



DUGESIANA

Revista de Entomología

CUCBA



Volumen 30 número 2



Dugesiana, Año 30, No. 2, (julio-diciembre, segundo semestre 2023), es una publicación semestral, editada por la Universidad de Guadalajara, a través del Centro de Estudios en Zoología, por el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Camino Ramón Padilla Sánchez # 2100, Nextipac, Zapopan, Jalisco, Tel. 37771150 ext. 33218, <http://148.202.248.171/dugesiana/index.php/DUG/index>, glenusmx@gmail.com. Editor responsable: José Luis Navarrete-Heredia. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo 04-2009-062310115100-203, ISSN: 2007-9133, otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: José Luis Navarrete-Heredia, Editor y Ana Laura González-Hernández, Asistente Editorial. Fecha de la última modificación 1 de julio de 2023.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

Queda estrictamente prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Universidad de Guadalajara.

Representaciones del exocorion en morfología y sistemática de Lepidoptera: un estudio histórico-crítico sobre los estilos de imágenes científicas y virtudes epistémicas

Exochorionic representations in morphology and systematics of Lepidoptera: A historic-critic study about the styles of scientific images and epistemic virtues

Adrián Flores-Gallardo^{1,2}, Jorge Llorente-Bousquets^{1,*} y Sandra Nieves-Uribe^{1,3}

¹Museo de Zoología (Entomología), Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 04510, CDMX, México. ²Posgrado en Filosofía de la Ciencia, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, México. ³Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, México. ²emileusher@hotmail.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3144-163X>; ³s.nieves.uribe@outlook.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6497-9639>; *Autor de correspondencia: llorentebousquets@gmail.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0876-0533>

RESUMEN

Se ofrece un esbozo histórico sobre representación pictórica de exocoriones de Lepidoptera, en tratados científicos de autores prelinneanos selectos (Aldrovandi, Moffet, Hooke, Malpighi, Merian, Swammerdam, Harris y Scudder), de entre 1602 y 1889. Luego, se refiere y comenta una selección de antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente-Bousquets y cols., organizados según sus estilos asociados de producción (quiografía, fotografía y microscopio electrónico de barrido MEB), para comparar y discutir sus aportaciones respectivas en estudios exocoriónicos de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). Se retoma el modelo de virtudes epistémicas D&G+, como criterio de demarcación para imágenes científicas, al que se añaden dos componentes: Modo Objetivo-Natural (MON) y Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (PCDTR). Se propone a PCDTR como metacriterio axiológico general, en el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas.

Palabras claves: historia de la entomología, microscopía, sistema de caracteres, morfología, virtudes epistémicas, huevos.

ABSTRACT

A historical outline is provided about the pictorial representation of exochorions within Lepidoptera, in selected scientific treatises by prelinnean authors (Aldrovandi, Moffet, Hooke, Malpighi, Merian, Swammerdam, Harris, and Scudder), between 1602 and 1889. Subsequently, a selection of direct precedents in the research line of Llorente-Bousquets and cols. is referred to and commented upon, organized by their associated styles of production (chirography, photography and scanning electron microscope SEM), in order to compare and discuss their respective contributions to exochorionic studies of Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). The D&G+ model of epistemic virtues is revisited as a demarcation criterion for scientific images, to which two components are added: Natural-Objective Mode (MON) and Collaborative Principle of Representational Division of Labor (PCDTR). PCDTR is proposed as a general axiological meta-criterion in the epistemological analysis and evaluation of scientific images.

Keywords: history of entomology, microscopy, characters system, morphology, epistemic virtues, eggs.

Este artículo es una ampliación y continuación de dos publicaciones previas en *Dugesiana* (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022); constituye una selección de capítulos de una monografía en curso sobre el tema, que los autores tenemos en desarrollo. En la primera sección del presente artículo, se ofrece un esbozo histórico de las representaciones del exocorion de Lepidoptera en tratados científicos prelinneanos. Luego, se refiere y comenta una selección de antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente-Bousquets y colaboradores, para mostrar y discutir sus aportaciones

particulares en estudios exocoriónicos de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). Se retoma el modelo de virtudes epistémicas D&G+ (Flores-Gallardo *et al.* 2022: 235) como criterio de demarcación para imágenes científicas, al que se añaden dos nuevos componentes: Modo Objetivo-Natural (MON) y Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (PCDTR). Como conclusión, se propone a PCDTR como metacriterio axiológico general, para el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas.

Aunque se dedican secciones más extensas a autores destacados (*e.g.* Scudder 1889, Döring 1955), la selección y presentación global de textos no siempre sigue un orden estrictamente cronológico (según su año de publicación), pues a veces es temático. El tema central de esta revisión histórica es la producción y aplicación de imágenes exocoriónicas en sistemática de Lepidoptera; por lo que la segunda parte de la exposición se divide y ordena de forma histórica la aparición de sus tecnologías de producción asociadas: ilustraciones hechas a mano o ‘quiografías’ (*sensu* Gubern 2017: 197, 201), fotografías e imágenes obtenidas a partir del microscopio electrónico de barrido (MEB). Esta división temática posibilita su estudio a través de las virtudes epistémicas propuestas por Daston y Galison (2007), revisadas a través del modelo extendido D&G+, como herramienta epistemológica en la evaluación de imágenes científicas (Flores-Gallardo *et al.* 2022).

Entre sus diferentes escuelas (*e.g.* evolutiva, fenética o filogenética, según Wiley y Lieberman 2011), la sistemática tiene su condición de posibilidad en la existencia y estudio de sistemas de caracteres. *Prima facie*, un sistema de caracteres es un conjunto regular y ordenado de rasgos presentes en organismos, tal que permite su reunión en grupos (*grouping*) y posible clasificación en especies y otros taxones superiores (*ranking*). Para ello, los caracteres deben ser suficientemente invariantes dentro de la especie o del grupo que se espera demarcar con ellos y diferentes de los encontrados en otros tales grupos (Wheeler y Platnick 2000). En taxonomía morfológica de insectos, la práctica común es que los sistemas de caracteres se erijan a partir de rasgos presentes en el imago, que es el estado adulto y ‘terminal’ en el desarrollo de los insectos; donde alcanzan maduración de su aparato reproductor.

