro a visual y tal vez olfativo (Garzón-Orduña 2012). Desafortunadamente, sólo se puede diagnosticar a la especie más derivada del grupo (Fig. 14), así como una descripción escueta del corion de *H. arete* efectuada por Müller (1886); para constatar que los lomos festoneados son una

sinapomorfía de este grupo, se requiere el estudio de las otras dos especies que lo conforman.

La filogenia de Murillo-Hiller (2012) difiere con los resultados obtenidos en el estudio coriónico, al presentar al género como un grupo polifilético; con las *Hamadryas* azules (grupo *laodamia*= subgénero *Peridromia*) más cercanas a *Panacea* y *Batesia*, mientras que las *Hamadryas* grises (grupos *februa* y *feronia*= subgéneros *Ageronia* y *Hamadryas*, respectivamente) más afines a *Ectima*. Esto tampoco concuerda con los resultados de Hill et al. (2002), al proponer a *Panacea* y no a *Batesia* en la raíz de su árbol; así como las descripciones e ilustraciones de DeVries et al. (2000), Daniels et al. (2008) y Vásquez et al. (2012), que señala al corion de *Batesia* y *Panacea* como muy diferente al observado para *Hamadryas* y *Ectima* (tipo aciculado y/o crestado para estos géneros según Nieves-Urbe et al. 2015). Al tomar como referencia a la figura 2 de su trabajo, donde centra la discusión y sobre la que mapea los atributos del género, señala a *H. julitta* (Fig. 8) como la más plesiomórfica y con la habilidad de producir sonido en referencia a las *Hamadryas* grises. Esta relación no concuerda con la morfología del corion respecto a *H. atlantis* (Fig. 5) que muestra una mayor similitud al corion de *Ectima* (se desconoce la morfología para *E. erycinoides* pero se esperarían sinapomorfías entre las especies de este género). Además, el tomar la producción de sonido audible por humanos como un carácter de peso puede implicar una serie de problemas, entre los que se encuentra la capacidad de producirlo, el órgano que lo produce o si siquiera se trata de una correcta identificación en campo o un error. Trabajos como el de Jenkins (1983) o Monge-Nájera y Hernández (1991) señalan la capacidad de producir sonido audible de *H. februa*, mientras que otros como el de Marini-Filho y Benson (2010) mencionan que *H. februa* no produce sonido y su registro

se debe a una determinación errónea en campo. Hasta que se obtenga completa claridad sobre la producción de sonido en el género y la capacidad de producirlo (o incapacidad de) en las especies, este carácter pudiera proporcionar datos equivocados en estudios de la filogenia de *Hamadryas*. Lo mismo sucede con la palatabilidad, propiedad aun desconocida en varias de las especies.

En el clado siguiente (Murillo-Hiller 2012), coloca a *H. amphichloe* como más cercana a *H. feronia*+*H. iphthime* y a *H. februa*+*H. glauconome* como hermano del resto de las especies del grupo *feronia*, por lo que los dos clados hermanos tendrían como ancestro a un huevo con lomos irregulares y tendencia a suavizar sus bordes o incluso reducirlos. En cuestiones de morfología coriónica, esto implicaría que una misma condición (lomos de bordes suaves/reducidos) apareció dos veces en líneas filogenéticas diferentes, lo que lo haría menos parsimonioso respecto a la propuesta de Garzón-Orduña (2012), donde la tendencia a bordes más suaves y su reducción se va apreciando paulatina y progresivamente en su grupo *februa*. Murillo-Hiller (2012) detecta convergencias respecto a la capacidad de producir sonido en ejemplares de especies de distintos hábitats; unas provenientes de bosque lluvioso del Amazonas (*H. alicia* y *H. rosandra*) con diferentes ancestros e incapaces de producir sonido, al igual que *H. atlantis*, que es habitante de bosque seco, selva baja caducifolia *sensu* Rzedowski (1978). Las conclusiones de este autor no se basan únicamente en el árbol que consideró más parsimonioso (Murillo-Hiller 2012: Fig. 2); pues aspectos sobre plantas huésped las relaciona más con el árbol enraizado al género *Batesia* (Murillo-Hiller 2012: Fig. 1), mientras que a *Ectima* lo destaca como género hermano de *Hamadryas* por sus aspectos conductuales en el imago (Murillo-Hiller 2012: Figs. 2, 4). Sus comentarios sobre los grupos de Jenkins (1983) se realizan en el árbol que

comprende únicamente el análisis *Ectima+Hamadryas* —el cual muestra a especies como *H. atlantis* como derivada, a pesar de sus características coriónicas plesiomórficas y hábitats de mayor antigüedad (Murillo-Hiller 2012: Fig. 4). Lo único concordante en sus cuatro análisis es la diferenciación del grupo *laodamia* del resto de las *Hamadryas*, que de ser separado como *Peridromia*, para soportar a *Hamadryas* como grupo monofilético tendría que dejar a *H. arinome* o *H. julita* como la especie más basal del género, lo que no concuerda con los datos coriónicos. El mismo autor señala que un análisis filogenético, que incluya estados inmaduros y datos moleculares, pudiera proveer más evidencia de que *Peridromia* se trata de un género diferente a *Hamadryas*. Sin embargo, los datos morfológicos del corion no apoyan tal hipótesis, pues se ha observado que aun en géneros cercanos, la morfología coriónica es lo suficientemente distintiva en el reconocimiento de entidades (v. gr. Hernández-Mejía et al. 2014b, donde géneros cercanos de Coliadiinae presentan diferencias notables en el relieve coriónico); mientras que las especies, a pesar de presentar diferencias, conservan una serie de caracteres en común que las comprende en un mismo grupo (v. gr. Hernández-Mejía et al. 2015 con el género *Leptophobia*). Esto mismo puede suceder en *Hamadryas*, pues *H. laodamia* (Fig. 14) conserva características en común respecto de otras especies del género: forma cuasiesferoidal con presencia de lomos que corren desde la zona micropilar, reticulación con polígonos de bordes redondeados, así como la presencia de macroceldas en las zonas apicales de los lomos y de mayor tamaño que otros polígonos de la retícula. Además, la matriz de caracteres de Murillo-Hiller (2012) no incluyó a los genitales femeninos, que Jenkins (1983) considera que presentan una mejor diferenciación entre especies.