El estudio entomológico de huevos y otros estados inmaduros posee una larga tradición histórica, expuesta en multitud de tratados de historia natural. Sin embargo, la introducción de estudios exocoriónicos en lepidopterología con aplicación en sistemática filogenética, es una propuesta relativamente reciente que empieza a explorarse en profundidad. Nieves-Uribe *et al.* (2019: 1) ofrecieron un resumen documentado de esta historia. En la segunda parte del presente artículo se muestran y comentan las imágenes que fueron utilizadas en los principales trabajos citados y otros, así como sus técnicas de producción asociadas. Esto servirá como fondo de contraste, con el cual comparar el uso de imágenes exocoriónicas por parte de Llorente-Bousquets y colaboradores. La selección de textos se justifica por su relevancia en estudios exocoriónicos de Lepidoptera, por su impacto e influencia en la obra de los autores examinados y por sus méritos particulares como tecnologías y estrategias diversas en la producción y uso de imágenes exocoriónicas.

Representaciones científicas prelinneanas de exocoriones de Lepidoptera

En su estudio histórico, *The insect and the image: visualizing nature in early modern Europe*, Janice Neri (2011: xi, xiii, xv) afirma que, en lugar de intentar descubrir los

‘primeros’ ejemplos de representaciones de insectos u otros motivos entomológicos particulares (*e.g.* huevos y su exocorion), considera más productivo explorar su construcción como temas artísticos o científicos; toda vez que sus métodos de producción durante un lapso alcanzaron estándares representacionales dentro de comunidades artísticas o científicas. En particular, la representación pictórica ‘objetiva’ de insectos, como parte de su estudio científico, obedece a lo que Neri llama la ‘lógica de ejemplares’ (*specimen logic*), *i.e.* transformación de la naturaleza viva en colecciones de ‘objetos’, al separar organismos individuales de su ambiente y visualizarlos conservados en solitario, sobre un fondo blanco, de manera descontextualizada. En el esbozo histórico que sigue, se coincide con el enfoque historiográfico de Neri, al presentar ejemplos históricos de representaciones exocoriónicas, no en ánimo exhaustivo, sino selecto y según su relevancia en la conceptualización progresiva del exocorion, como sistema de caracteres en sistemática de Lepidoptera. Más adelante se retomarán ideas de Neri para la discusión de un caso histórico particular, en analogía con prácticas representacionales contemporáneas de Llorente-Bousquets y cols.

Aldrovandi y Moffet. Los primeros textos europeos conocidos que incorporan ilustraciones de insectos fueron *De animalibus insectis* de Ulisse Aldrovandi (1602), e *Insectorum sive minimorum animalium theatrum* de Thomas Moffet (1634) (Neri 2011: xv, 27). El libro de Aldrovandi no incluye huevos de mariposas, en imagen o descripción; podría suponerse que se debe solo a la carencia contemporánea de tecnología para la inspección de objetos microscópicos; sin embargo, Moffet sí incluyó algunos huevos y oviposiciones de Lepidoptera en sus láminas ilustrativas. Los trabajos de Aldrovandi y Moffet son relevantes por los siguientes motivos: i) descripción e ilustración de estados inmaduros (*e.g.* huevos, orugas y crisálidas de Lepidoptera), como parte de un interés general en la metamorfosis de insectos, especialmente holometábolos; ii) incorporación de imágenes y sus procesos de elaboración asociados, basados en la observación directa e intervención de ejemplares, como parte integral en la construcción científica del concepto de naturaleza (Neri 2011: 28, 30).

Estos fines se alcanzan mediante lo que Neri (*op. cit.* pp. 32–36) llama ‘copiado y pegado de ejemplares virtuales’ (*cutting and pasting the virtual specimen*); los cuales conforman una ‘colección virtual’ (*virtual collection*) contigua a las colecciones físicas que sirvieron de modelos, con las siguientes funciones adicionales: i) representar versiones ‘reparadas’ de ejemplares dañados, o deficientes de algún modo; ii) conjuntar múltiples vistas y estadios de un mismo ejemplar (tridimensional) de manera simultánea (en dos dimensiones), con frecuencia en secuencias de imágenes que pueden ‘leerse’ de izquierda a derecha (desde el estado más inmaduro hasta el imago); iii) agrupar insectos según su ‘tipo’ y tamaño, *i.e.* por su similitud general en alguna fase, con independencia de sus desarrollos metamórficos respectivos. La primera función se discutirá más adelante; la

segunda, ha sido tratada en artículos anteriores (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022); la tercera función constituye el principio metodológico que posibilita la taxonomía morfológica en entomología, al representar insectos como objetos discretos que pueden ser organizados en retículas o tablas comparativas.

Aldrovandi y Moffet produjeron sus imágenes mediante la técnica de xilografía, o impresión monocromática en papel de diseños trazados y tallados en relieve, con gubias o buriles, sobre planchas de madera. Aldrovandi comisionó la tarea al artista alemán Cornelius Schwindt entre los años 1590 y 1594, a quien proveyó de material biológico y de notas. Según Neri (*op. cit.* pp. 33–36), la evidencia en los dibujos preparatorios de la intervención de múltiples agentes, revela un ‘principio colaborativo de división del trabajo’ en el taller de Aldrovandi, en particular, así como en la historia de la producción de imágenes científicas, en general. Este principio, de suma importancia epistemológica, será retomado y discutido al final del presente artículo. Algunas ilustraciones de la obra de Moffet, realizadas en colaboración con Thomas Penny (hasta su muerte, en 1588), se basan en ilustraciones previas de Aldrovandi u otros autores, *e.g.* su ‘escarabajo rinoceronte’, copiado de *Archetypa studiaque patris Georgii Hoefnagelii*, de Joris Hoefnagel (1592). En ocasiones, durante intercambios epistolares, Penny se refirió a ejemplares físicos o imágenes recibidas de otros, con el término genérico de ‘forma’ (*the shape of this Insect*); lo que muestra las fronteras difusas entre ambos, indistintas como evidencia observacional en estudios morfo-entomológicos (*op. cit.* pp. 47, 49).