La filogenia de Garzón-Orduña et al. (2013) soporta la monofilia del género incluyendo datos moleculares, rechazando lo que proponía Murillo-Hiller (2012). En su filogenia, la especie más basal del género es *H. chloe*, y posteriormente *H. atlantis*, contrario a lo que la evidencia morfológica sola señala (Garzón-Orduña 2012). La presencia del clado *H. guatemalena*+*H. feronia* como grupo hermano del resto de especies, seguido del clado con especies del grupo *laodamia*, destacaría a especies de lomos con bordes suaves y hábitats de selva alta perennifolia como menos derivados que especies de selva mediana o baja y de lomos de bordes irregulares; esto no concuerda con lo que se esperaría respecto a los hábitats de las especies. Además, aunque constatan la afinidad entre *H. februa*, *H. amphichloe* y *H. glauconome* (todas con corion de lomos irregulares) sugiere la reevaluación de *H. julitta* (Fig. 8) a nivel específico, al proponerla dentro de *H. glauconome* (Fig. 7). Los caracteres del corion indican algo distinto, ya que *H. julitta* (Fig. 8) tiene diferencias importantes respecto a *H. glauconome* (Fig. 7), pues exhibe lomos más delgados (Fig. 8 B-vi) y su acomodo es casi continuo con mayor número de ‘costillas’ (Fig. 8 B-viii) y la zona micropilar al mismo nivel que el ápice. Si se tratase como una subespecie de *H. glauconome*, *H. julitta* presentaría diferencias más sutiles, tales como las que se reportan en otros géneros ya sea en Pieridae (Hernández-Mejía et al. 2015) o en Biblidinae (Nieves-Urbe et al. 2015). La misma filogenia de Garzón-Orduña et al. (2013) presenta poco soporte en varios de los clados, así como conflictos entre los genes (dependiendo del grupo), proponiendo incluso al género como parafilético, con un clado *Ectima*+*H. chloe* separado del resto de especies. Estos autores constatan que los datos moleculares nucleares por sí solos colapsan las relaciones entre los grupos, considerando a la mejor

hipótesis filogenética la que se presenta con datos de COI, CAD y morfología (Garzón-Orduña et al. 2013: 639).

Lo anterior adquiere especial importancia en la evaluación del trabajo de Garzón-Orduña et al. (2017), donde solo toman la secuencia COI para la construcción de su árbol filogenético. La decisión de emplear esta secuencia radica en su utilidad para revelar especies crípticas en el pasado, citando trabajos en HesperIIDae, Heliconiinae y Limenitidinae, pero omitiendo el hecho que algunos de ellos en realidad son análisis con datos moleculares y morfológicos. Su principal interés es explorar la utilidad del COI para delimitar especies cercanas en *Hamadryas*, aunque saben que es probable que esta región corta de mtDNA puede que no refleje la filogenia del género. Sus resultados dan algo semejante a los de Garzón-Orduña et al. (2013), considerando a especies de selva alta como menos derivadas que las de selva baja o media, donde el corion festoneado (especializado) de *H. laodamia* (Fig. 14) es el menos derivado. A partir de él, en un clado no resuelto surgen tanto los lomos de bordes irregulares como los lomos suaves y reducidos. Es también notorio el hecho que la secuencia COI falla en agrupar subespecies que Jenkins (1983) separó durante su revisión; sus secuencias no distinguieron las subespecies de *H. feronia* y *H. amphinome*, además de separar las subespecies de *H. amphichloe* y sugerir que dos de ellas (*H. a. diasia* y *H. a. ferox*) se tratan de subespecies de *H. februa*. Como se mencionó en el caso de *H. julitta* en Garzón-Orduña et al. (2013), las diferencias entre subespecies son sutiles, mientras que entre especies son más marcadas de distinción. A *H. amphichloe ferox* y *H. februa ferentina* (Fig. 6), Garzón-Orduña et al. (2017) las tratan como subespecies de *H. februa*; sin embargo, las diferencias en el relieve coriónico son evidentes: ambas presentan lomos con bordes irregulares, pero *H. ferentina* (Fig. 6) exhibe menor número

(5-6 vs 6-8 de *H amphichloe ferox.*), con apariencia más engrosada, un mayor número de 'costillas' entre los lomos, así como diferentes tamaños en los polígonos de la retícula de los lomos. Esto a su vez indica que, aunque ambas especies son próximas, por caracteres coriónicos no son tan cercanas entre sí, pues muestran más diferencias respecto a las que se observan con *H. glauconome* (Fig. 7) y *H. julitta* (Fig. 8). Garzón-Orduña et al. (2017) mencionan la dificultad de separar a *H. amphichloe* y *H. februa*, especies señaladas como una misma antes de la revisión de Jenkins (1983), por lo que el corion puede ser bastante útil para diferenciarlas. También es necesario mencionar que la filogenia obtenida por Garzón-Orduña (2017) (Fig. 28), coloca a *Ectima thecla* como hermana de *Eunica viola*, que es bastante discordante con la mencionada relación de hermanos entre los géneros *Hamadryas* y *Ectima*, así como los resultados en Biblidinae alcanzados por Nieves-Urbe et al. (2015, 2016d). La morfología del corion tampoco apoya dichos resultados, ya que especies del género *Eunica* (*E. monima*, Nieves-Urbe et al. 2015: Lám. 9, Fig. D; *E. alcmena alcmena*, Nieves-Urbe et al. 2016d: Fig. 7 A) presentan corion con 'crestas' o abultamientos que surgen de engrosamientos (Nieves-Urbe et al. 2016d: Fig. 4 C,a), muy diferente al tipo globoso que exhibe *Ectima* (Fig. 4).

CONCLUSIONES

- Las técnicas de tinción y el empleo del MEB en los estudios coriónicos son complementarias; se recupera una mayor cantidad de caracteres a la vez que éstos se pueden corregir o precisar y posteriormente ponerse a prueba.
- El empleo de la tinción para el estudio del corion en *Hamadryas* resultó muy útil y de fácil empleo, ya que proporcionó mucha información de diversos caracteres sin dañar las estructuras, mientras que con el MEB se resolvió la presencia de caracteres y características que a la escala en la que se trabaja la tinción no se pudieron conocer; aunque las técnicas del MEB pueden dañar coriones frágiles.
- El corion en el género *Hamadryas*, y en su género hermano *Ectima*, es del tipo globoso y únicamente se presenta en ambos géneros (sinapomorfía en ambos).
- El corion del género *Hamadryas* tiene como características generales una forma cuasiesferoidal, una retícula poligonal hexa/heptagonal con diferenciación en ciertas partes y/o regiones (la cual aparentemente es como una espuma), a manera de lomos que surgen desde el tercio apical y en cuyas cimas se aprecian macroceldas donde se encuentran los aerópilos.
- Las tendencias en los caracteres coriónicos de *Hamadryas* son hacia la diferenciación de zonas/partes del corion de acuerdo con la retícula, el cambio de lomos con bordes irregulares a unos con bordes más suavizados e inclusive reducidos, y el aumento en el número de macroceldas pasando de una o dos a tenerlas en las cimas de todos los lomos. No se observa tendencia en el cambio de forma como sucede con los Pieridae.

- El corion tiene potencial para contrastar o comparar distintos sistemas de caracteres o inclusive constituir uno como tal para Biblidinae y Ageroniina, ya que permite el reconocimiento de caracteres diagnósticos de los taxones, si son más o menos derivados y también predecir aquellos que se encontrarán en las especies o grupos que aún se desconocen.
- La morfología del corion apoya los tres grupos propuestos por Jenkins, cuyo grupo más robusto es el grupo *februa*. Éste se caracteriza principalmente por exhibir lomos con bordes irregulares y la presencia 'costillas' entre ellos.
- El grupo *feronia* propuesto por Jenkins (1983) tiene en común la presencia de lomos suaves con tendencia a reducirse en amplitud o altitud. No obstante, sus características no lo definen de manera tan marcada como el grupo *februa*.
- Se requieren estudios en el corion de *H. arete* y *H. velutina* para confirmar que los lomos festoneados son exclusivos del grupo *laodamia*.
- La morfología coriónica sustenta más la propuesta de relaciones de Garzón-Orduña (2012), ya que con las otras tres presenta discrepancias mayores tanto en las relaciones propuestas como en los niveles a los que proponen a algunas de las especies.
- Los caracteres coriónicos han demostrado tener utilidad para determinación de especies y subespecies, teniendo como ejemplos las diferencias entre *H. g. glauconome* y *H. julitta*, especies consideradas como la misma en una de las propuestas filogenéticas.

REFERENCIAS

- Clark, A. H. 1947. The interrelationships of the several groups within the butterfly superfamily Nymphaloidea. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 49, 148-149, 192.
- Clark, A. H. 1948. Classification of the butterflies, with the allocation of the genera occurring in North America north of Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 61, 77-81.
- d'Almeida, R. F. 1922. *Mélanges Lépidoptérologiques. I. Études sur les Lépidoptères du Brésil*. Berlin R. Friedlander & Sohn, viii + 226 p.
- Daniels, J. C., Rodríguez, E., & Whelan, J. C. 2008. The biology and immature stages of *Panacea procilla lysimache* (Lepidoptera: Nymphalidae) from Costa Rica, with the report of a new locality record. *Tropical Lepidoptera Research*, 18 (2), 70-73.
- Dell'Erba R., Kaminski, L. A., & Moreira, G. R. P. 2005. O estágio de ovo dos Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia Série Zoologia*, 95 (1), 29-46.
- DeVries, P. J., Penz, C. M., & Walla, T. R. 2000. The biology of *Batesia hypochlora* in an Ecuadorian rainforest (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera*, 10 (2), 43-46.
- Dolinskaya, I.V. 2010. The chorionic sculpture in eggs of some Hadeninae (Lepidoptera, Noctuidae) from Ukraine. *Ukrainska Entomofaunistyka*, 1 (3), 3-15.
- Dolinskaya, I.V. 2011. The chorionic sculpture of the eggs of some Xyleninae (Lepidoptera, Noctuidae). *Vestnik Zoologii*, 45 (1), 7-22.

- Dolinskaya, I.V. & Geryak, Y.N. 2010. The chorionic sculpture of the eggs of some Noctuinae (Lepidoptera, Noctuidae) from Ukraine. *Vestnik Zoologii*, 44 (5), 421-432.
- Dolinskaya, I.V. & Ponomarenko, M.G. 2013. The chorionic sculpture in eggs of some Noctuidae (Lepidoptera). *Vestnik Zoologii*, 47 (5), 33-41.
- Döring, E.K.H. 1955. *Zur Morphologie der Schmetterlingseier*. Akademie-Verlag, Berlin. 154 p., 61 pl.
- Downey, J.C. & Allyn, A.C. 1980. Eggs of Riodinidae. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 34 (2), 133-145.
- Downey, J. C. & Allyn, A.C. 1981. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part I. *Bulletin of the Allyn Museum*, 61, 1-29.
- Eitschberger, U. & Strohle, M. 1990. Zehnte Ergänzung zu "Systematische Untersuchungen am *Pieris-napi-bryoniae* Komplex (s.l.)". Aufzucht und Beschreibung der Praimaginalstadien von *Pieris bryoniae adalwinda* Frühstorfer, 1909 und der Phaenotyp der Imagines (Lepidoptera, Pieridae). *Atalanta*, 21, 239-252.
- Freitas, A. V. L. & Brown, K. S. Jr. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology*, 53, 363-383.
- Frühstorfer, H. 1916. Ageronia. In: Seitz' *Macrolepidoptera of the World*, 5, 537-545.
- García-Barros, E. & Martín, J. 1995. The eggs of the European satyrine butterflies (Nymphalidae): external morphology and its use in systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 115 (1), 73-115.