Dada su importancia comercial, tanto Aldrovandi como Moffet dedicaron láminas y descripciones a la metamorfosis del ‘gusano’ de la seda (*Bombyx mori*) (Figuras 1, 2). Aunque su lámina no incluye imágenes del huevo, Aldrovandi (1602: 282–283, *Liber Secundus Tabula Tertia*) afirma que la oruga (*Eruca*) no proviene de un gusano con cuernos (*cornuto illo Verme*), como afirma Dalechampius, sino del huevo de una mariposa (*ex ovo Papilionis*). Luego, describe cómo su ciclo de vida se completa en un periodo más corto de lo que se creía, desde tiempos de Aristóteles y luego de Plinio; los cuales, afirma, conocían el oficio de la sericultura, pero no a las orugas que producen la seda. Moffet (1634: 184–190), por su parte, incluye huevos y oviposiciones en algunas láminas de desarrollo de Lepidoptera (Figura 3); aunque los dibujos son muy pequeños, apenas distinguibles y anecdóticos, incluirlos constituye un paso decisivo hacia su valoración como parte integral de estudios morfo-entomológicos.

Hooke. *Micrographia* de Robert Hooke (1665), obra célebre por introducir el término ‘célula’ (*cell*) para referir a la unidad básica de la vida, constituye una de las primeras publicaciones científicas en incluir imágenes de insectos observados bajo el microscopio; entre las cuales se encuentra la ilustración de un huevo de Lepidoptera. Para esta tarea, Hooke realizó observaciones bajo un microscopio doble o compuesto (*i.e.* con dos lentes) diseñado por

él mismo, manufacturado para él por Christopher White; dicho microscopio se conserva hasta hoy día (Figura 4). Según Snyder (2015: 205–206), Hooke tenía conocimiento de técnicas para la construcción de microscopios de un solo lente, como el utilizado por Leeuwenhoek; sin embargo, aunque éste proveía de aumentos mayores, Hooke optó por uno compuesto debido a un factor determinante: los microscopios monolenticulares sólo eran aptos para escrutar muestras planas y semitransparentes, con el objetivo muy cerca de las mismas; por ende, eran inadecuados para la observación y disección de objetos tridimensionales, como insectos a cierta escala. Snyder enfatiza que varios microscopistas del siglo XVI siguieron a Hooke en esta decisión técnica; entre ellos, Nehemiah Grew y Marcello Malpighi. Aunque Grew se dedicó principalmente a la descripción y micro-ilustración botánica, es relevante mencionar su intuición de que los caracteres esenciales, que permitirían identificar verdaderas especies de plantas y de animales, podrían encontrarse entre sus rasgos microestructurales (Papavero *et al.* 2001: 79, 80).

A partir de sus observaciones, Hooke realizó una serie de bocetos y dibujos en grafito o tinta, que fueron adaptados a la técnica de ‘aguafuerte’ (*copperplate*) para su publicación. Hooke realizó el proyecto bajo comisión de la *Royal Society*, en la que fungía como curador de experimentos y secretario, *i.e.* como trabajador asalariado, con una membresía subpar a la de miembros potentados y no remunerados. El encargo se concibió como cumplimiento de una petición del rey Charles II; quien solicitó más dibujos de insectos observados bajo el microscopio, luego de recibir algunos como regalo personal de Christopher Wren, también miembro de la *Royal Society*. En *Micrographia*, Hooke presenta sus imágenes como reproducción fiel de observaciones directas, tal cual se veían; sin embargo, Neri (2011: 105–138) muestra que esto no fue el caso, al realizar un estudio escrupuloso sobre las técnicas y procesos utilizados, desde el estudio comparativo de múltiples ejemplares, hasta alcanzar las láminas finales. Este conflicto aparente requiere de una revisión cuidadosa y extensa, con herramientas adicionales de análisis; por lo que se desarrolla más adelante, en la parte de discusión del presente artículo.

Hooke (1665: *Schema XXV, Figure 2*) incluyó solo una ilustración, sumamente detallada, de un huevo del ‘gusano’ de la seda (*silk-worm*) (Figura 5). De su descripción (*op. cit. Observation XLI*), destacan los siguientes aspectos: i) cobertura total de la superficie del huevo por cientos de ‘cavidades’ (*cavities*), que generan una textura regular; ii) forma general ovoide aplanada, distinta de la forma ‘exactamente esférica’ que observó en otras oviposiciones de mariposas, así como de arañas; iii) oviposición en patrón ‘triangular’, similar al observado en los ojos de una mosca (*i.e.* empaquetamiento hexagonal de círculos del mismo radio, en terminología matemática actual); iv) la afirmación de que existe tanta variedad entre huevos de insectos, como la que existe entre huevos de aves. Tales afirmaciones constituyen un avance en la valoración del exocorion como sis-

tema de caracteres con fines taxonómicos.