- Garzón-Orduña, I. 2012. Phylogenetic evidence for loss of sound production and a shift in sexual recognition signals in *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology*, 37, 84-101.
- Garzón-Orduña, I. J., Marini-Filho, O., Johnson, S. G., & Penz, C. M. 2013. Phylogenetic relationships of *Hamadryas* (Nymphalidae: Biblidinae) based on the combined analysis of morphological and molecular data. *Cladistics*, 629-642.
- Garzón-Orduña, I. J., Brower, A. V. Z., Kamilari, M., Iribar, A., & Muriene, J. 2017. Cracking the code: examination of species delimitations among *Hamadryas* butterflies with DNA barcodes suggests Caribbean Cracker is *Hamadryas februa* Hübner (Nymphalidae: Biblidinae). *Journal of Lepidopterist's Society*, 71, 53-73.
- Harvey, D. J. 1991. Higher classification of the Nymphalidae. Appendix B. pp. 255-273. In H. F. Nijhout [ed.], *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Hernández, J.M. 1991. Estudio de los caracteres del huevo en diversos Cerambycidae Ibéricos y su interés taxonómico (Coleoptera). *Graellsia*, 47, 49-59.
- Hernández-Mejía, B.C., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2013. Comparación morfológica del corion de especies de los géneros *Pieriballia*, *Itaballia* y *Perrhybris* (Lepidoptera: Pieridae: Pierinae), y sus implicaciones filogenéticas. *Southwestern Entomologist*, 38 (2), 275-292.
- Hernández-Mejía, B.C., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2014a. Morfología del corion en especies de los géneros *Ascia* y *Ganyra* y su comparación con otros géneros próximos de Pierinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomologist*, 39 (1), 119-134.

- Hernández-Mejía, B.C., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2014b. Morfología del Corion en la Subfamilia Coliadinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomologist*, 39 (4), 853-886.
- Hernández-Mejía, C., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets J. 2015. Morfología del Corion en *Leptophobia* (Lepidoptera: Pieridae) e Importancia Taxonómica. *Southwestern Entomologist*, 40 (2), 351-368.
- Hernández-Roldán, J.L., Munguira, M.L., Wagner, W. & Vila, R. 2012. Comparative analysis and taxonomic use of the morphology of immature stages and natural history traits in European species of *Pyrgus* Hübner (Lepidoptera: Hesperidae, Pyrginae). *Zootaxa*, 3470 (Monograph), 1-71.
- Hill, R. I., Penz, C. M., & DeVries, P. J. 2002. Phylogenetic analysis and review of *Panacea* and *Batesia* butterflies (Nymphalidae). *Journal of Lepidopterist's Society*, 56: 199-215.
- Hinton, H.E. .1981. *Biology of Insect Eggs. Volume I, Volume II, Volume III*. Pergamon, Oxford, 1125 p.
- Howe, W. H. 1975. *The Butterflies of North America*. Doubleday and Company, Garden City, NY.
- Irls, P. & Piulachs, M. D. 2011. Citrus, a key insect eggshell protein. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 41 (2), 101-108.
- Jenkins, D. W. 1983. Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of Allyn Museum*, 81, 1-146.
- Kambysellis, M.P., Margaritis, L. & Craddock, E.M. 1999. Eggs coverings, insects. *In: Knobil, E. & Neil, J. (Eds.), Encyclopedia of Reproduction, Vol. I*. Academic Press, NY, pp. 971-990.

- Kumar, V., Kariappa, B.K., Babu, A.M. & Dandin, S.B. 2007. Surface ultrastructure of the egg chorion of Eri silkworm *Samia ricini* (Donovan) (Lepidoptera: Saturniidae). *Journal of Entomology*, 4 (2), 68-81.
- Küppers, H. 1996. *Atlas de los Colores, más de 5500 Matices con su Caracterización y las Instrucciones para su Mezcla*. Blume, Barcelona.
- Lamas, G. [ed.]. 2004. *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4^a. Hesperioidea-Papilionoidea*. Association for Tropical Lepidoptera, Gainesville, FL.
- Leite, L. A. R., Dias, F. M. S., Carneiro, E., Casagrande, M. M., & Mielke, O. H. H. 2012. Immature stages of the Neotropical cracker butterfly, *Hamadryas epinome*. *Journal of Insect Science*, 12 (74), 2-12.
- Llorente-Bousquets, J. & Castro-Gerardino, J. 2007. Estudios en sistemática de Dismorphiini (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.
- Llorente-Bousquets, J., & Castro-Gerardino, J. 2008. Morfología del corion en Dismorphiini (Lepidoptera: Pieridae), pp. 72-90. *In: Llorente-Bousquets, J. & Lanteri, A. (Eds.), Contribuciones Taxonómicas en Órdenes de Insectos Hiperdiversos*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Llorente-Bousquets, J., Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A., Hernández-Mejía, B. C., & Castro-Gerardino, J. 2018. Chorionic sculpture in the Dismorphiinae subfamily (Lepidoptera: Pieridae). *Zootaxa*, 4429 (2), 201-246.
- Margaritis, L.H. 1985. Structure and physiology of the eggshell. *In: Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I. (Eds.), Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology, Vol. I*. Pergamon, NY, pp. 1583-230.

- Margaritis, L.H. & Mazzini, M. 1998. Structure of the egg. *In*: Harrison, F.W. & Locke, M. (Eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 11b. Insecta*. Wiley-Liss, NY, pp. 995-1037.
- Marini-Filho, O. J. & Benson, W. W. 2010. Use of sound and aerial chases in sexual recognition in Neotropical *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae). *The Journal of Research on the Lepidoptera*, 42, 5-12.
- Monge-Nájera, J. & Gómez Figueroa, P. 2003. Las mariposas tronadoras (*Hamadryas* spp.) y su distribución geográfica en Costa Rica. *Biocenosis*, 17, 1-7.
- Monge-Nájera, J. y F. Hernández. 1991. A morphological search of the sound mechanism of *Hamadryas* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 30, 196-208.
- Monge-Nájera, J., Hernández, F., González, M. I., Soley, J., Araya, J., & Zolla, S. 1998. Spatial distribution, territoriality and sound production by tropical cryptic butterflies (*Hamadryas*, Lepidoptera: Nymphalidae): implication for the "industrial melanism" debate. *Revista de Biología Tropical*, 46 (2), 297-330.
- Müller, W. 1886. Südamerikanische Nymphalidenraupen: Versuch eines natürlichen Systems der Nymphaliden. *Zoologische Jahrbücher*, 1, 417-678.
- Munguira, M.L., Martín, J., García-Barros, E., Shahbazian, G. & Cancela, J.P. 2015. Morphology and morphometry of Lycaenid eggs (Lepidoptera: Lycaenidae). *Zootaxa*, 3937 (2), 201-247.
- Murillo-Hiller, L. R. 2012. Phylogenetic analysis of the subtribe Ageroniina with special emphasis on *Hamadryas* (Lepidoptera, Nymphalidae) with an identification key to the species of *Hamadryas*. *ISRN Zoology Article ID 635096*, pp. 1-17.

- Murillo-Hiller, L. R. & Córdoba-Alfaro, J. 2013. Taxonomía e historia natural de las mariposas tronadoras *Hamadryas* spp. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista de Ciencias de la Universidad del Valle*, 17 (1), 61-66.
- Muyshondt, A. & Muyshondt, A. Jr. 1975a. Notes of the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I B.: *Hamadryas februa* (Nymphalidae-Hamadryadine). *Journal of the New York Entomological Society*, 83 (3), 157-169.
- Muyshondt, A. & Muyshondt, A. Jr. 1975b. Notes of the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. II B.: *Hamadryas guatemalena* Bates (Nymphalidae-Hamadryadine). *Journal of the New York Entomological Society*, 83 (3), 170-180.
- Muyshondt, A. & Muyshondt, A. Jr. 1975c. Notes of the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III B.: *Hamadryas amphinome* L. (Nymphalidae-Hamadryadine). *Journal of the New York Entomological Society*, 83 (3), 181-191.
- Nieves-Uribe, 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), 589-648.
- Nieves-Uribe, S., Castro-Gerardino, J., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2016a. Corion en los géneros *Anteos* y *Rhabdodryas* (Pieridae: Coliadinae): su significado e implicaciones. *Southwestern Entomologist*, 41 (2), 485-504.
- Nieves-Uribe, S., Castro-Gerardino, J., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2016b. Microrretícula coriónica en los géneros *Nathalis* Boisduval y *Kricogonia* Reakirt (Lepidoptera: Pieridae): implicaciones taxonómicas y tendencias evolutivas. *Southwestern Entomologist*, 41 (3), 715-734.

- Nieves-Urbe, S., Castro-Gerardino, J., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2016c. Estudio del corion de tres especies del género *Colias* Fabricius, 1807 y *Zerene cesonia cesonia* (Stoll, 1790). *Southwestern Entomologist*, 41 (4), 1121-1141.
- Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2016d. Morfología coriónica de once especies de Biblidinae de México y Colombia: un examen de predicciones. *Southwestern Entomologist*, 41 (2), 505-532.
- Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2017a. Corion de *Ectima thecla thecla* (Fabricius, 1796) y su comparación con el Género *Hamadryas*. *Southwestern Entomologist*, 42 (3), 851-864.
- Nieves-Urbe, S., Flores-Gallardo, A. & Llorente-Bousquets, J. 2017b. Corion de *Orophila cardases campaspe* (Hewitson, 1869) y caracterización coriónica de la subtribu Callicorina. *Southwestern Entomologist*, 42 (3), 865-878.
- Nieves-Urbe, S. A. Flores-Gallardo, & J. Llorente-Bousquets. 2018a. Corion de *Leucidia brephos* (Hübner, [1809]), comparaciones con otros géneros de Coliadae y tendencias reticulares. *Southwestern Entomologist*, 43 (1), 239-255.
- Nieves-Urbe, S., A. Flores-Gallardo, & J. Llorente-Bousquets. 2018b. Estructura exocoriónica en tres especies de *Colias* Fabricius, 1807 (Lepidoptera: Pieridae, Coliadae). *Southwestern Entomologist*, 43 (2): 485-503.
- Otero, L. D. 1990. Estudio de algunos caracteres para su clasificación de Eurytelinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Entomología Venezolana*, 5, 123-138.
- Peterson, A. 1948. *Larvae of insects. An introduction to Nearctic species. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera*. Published by the author, Ohio State University, Columbus, OH, 315 pp., 3th Edition.

- Peterson, A. 1960. Photographing eggs of insects. *The Florida Entomologist*, 43 (1), 1-7.
- Peterson, A. 1961. Some types of eggs deposited by moths, Heterocera- Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 44 (3), 107-114.
- Peterson, A. 1962. Some eggs of moths among the Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 45 (3), 109-119.
- Peterson, A. 1963a. Some eggs of moths among the Amatidae, Arctiidae, and Notodontidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46 (2), 169-182.
- Peterson, A. 1963b. Egg types among moths of the Pyralidae and Phycitidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46 (Supplement), 1-14.
- Peterson, A. 1964. Egg types among moths of the Noctuidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 47 (2), 71-91.
- Peterson, A. 1965a. Some eggs of moths among the Olethreutidae and Tortricidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48 (1), 1-8.
- Peterson, A. 1965b. Some eggs of moths among the Sphingidae, Saturniidae, and Citheroniidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48 (4), 213-219.
- Peterson, A. 1966. Some eggs of moths among the Liparidae, Lasiocampidae, and Lacosomidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 49 (1), 35-42.
- Peterson, A. 1967a. Some eggs of moths from several families of Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50 (2), 125-132.
- Peterson, A. 1967b. Eggs of moths among the Ethmiidae, Acrolophidae and Hepialidae—Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50 (3), 181-183.
- Peterson, A. 1968. Eggs of moths from additional species of Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 51 (2), 83-94.

- Peterson, A. 1970. Eggs from miscellaneous species of Rhopalocera— Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 53 (2), 65-71.
- Richards, W., & Davies, R.G. (Eds). 1977. *Imms' general textbook of entomology. Vol.I. Structure, Physiology and Development*. Chapman and Hall, London, 418 p.
- Rodríguez-Ortega, A., Barrón-Yáñez, R. M., Kumar, V. & Lara-Viveros, M. 2013. Primer reporte de la mariposa aplaudidora (*Hamadryas februa*) Lepidoptera: Nymphalidae, en el Valle del Mezquital, Hgo., México. *Entomología Mexicana*, 12(2), 1247-1251.
- Ross, G. N. 1963. Evidence for lack of territoriality in two species of *Hamadryas* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 2 (4), 241-246.
- Rzendowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, 504 p.
- Salik, L. M. G., F. M. S. Dias, E. Carneiro, M. M. Casagrande, & O. H. H. Mielke. 2016. Immature stages of *Temenis laothoe meridionalis* Ebert, (Lepidoptera, Nymphalidae, Biblidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 61, 16-24.
- Salik, L. M. G., Leite, L. A. R., Dias, F. M. S., Casagrande, M. M., & Mielke, O. H. H. 2015. Immature states of *Hamadryas fornax fornax* (Hübner) (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 59, 301-306.
- Skudlik, J., Poprawa, I. & Rost, M.M. 2005. The egg capsule of *Spodoptera exiqua* Hübner, 1808 (Insecta, Lepidoptera, Noctuidae): morphology and ultrastructure. *Zoologica Poloniae*, 50 (1-4), 25-31.
- Thomson, G. 1992. Egg surface morphology of Manioline butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Atalanta*, 23 (1/2), 195-214.