Según Neri (*op. cit.* pp. 114, 115, 125, 131), las láminas de Hooke retoman y expanden la ‘lógica de ejemplares’ y convenciones visuales de sus predecesores, en ilustración botánica y de historia natural; sus aportaciones incluyen: i) etiquetar con una misma letra partes correspondientes entre dos o más representaciones; ii) uso de línea punteada (*prickt line*) para representar estados posibles de partes móviles; iii) inclusión de pequeños segmentos de líneas (o puntos aislados) que fungen como escalas o ‘testigos’, al representar el tamaño real (*actual size*) de un insecto ilustrado en escala aumentada, aunque las líneas no incluyen unidades métricas; iv) compleción, por analogía, de partes faltantes en ejemplares dañados con las de otros similares, obtenidos de material biológico o de imágenes procedentes de la literatura. En particular, Neri enfatiza que el uso de Hooke del término ‘esquema’ (*schema*), para identificar sus láminas, implica una ‘disección visual’ (*visual dissection*) de los objetos representados, lo que indica una aproximación ‘diagramática’ a las imágenes y su producción. La representación esquemático-diagramática de ejemplares, como paso clave para fungir como tipos morfológicos en estudios taxonómicos, ha sido discutida en artículos anteriores (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022) y se retomará al final del presente artículo.

Malpighi. El médico y naturalista italiano Marcello Malpighi (1628–1694), considerado el fundador de la histología, es célebre por sus descripciones detalladas de tejidos, órganos, sistemas y organismos. Éstas fueron realizadas a partir de disecciones bajo el microscopio y ostensiblemente ilustradas con la técnica de aguafuerte, para su publicación. En su obra entomológica, *Dissertatio epistolica de Bombyce*, Malpighi (1669) describió e ilustró profusamente la morfología, fisiología y etología del ‘gusano’ de la seda (Figuras 6, 7). En esta obra extensa, el autor dedica una atención sin precedentes a aspectos del aparato reproductor de la especie; lo cual, en su estudio del imago hembra, incluye la morfología externa de sus huevos (*i.e.* el exocorion), así como sus procesos de formación y fecundación dentro de las ovariolas, hasta el momento de su expulsión (Malpighi 1669: 65, 67, 79–86, 89, 94, 96).

De sus descripciones, se destacan los siguientes aspectos: i) tejido de los ovarios formados por bolsas en forma de red, donde se produce el material de base para los huevos; ii) tronco ovarial conectado a un cuerpo oblongo, del que emergen dos grupos de ramas (*i.e.* ovariolas) que contienen entre veinte y treinta huevos cada una (según muestra su ilustración); iii) huevos de forma ovalada, ligeramente aplanada por la presencia de dos cavidades laterales, acompañados de depresiones o abolladuras, muy marcadas en la parte basal y solo un poco en la apical; iv) huevos amarillentos y subdesarrollados, en su mayoría, excepto los más cercanos al útero, que se hinchan y adquieren un color violáceo intenso, luego de su fecundación (*op. cit.* pp. 82–83). Dado el enorme valor y sumo detalle de estas descripciones, resulta notable que, en su lámina ilustrativa (*op. cit.* *Tabula XII*,

Fig. I, IV), se representan los huevos con la misma forma, a todo lo largo de las ovariolas. Actualmente, esto parece improbable; aun cuando la tasa de cambio sea acelerada. Estudios en morfogénesis exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols. (en prep.) han revelado la presencia de fases y formas claramente distintas, a lo largo del desarrollo de huevos en las ovariolas.

Merian. La artista alemana de ascendencia suiza, Maria Sybilla Merian (1647–1717), produjo una obra que comprende ediciones lujosas de láminas decorativas, acompañadas de textos breves. Realizadas en aguafuerte y luego coloreadas a mano, su tema global es la representación de ciclos de vida de mariposas, polillas u otros artrópodos visualmente atractivos. En ellas, grupos de animales son dispuestos en composiciones ingeniosas, sobre sus —suspuestas— plantas huésped; las que se representan en estados de floración y fructificación, como es costumbre en ilustración botánica (también denominada *pictura absolutissima*, según Kusukawa 2012). En su publicación más célebre, *Metamorphosis insectorum Surinamensis*, Merian (1705) ofreció un catálogo ilustrado de artrópodos notables de la región. A pesar que sus descripciones son más anecdóticas y costumbristas que científicas, sus ilustraciones han sido consideradas un documento histórico valioso, aunque problemático, en el estudio de imagos y estados inmaduros.

En su lámina (Figura 8) y descripción dedicadas a lo que parecen el imago y la oruga de *Caligo memnon*, Merian (1705: 23, XXIII. *Afbeelding*) menciona que, para fines decorativos, incluyó tres de los huevos que la hembra ovipuso sobre el tallo de la planta (*Bacoves*). Como es frecuente en su obra, los huevos no se encuentran en la misma escala relativa que el resto de los elementos de la composición; en este caso, aparecen muy ampliados. Su representación, como tres esferas blancas y lisas, parece demasiado genérica; sin embargo, se aproxima a lo que puede observarse en fotografías actuales de oviposiciones de esa especie y otras del género *Caligo*, con la diferencia importante de que los huevos fotografiados suelen presentar ornamentación incipiente (*e.g.* numerosos ejes y costillas). Por otra parte, en su lámina (Figura 9) dedicada a *Thysania agrippina*, Merian (1705: 20, XX. *Afbeelding*) incluyó una suerte de péndulo adherido al tronco de la planta, repleto de esférulas amarillas, que podría interpretarse como una oviposición de la especie. En este caso, dicha interpretación es muy improbable o directamente incorrecta; si esa fue su intención representacional (no lo menciona en su descripción). A la luz de fotografías y vídeos actuales tomados en campo, sobre formas y patrones de oviposición en la especie, sus huevos son de color blanco y depositados sobre haces de hojas, muy espaciados entre sí. Más aún, Merian afirma que encontró orugas como la representada, las cuidó y alimentó, hasta que formaron capullos; de los cuales, emergieron los imagos representados en su lámina. Sin embargo, la oruga representada no corresponde con ningún estado inmaduro de *Thysania agrippina*, y posee características más cercanas a orugas de la familia Sphingidae. En particular, posee

una semejanza notable con la penúltima fase de la oruga de *Pachylia syces*; la cual, en su etapa terminal, se torna de un color rojo intenso, tal como lo describe Merian.