- Trougakos, I.P. & Margaritis, L.H. 2008. Novel morphological and physiological aspects of insect eggs. *In: Hilker, M. & Meiners, T. (Eds.), Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition.* Blackwell Publishing Company, Berlin, pp. 3-36.
- Trujano-Ortega, M. 2012. *Análisis de la distribución de la subfamilia Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae) en México mediante el uso de un modelo predictivo.* 156p. Tesis de Maestría.
- Vásquez, J., Lamas, G., Couturier, G., & Mejía, K. 2012. Aspectos biológicos de *Panacea prola amazonica* (Fruhstorfer) (Lepidoptera: Nymphalidae), en la Amazonía peruana. *Folia Amazónica*, 21, 71-76.
- Wheeler, D. E. 2009. Egg Coverings. pp. 312-313. *In: V.H. Resh & R.T. Cardé (Eds), Encyclopedia of Insects.* Academic Press, Amsterdam.
- Yack, J. E., Otero, L. D., Dawson, J. W., Surlykke, A., & Fullard, J. H. 2000. Sound production and hearing in the blue cracker butterfly *Hamadryas feronia* (Lepidoptera, Nymphalidae) from Venezuela. *The Journal of Experimental Biology*, 203, 3689-3702.

2. APÉNDICES

1. Datos curatoriales

Ectima thecla thecla. Colombia: Yaragua: Bethamia, Santa Helena (02°24'50.04" N, 75°43'24.06" W), 846 msnm, J. Llorente, 23-XII-2013 (ABD-1850, ABD-1851, ABD-1852).

Hamadryas atlantis lelaps. México: Oaxaca: Santa Cruz Huatulco, Parque Nacional Huatulco (15°45'20" N, 96°10'34" W), 100 msnm, J. Llorente, 02-VII-2013 (ABD-538).

Hamadryas februa ferentina. México: Oaxaca: Pluma Hidalgo, Rancho Hagia Sofía (15°22'42" N, 96°22'05" W), 410 msnm, J. Llorente y cols. (trampa), 01-VII-2013 (ABD-523); 09-IX-2013 (ABD-622, ABD-624, ABD-634). Pluma Hidalgo, El Lirio, camino a La Magdalena (15°55'11" N, 96°23'34" W), 600 msnm, A. Luis y col., 15-VI-2014 (ABD-906).

Hamadryas glauconome glauconome. México: Querétaro: Conzá, Arroyo Seco (21°25'51.1" N, 99°36'53.4" W), 555 msnm, M. Trujano y col., 14-IX-2014 (ABD-1071); 15-IX-2014 (ABD-1083, ABD-1088).

Hamadryas julitta. México: Quintana Roo: Jardín Botánico ECOSUR (20° 50'15" N, 86°53'00" W), 10 msnm, C. Pozo, 11-IX-2017 (ABD- 2017, ABD-2021).

Hamadryas iphthime joannae: México: Oaxaca: El Puente, 3 km al E de Choapam (17°22'38" N, 95°55'20" W), 620 msnm, J. Llorente y col. (trampa), 24-VI-2015 (ABD-1347); 7-X-2015 (ABD-1641). San Juan Lalana, Jalahui (17°27'10.99" N, 85°46'19.74" W), 175 msnm, A. Luis y col., 30-VIII-2017 (ABD-1975).

Hamadryas guatemalena marmarice. México: Oaxaca: Santa Cruz Huatulco, Parque Nacional Huatulco (15°45'20" N, 96°10'34" W), 100 msnm, trampa, 02-VII-2013 (ABD-540); A. Luis. E. López y J. Hernández, 12-IX-2013 (ABD-702, ABD-703). Pluma Hidalgo, Rancho Hagia Sofía (15°22'42" N, 96°22'05" W), 410 msnm, trampa, 17-I-2014 (ABD-824). El Puente, 3km al E de Choapam (17°22'38"N, 95°55'20" W), 620 msnm, trampa, 24-VIII-2015 (ABD-1407).

Hamadryas feronia farinulenta. México: Oaxaca: El Puente, 3km al E de Choapam (17°22'38"N, 95°55'20" W), 620 msnm, J. Llorente y col. (trampa), 22-VI-2015 (ABD-1293); 24-VI-2015 (ABD-1348, ABD-1349); 24-VIII-2015 (ABD-1409, ABD-1415, ABD-1416)

Hamadryas fornax fornacalia. México: Veracruz: Ixtaczoquitlán, Corazón de Metlac (18°54'15.69" N, 97°00'43.43" W), 958 msnm, A. Arellano y S. Nieves, 31-X-2017 (ABD-2035); 01-XI-2017 (ABD-2025, ABD-2027).

Hamadryas amphinome mazai. México: Oaxaca: Rancho Hagia Sofía (15°22'42" N, 96°22'05" W), 410 msnm, trampa, 09-IX-2013 (ABD-627); J. Salazar, 09-IX-2013 (ABD-639); A. Luis y E. López, 11-IX-2013 (ABD-693); A. Luis y col., 14-VI-2014 (ABD-902); J. Llorente y col., 27-X-2015 (ABD-1770)

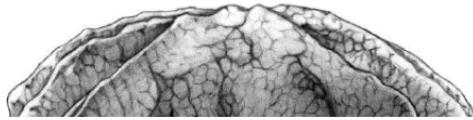
Hamadryas laodamia saurites. México: Oaxaca: El Puente, 3km al E de Choapam (17°22'38"N, 95°55'20" W), 620 msnm, trampa, 24-VIII-2015 (ABD-1400); J. Llorente y col., 24-VIII-2015 (ABD-1401). San Miguel Solyatepec, Cerro Chango (18°10'13" N, 96°17'01.64" W), 48 msnm, trampa, 04-IX-2017(ABD-2013).