En principio, esto es coherente con su estilo: la autora acostumbraba incluir múltiples especies en una misma lámina, tal vez con fines estéticos. Sin embargo, el error o dolo cometido en la descripción referida no es un caso aislado; lo que, globalmente, compromete la confianza epistémica depositable en sus imágenes, en especial en tanto representaciones de metamorfosis. En retrospectiva, el caso de Merian ofrece una lección sobre la necesidad de mantener precaución al tomar por fidedigna (e interpretar de cierto modo) una representación visual científica, por ‘realista’ o fotorrealista que parezca. En artículos anteriores (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022), se han propuesto y discutido criterios para el uso armonioso de técnicas y estilos diferentes, en la representación de exocoriones de Papilionoidea; se retomará este punto al final del presente artículo.

Swammerdam. El naturalista holandés, Jan Swammerdam (1637–1680), fue autor de numerosos volúmenes dedicados a la descripción e ilustración de insectos, a partir de observaciones bajo el microscopio. Su obra más célebre y relevante para el presente estudio, es la usualmente abreviada como *Bibel der natur, worinnen die insekten* (Swammerdam 1752), traducida al inglés y publicada cinco años después bajo el título: *The book of nature, or, The history of insects: reduced to distinct classes, confirmed by particular instances, displayed in the anatomical analysis of many species: and illustrated with copper-plates: including the generation of the frog, the history of the ephemerus, the changes of flies, butterflies, and beetles: with the original discovery of the milk-vessels of the cuttle-fish, and many other curious particulars* (Swammerdam 1758).

La obra incluye láminas dedicadas a la metamorfosis completa de algunos insectos (Swammerdam 1758: Plates I, XII, XVI, XXXIII, XXXVII, XXXVIII); dos de ellas, sobre Lepidoptera, incluyen ilustraciones de huevos. El autor (*op. cit.* pp. 5) se refiere a estos ejemplos como ‘tercer orden de cambios naturales’ (*third order of natural changes*), denominado con el término *Nympho-Chrysalis*; el cual corresponde con lo que, en términos modernos, se entiende por metamorfosis completa, propia de insectos holometábolos. Si bien ofrece descripciones detalladas del resto de los estados inmaduros, en la primera de estas láminas (*op. cit.* Plate XXXIII Figures I, II), sobre una ‘polilla’ (*moth*), sólo indica que se muestra un huevo antes y después de la eclosión, partido por la mitad; las ilustraciones permiten apreciar, al menos, que se trata de un huevo esferoidal, quizá con cierta depresión o especialización periapical incipiente (Figura 10). Por otro lado, en su descripción de la segunda lámina (*op. cit.* pp. 24–25, Plate XXXVII Figure I), de una ‘mariposa’ (*butterfly* [posiblemente algún pierino]), dedica dos párrafos extensos al huevo. Los aspectos destacados de su descripción ovocítica incluyen: i) presencia de 15 ‘costillas’ (*ribs*, *i.e.* ‘ejes’ *sensu* Llorente-Bousquets y cols.) que proyectan sombras definidas sobre la ‘membrana’ (*membrane*,

i.e. pared exocoriónica) adyacente, lo que indica que sobresalen de la misma; ii) presencia de ‘surcos’ o ‘canales’ regulares (*regular grooves or channels*, *i.e.* ‘costillas’ *sensu stricto* según Llorente-Bousquets y cols.) en dicha membrana; iii) color general amarillento, en su fase terminal; iv) diferencias de forma observables entre huevos inmaduros, a lo largo de un mismo ‘oviducto’ (*oviduct*); v) algunos detalles sobre hábitos de oviposición. Un aspecto adicional de gran relevancia, observable en la imagen, pero no mencionado por el autor, es la presencia de proyecciones en la cúspide (Figura 11); dichas proyecciones, serán después estudiadas de manera detallada por Llorente-Bousquets y cols., como especializaciones periapicales exclusivas de grupos diversos de Pieridae, *e.g.* de Pierinae (Hernández-Mejía *et al.* 2013, Nieves-Urbe *et al.* 2021).

Harris. El naturalista y grabador Moses Harris (1730–1788), fue secretario de la primera sociedad entomológica occidental, *The Aurelian*, fundada en Inglaterra en 1743. El nombre se debía a la apariencia dorada o metálica de algunas crisálidas, lo que dio el epíteto de ‘aurelianos’ a los coleccionistas de mariposas. La obra principal de Harris (1766) sobre crianza de mariposas, *The Aurelian: a natural history of English moths and butterflies, together with the plants on which they feed*, es importante por dos motivos: i) representación de múltiples huevos de Lepidoptera en oviposición; ii) incorporación temprana del sistema linneano, con su prerrogativa de incluir solo los caracteres esenciales diagnósticos. Según Neri (2011: 189), las ilustraciones que acompañaban estudios linneanos ya solo mostraban los caracteres relevantes (diagnósticos) para la clasificación propuesta; más aún, el énfasis en representar sólo los caracteres esenciales, provistos de tipicidad y valor diagnóstico, condujo la tradición pictórica hacia un nuevo estilo: el esquema, centrado en la representación idealizada de un número reducido de estructuras. La primer lámina de Harris (1766: xiii), ilustración del glosario inmediato anterior sobre morfología alar general (nombres de regiones, subregiones alares y de las venas que las delimitan), es netamente esquemática y proto-arquetípica (Figura 12). Sin embargo, el resto de sus láminas exhibe un estilo naturalista o descriptivo-realista; el cual, aún se centra en la representación de ciclos de vida de mariposas y falenas (polillas) en un escenario natural, varias de ellas acompañadas de oviposiciones. Las láminas fueron realizadas en blanco y negro, con la técnica de aguafuerte; hoy día pueden encontrarse facsímiles de versiones coloreadas a mano; pero ello fue un añadido posterior.