2. Glosario coriónico

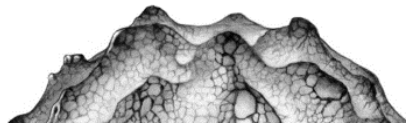
Regiones del corion (Fig. 3 A). El corion, al presentar una forma cuasiesferoidal, se divide en tres regiones principales (apical, basal y ecuatorial), las cuales contienen zonas o subregiones. A continuación, se presenta una definición de ellas, así como de otras partes presentes en el corion.

- **Región apical o distal (apex/ distal region):** Región superior del corion delimitada desde la inflexión de la superficie hasta la tercera parte de la longitud total del corion. Esta contiene a las zonas micropilar, perimicropilar y la cúspide (Ver Fig. 3 A). Se registran tres tipos:

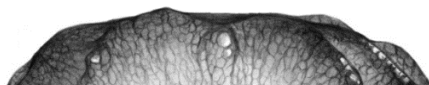
- Convexa (convex): la inflexión es suave, por lo que su curvatura asemeja un medio círculo (v. gr. *H. atlantis lelaps*, Fig. 5 A).



- Levemente convexo (lightly convex): la inflexión es difusa, por lo que no se distingue con claridad una forma de medio círculo pero tampoco se distingue un plano respecto al resto del huevo (v. gr. *H. februa ferentina*, Fig. 6 A).



- Plano (flattened): la inflexión es obtusa, los bordes son curvos pero la superficie del polo superior es recta (v. gr. *H. amphinome mazai*, Fig. 13 A).



- **Región basal (basal region):** Región inferior del huevo delimitada por la inflexión de la superficie. Por lo general se distinguen dos zonas: la prebasal que presenta modificaciones en la retícula de fondo, y la base propiamente, la cual se reconoce de manera más clara cuando es lisa (Ver Fig. 3 A). De acuerdo con lo abrupto del cambio se consideran los siguientes tipos:

- Fuertemente convexa (Strongly convex): la inflexión es más pronunciada, con un leve angostamiento entre la superficie y la inflexión (v. gr. *H. guatemalema marmarice*, Fig. 10 A).



- Convexa (convex): inflexión suave, la curvatura se observa como un continuo (v. gr. *H. februa ferentina*, Fig. 6 A).

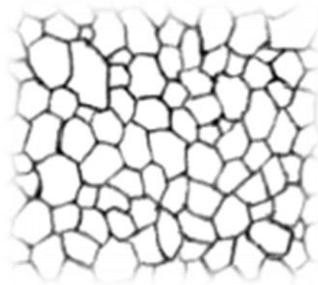


- Semiaplanado (semi-flattened): la inflexión se expresa como una leve curvatura, sin embargo, presenta escasa amplitud (v. gr. *H. atlantis lelaps*, Fig. 5 A).



- **Región ecuatorial:** Región intermedia del corion, comprendida entre los tercios polares y donde se registra el ancho del huevo (Ver Fig. 3 A).

Retícula de fondo (background grid): Patrón de polígonos en la superficie del corion con n número de lados; regularmente son pentágonos o hexágonos irregulares, con márgenes curvos o poco aristados. En algunos casos, su arreglo forma patrones triangulares (*Ectima*) o de costillas entre los lomos (v. gr. *Hamadryas g. glauconome*). Estos pueden variar entre sí en tamaño, longitud (se alarga uno respecto del otro, pero tienen el mismo ancho) y amplitud (misma longitud entre dos polígonos, pero anchos diferentes).

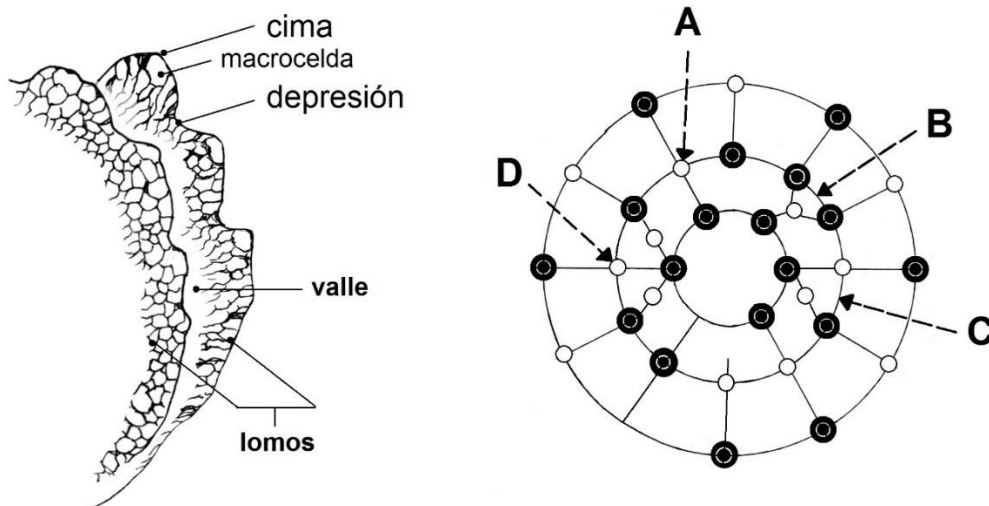


Protolomo (protoknoll): Elevación del relieve coriónico en su parte apical, de manera accidentada y llegando solamente hasta el primer cuarto longitudinal. En *Hamadryas*, esta estructura presenta borde sinuoso en su zona apical y recto al acercarse a la ecuatorial; en *Ectima* sus bordes son cóncavos y se reduce lo aristado al acercarse a la región ecuatorial.



MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

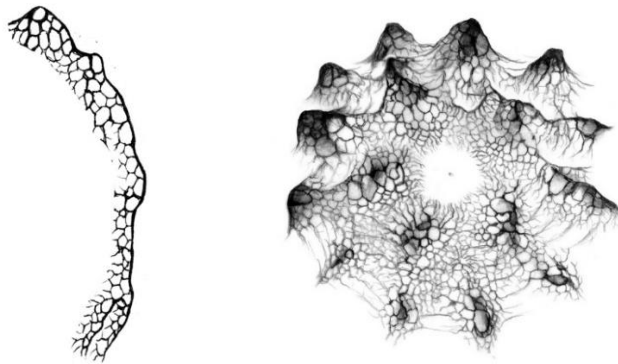
Lomo (knoll): Elevación del relieve coriónico que surge en el polo superior, a partir de la zona perimicropilar o de la cúspide y puede alcanzar la zona prebasal; se conforma por una sucesión de cimas (summit en inglés) —las partes con mayor elevación respecto a la superficie del huevo— y depresiones (slumps). El acomodo de las cimas y las depresiones determina si se trata de lomos continuos o bi/trifurcados. Si se presenta una depresión (círculos blancos) entre dos cimas (círculos negros) alineadas de forma paralela (A), se trata de un lomo continuo. En caso de tener una cima seguida de una o dos depresiones, y posteriormente dos cimas, se trata de un lomo bifurcado; la bifurcación puede presentarse de manera alterna al acomodo de la cima más apical (B), o tener una cima en paralelo a la inicial y la otra alterna (C). En ciertos casos, se observa una cima seguida de tres depresiones y a continuación el mismo número de cimas, estando una de ellas en paralelo a la cima inicial y las siguientes dos de forma alterna; este acomodo es una trifurcación (D). Estos arreglos son más notorios en vista apical, pero también pueden ser conspicuos en vista lateral. Nótese que los valles aplican entre dos lomos.