Las láminas de Harris que incluyen huevos (*op. cit.* Plates I, II, V, IX, XIII, XX, XXII, XLII), lo hacen de manera apenas visible, pero no enteramente anecdótica (Figuras 13, 14); en ellas pueden apreciarse algunas formas básicas de huevos, dispuestos en las partes correspondientes de sus plantas huésped y en patrones de oviposición definidos, junto con algunos aspectos etológicos relacionados (*e.g.* hábitos de eclosión). La obra de Harris constituye un ejemplo relevante para el presente estudio, por los siguientes dos

motivos encontrados: i) su avance en la incorporación decidida de huevos representados *in situ*, mediante ilustraciones descriptivo-realistas que se convertirán típicas de guías de identificación en campo; ii) de manera inversa, su descuido del huevo como proveedor de caracteres diagnósticos, evidente por la ausencia en su obra de representaciones ovocíticas microscópicas, especialmente de estilo esquemático-estructural. Como se mostrará a lo largo del presente estudio, los mejores ejemplos de conceptualización del exocorion como sistema de caracteres morfológicos, útil en sistemática de Lepidoptera, transitan por imágenes de estilos diversos; de entre los cuales, el ‘esquema letrado’ (Flores-Gallardo *et al.* 2022) constituye un paso decisivo.

Scudder. La presente revisión histórica, principalmente de prelinneanos, sobre representación y descripción exocoriónica, concluye con la obra clave en el tema de Samuel H. Scudder (1837–1911). Investigador prolífico y autoridad mundial en Lepidoptera y Orthoptera; Scudder es también célebre por ser el fundador *de facto* de la entomología paleontológica, con su descubrimiento del fósil de *Prodyas persephone* Scudder, 1878. En su obra de tres volúmenes, *The Butterflies of the eastern United States and Canada with special reference to New England*, Scudder (1889) compiló y estructuró extensas descripciones morfológicas y sus hábitos de numerosas mariposas neárticas, a lo largo de todo su ciclo de vida. En el prefacio (*op. cit.* viii), el autor afirma que la inclusión y el nivel de análisis exhaustivo de estados inmaduros que ofrece, con fines taxonómicos, no tiene antecedentes en la literatura; Scudder, seguro de sus resultados, predice que tales descubrimientos mantendrán su valor por largo tiempo. Sus descripciones de huevos, pertenecientes a especies de familias diversas, comprenden: i) morfología externa del huevo (*i.e.* del exocorion); ii) desarrollo del embrión en su interior, como parte de la ‘estructura general de las mariposas’ (*i.e.* como estadio de su ciclo de vida); iii) hábitos de oviposición y aspectos en la eclosión. Sus observaciones se complementan con ilustraciones descriptivo-realistas, poseedoras de gran exactitud mimética y calidad estética, distribuidas en un total de 89 láminas; de ellas, cinco se dedican a morfología exocoriónica.

Scudder distingue tres regiones ovocíticas, a lo largo de la dirección axial o ‘vertical’ del huevo: base, paredes y ‘micrópilo’; este último subdividido en micrópilo *sensu stricto* (orificio en la cúspide) y la ‘roseta’ (*rosette*) que lo rodea. Menciona colores y cambios de color, proporciones ancho-alto y describe diversas formas generales de huevos, *e.g.* circular o globular (la más común), poliédrica redondeada, hemisférica, fusiforme, cilíndrica u otras formas particulares (de barril, dedal, matraz o bellota). Describe también aspectos del aparato reproductor del imago hembra, *e.g.* presencia de cuatro ovariolas pareadas (*ovarian tubes*), que contienen un centenar de huevos inmaduros (*ovigerous cells*) cada una; acompañadas de glándulas, cuya secreción ‘barniza’ (*varnish*) la pared ovocítica (*op. cit.* pp. 51). De dicha pared describe la presencia de texturas o retículas; las segundas constituyen un entramado de

‘costillas’ (*ribs*) que corren de la base a la cúspide (*i.e.* ejes *sensu* Llorente-Bousquets y cols.) y otras más finas que corren de manera transversal (*i.e.* costillas *sensu stricto*, según Llorente-Bousquets y cols.).

Scudder afirma que tales caracteres varían entre especies, pero que un mismo carácter también puede encontrarse en varias de ellas, *e.g.* la forma de barril ocurre en especies de todas las familias, excepto en Lycaenidae; los huevos globulares ocurren sólo en Satyrinae, Nymphalidi [sic] y Papilioniae [sic]. El autor ofrece numerosos resúmenes tabulares de sus resultados, *e.g.* tablas de subfamilias y tribus de Nymphalinae, así como de géneros de Satyrinae, basadas en caracteres del huevo; los cuales incluyen: forma, proporciones, textura o reticulación (*op. cit.* pp. 114, 121, 227). De manera global, los estudios ovocíticos de Scudder constituyen un *tour de force* hacia la incorporación de caracteres exocoriónicos en estudios micro y macro para la taxonomía de mariposas.

Las representaciones ovocíticas de Scudder se distribuyen en seis láminas (*op. cit.* Plates 64–69): dos de huevos completos y tres de sus respectivos ‘micrópilos’ (*i.e.* zonas micropilar y perimicropilar, *sensu* Llorente-Bousquets y cols.). Esta organización básica de láminas ovocíticas en dos grandes grupos, también será expresada por autores posteriores, incluidos Döring (1955) y Llorente-Bousquets y cols. (quienes arribaron a esa convención de manera independiente). Las láminas de Scudder comprenden imágenes en blanco y negro y en color, producidas con la, por entonces, novedosa técnica de cromolitografía. El fotorrealismo de imágenes impresas en color que posibilita esta técnica, fue más aprovechado por el autor en la representación *vivaz* y sumamente detallada de imagos y orugas (Figura 15). Para los huevos, optó por un estilo mucho más sobrio, compuesto por diseños de línea económica, casi o directamente esquemáticos, con apenas algún gesto volumétrico (Figuras 16–18). Las láminas de huevos completos contienen algunos ejemplares en color, muy simplificado; las láminas micropilares son todas en blanco y negro. Dada la capacidad de Scudder para representar texturas y colores complejos de manera fotorrealista, el estilo esquemático-estructural con el que representa los huevos puede entenderse, al menos, en dos sentidos: i) como producto de las dificultades asociadas a la observación y representación de rasgos microscópicos finos; ii) como una decisión estilística deliberada, basada en cierta economía de trazo, en búsqueda de eficiencia representacional (Flores-Gallardo *et al.* 2022: 229). La cual, en estos casos, da prioridad a valores como claridad, búsqueda de tipicidad y fácil comprensión en la representación de caracteres exocoriónicos de valor diagnóstico (*e.g.* formas generales de los huevos, tipos de retículas y de rosetas). Gracias a estas decisiones representacionales, el trabajo de Scudder —tal como predijo— aún posee gran valor en estudios de morfología exocoriónica de Papilionoidea, con aplicación en sistemática.

Con esto concluye la revisión histórica del presente estudio, sobre ilustración y descripción exocoriónica princi-

palmente prelinneana. En la sección de discusión, se retomarán temas selectos, incluido el problema de la retórica epistemológica de Hooke (1665) en *Micrographia*. A continuación, se refiere y comenta una selección de antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente Bousquets y cols., para mostrar y evaluar sus aportaciones particulares en estudios exocoriónicos de Papilionoidea.

El exocorion como sistema de caracteres en Lepidoptera

Los huevos de la mariposa poseen cinco componentes básicos; el corion, la capa serosa, la membrana vitelina, el citoplasma y el núcleo (Hernández-Mejía *et al.* 2013). La superficie del huevo, llamada ‘casarón’ o ‘corion’ en insectos, puede considerarse una composición conformada por capas y subcapas molecularmente complejas (Rezende *et al.* 2016). Estas capas y su configuración proveen protección durante el desarrollo de la larva, aunque algunas de ellas también se encargan de otras funciones, *e.g.*, intercambio gaseoso (‘plastrón’ *sensu* Hinton 1981). El corion se divide en dos subcapas: interna o ‘endocorion’, y externa o ‘exocorion’; ambas poseen aminoácidos en estructura secundaria tripartita, conformada por más de 100 polipéptidos distintos (Telfer 2009); precursores de una matriz extracelular compleja, conformada por más de 400 proteínas en Lepidoptera (Giannopoulos *et al.* 2013). El exocorion se diferencia del endocorion, pues incluye carbohidratos inmersos en ella (Richards y Davies 1977, Trougakos y Margaritis 2008). Los arreglos de proteínas y carbohidratos en el exocorion conforman microestructuras reticulares y ‘ornamentaciones’ de gran variación, pero con suficiente regularidad a niveles de especie y supraespecíficos. Desde finales del siglo XIX, el exocorion comenzó a ser considerado seriamente como un sistema de caracteres; sin embargo, sólo en años recientes ha sido revalorado por su utilidad potencial en sistemática filogenética de Lepidoptera. A continuación, se muestran y discuten obras de dos autores clave en esta transición.

Chapman. Thomas A. Chapman (1842–1921), médico y entomólogo, aportó al menos dos artículos significativos para la incorporación de caracteres exocoriónicos en sistemática de Lepidoptera: i) ‘The characters of the egg of Lepidoptera, as affording a basis for classification’ (Chapman 1896a); ii) ‘On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint’ (Chapman 1896b). Ninguno incluye imágenes, pero son valiosos al ofrecer descripciones y resúmenes de observaciones ovocíticas, incorporadas de manera decidida en estudios filogenéticos, desde un marco post-hackeliano y pre-hennigiano (Chapman 1896b: 575, 579).

Chapman (1896a: 287) afirma la existencia de una ‘tendencia’ (*i.e.* patrón) general hacia la forma esférica, en huevos de todos los grupos animales ovíparos, de los que Lepidoptera no es excepción. Sin embargo, reconoce la presencia de dos tipos de aplanamiento: basal o comprimido (*antipodes of the mycropyle*) y lateral o deprimido (*upright or vertical*), en especies cuya oviposición se realiza en su-

perficie varias, como hojas. A partir del mismo principio morfológico esferoidal, Llorente Bousquets y cols. han estudiado este fenómeno de estrechamiento ovocítico regional en dos dimensiones, axial (vertical) y diametral (horizontal), en géneros de Dismorphinae (Llorente-Bousquets *et al.* 2018) y de todo Pieridae (Nieves-Urbe *et al.* 2021). Chapman describe también propiedades texturales y ornamentación exocoriónica, *e.g.* superficie lisa (*smooth*) con escultura (*sculpting*) de patrón hexagonal, en Hesperidae y Papilionidae; en oposición a las ‘costillas’ (*ribbing*) verticales y transversales de Piero-Nymphalidae [*sic*] (*op. cit.* pp. 288).