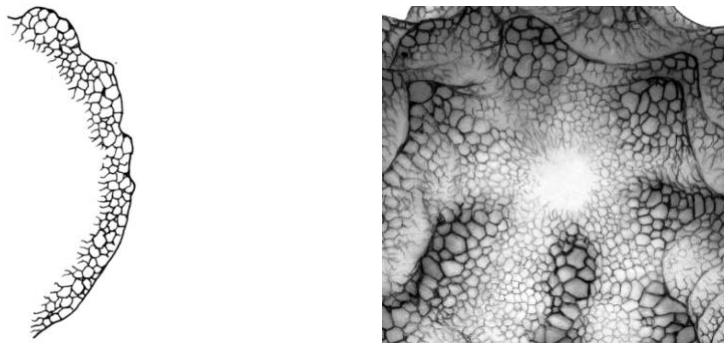
MORFOLOGÍA CORIÓICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

La caracterización apropiada de cada lomo requiere apreciar su amplitud (distancia entre los extremos ecuatoriales del lomo), la longitud (distancias axiales entre depresiones) y la altitud (distancia del borde de la cúspide respecto a la superficie del huevo). De acuerdo con sus bordes se presentan los siguientes tipos:

- Irregulares (irregular): perfil con márgenes sinuosos por mayor cantidad de depresiones entre las cimas. Sus cimas son regulares en altitud como en longitud; la amplitud puede ser variable encontrándose algunas con apariencia delgada o estrecha. En este tipo de lomo son más conspicuas las bi/trifurcaciones (v. gr. *H. februa ferentina*, Fig. 5 A).

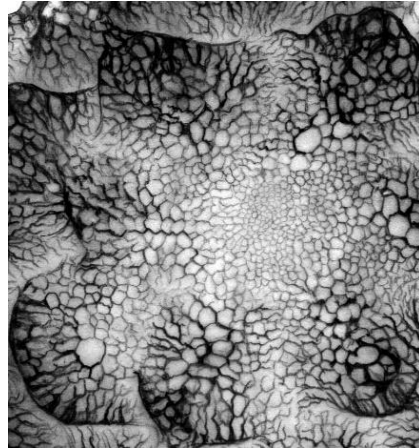


- Semidentado (semi-jagged): subtipo de lomo con margen irregular pero su perfil exhibe depresiones en menor número y menos pronunciadas, además de cimas de menor longitud y algo aristadas (*H. g. glauconome*, Fig. 7 A; *H. julitta*, Fig. 8 A).

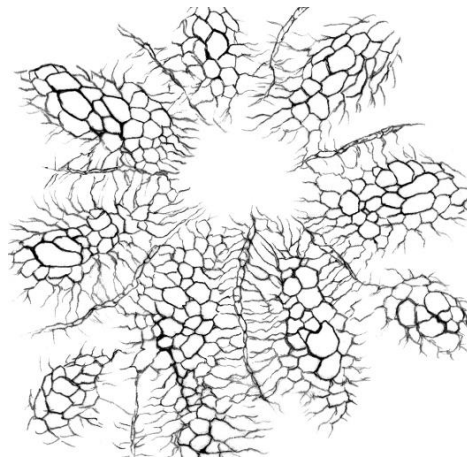


MORFOLOGÍA CORIÓNICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

- Festoneado (scalloped): margen con depresiones muy marcadas, cimas amplias y pronunciadas (prolongadas). Sólo la cima más apical presenta mayor longitud que el resto (*H. laodamia saurites*. Fig. 14 A)

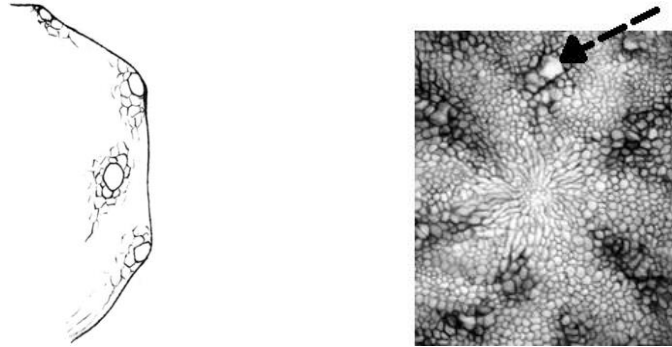


- Suaves (soft): margen levemente curvo, y casi continuo. Las depresiones son sutiles, como en los irregulares. Sus cimas son variables entre sí en longitud (algunas pueden ser más alargadas que otras), y muestran tendencia a la reducción en amplitud y/o altitud (v. gr. *H. guatemalena marmarice*, Fig. 10 A).



MORFOLOGÍA CORIÓICA DE LAS HAMADRYAS EN MÉXICO

- Reducidos (reduced): lomos prácticamente ausentes salvo su región más apical o cimas, donde sobresalen levemente del corion y contienen una macrocelda conspicua. Sin depresiones conspicuas entre las cimas. Pueden verse como lomos de bordes suaves cuya reducción de amplitud y altitud en sus lomos es muy drástica (*H. amphinome mazai*, Fig. 13 A).



Macrocella (macro-cell): Aquellas celdas de la retícula de fondo que son al menos del doble de tamaño que el resto. Aparecen en las cimas y sus bordes son más redondeados que el resto de los polígonos; delimitan las cimas de los lomos reducidos (v. gr. *H. julitta*, Fig. 8 A-vii).