Chapman enfatiza la correspondencia o ‘acuerdo’ (*agreement*) general, entre caracteres del huevo y las mejores taxonomías disponibles de las familias bajo estudio. Más aún, considera ‘muy probable’ que los caracteres ovocíticos sirvan como *test* o evidencia a favor de alguna clasificación, en oposición a otra que divida grupos con huevos del mismo tipo, *e.g.* al considerar *Notodonta* y Noctuidae, el autor apoya la clasificación de Dyar y rechaza la de Meyrick, pues el primero agrupa dichas familias y ambas presentan huevos verticales, mientras el segundo las asocia con grupos que presentan huevos aplanados. Asimismo, observa y predice el hallazgo de otros caracteres correlacionados, o su ausencia, en familias demarcadas con ayuda de caracteres ovocíticos, *e.g.* ninguna especie escrutada que produzca huevos aplanados, posee, a su vez, glándulas submandibulares (*chin-glands*) en fase de oruga (*op. cit.* pp. 287, 288). Así, Chapman evidencia de relevancia crucial a los caracteres exocoriónicos, en estudios supragenéricos en los Lepidoptera, dentro de un marco filogenético temprano. A través del estudio de caracteres exocoriónicos, Chapman (1896b: 579) considera relaciones filogenéticas entre especies; ya sea como relaciones ancestro-descendiente (filogenética post-haeckeliana), o como relaciones de ancestría común exclusiva (filogenética pre-hennigiana). En particular, su concepción del huevo, no como parte de un organismo, sino como el organismo completo en una fase de su ciclo de vida, constituye un avance hacia su concepción hennigiana como *semaforonte* (Hennig 1965, 1966). Los caracteres exocoriónicos, así como las posibles tendencias de transformación entre los mismos, comienzan así a cobrar gran importancia en lo que será el estudio *holomorfológico* de organismos (*sensu* Hennig 1965); el cual posibilita su clasificación en especies y grupos monofiléticos, con toda la evidencia disponible de múltiples sistemas de caracteres.

Döring. El trabajo de síntesis de Ewald Döring (1902–1957), *Zur Morphologie der Schmetterlingseier* (Döring 1955), constituyó el primer proyecto en ofrecer tabulaciones taxonómicas y representaciones estructurales comprehensivas del orden Lepidoptera, basadas en caracteres exocoriónicos. Por su origen geográfico, Döring (1955) se centró en taxones de distribución paleártica; en contraste, los trabajos posteriores de Llorente-Bousquets y cols. se han ocupado, sobre todo, de grupos de distribución neotropical (Nieves-Urbe *et al.* 2019). La aportación principal de

Döring es la descripción general de este nuevo sistema de caracteres, desde la hipótesis de que su estudio cuidadoso permitiría distinciones taxonómicas a niveles sub y supra-genericos. Para estos fines, Döring elaboró 61 láminas, con ilustraciones realizadas a mano y en tinta, que muestran la constancia y la variabilidad morfológica en estructuras exocoriónicas del orden Lepidoptera (Figuras 19, 20).

En dichas ilustraciones, Döring (1955) parece privilegiar una representación lo más fiel posible a sus observaciones bajo el microscopio, según sus propias capacidades como ilustrador. Dentro de los límites de ampliación o escala a los que se circunscribió y a través de un trabajo meticuloso, el autor mostró la enorme variedad de estructuras exocoriónicas registradas a través del microscopio en las especies que estudió. Debido a esta gran diversidad morfológica, tanto entre grupos cercanos como entre organismos individuales, este primer interés en la representación del detalle parecería contravenir el objetivo de encontrar rasgos invariantes, como posibles caracteres diagnósticos de especies y otros taxones. Sin embargo, mediante un proceso de atención selectiva y entrenada, Döring realizó un doble proceso de abstracción e idealización; el cual, mediante la adición de texto a láminas de geometría exagerada y de tipo esquemático, permitió la conceptualización pictórica directa (*i.e.* pre-verbal) de caracteres morfológicos exocoriónicos, acompañada de una propuesta terminológica (Figura 21).

Algunos elementos destacados son: 1) la regionalización del exocorion, al dividirlo por la posición del polo inferior, en zonas apical, media y basal; 2) el uso privilegiado de ciertas vistas, lateral y apical, como mejor estrategia para presentar comparaciones de similitudes y diferencias estructurales y regionales de manera estandarizada; 3) el uso de escalas diferentes en la representación de estructuras diversas, según como resulte más adecuado para mostrar la información relevante de manera más clara; 4) la propuesta de una terminología adecuada para la identificación de estructuras importantes y comparables entre sí, tanto cualitativa como cuantitativamente. Al inicio de su proyecto, Llorente-Bousquets y cols. desconocían la obra de Döring y sólo la incorporaron como referencia hasta sus publicaciones intermedias. Sin embargo, existe un paralelismo o convergencia importante entre sus maneras de abordar, manipular y presentar las imágenes como *herramientas epistémicas* (Flores-Gallardo *et al.* 2022).

Pese a su gran calidad, el trabajo de Döring no estimuló la formación inmediata de equipos nuevos de investigación en sistemática, centrada en caracteres del exocorion. Esto ha cambiado de manera paulatina, con los trabajos de Peterson en Estados Unidos (Peterson 1948, 1960, 1961, 1962, 1963a,b, 1964, 1965a,b, 1966, 1967a,b, 1968, 1970), García-Barros, Hernández-Roldán y Munguira en España (García-Barros y Martín 1995, Hernández-Roldán *et al.* 2012, Munguira *et al.* 2015), Freitas, Leite y cols. en Brasil (Leite *et al.* 2012a,b, 2014), Dolinskaya en Ucrania (Dolinskaya y Geryak 2010, Dolinskaya 2019) y Llorente-Bousquets y

cols. en México (Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino 2007, Hernández-Mejía *et al.* 2013, 2014a,b, 2015, Nieves-Urbe *et al.* 2015, Llorente-Bousquets *et al.* 2018). La estéril acogida inicial del trabajo de Döring, por parte de la comunidad científica, puede deberse a varias razones. Por ejemplo: 1) la dificultad inicial de obtener y presentar imágenes microscópicas de manera estandarizada y confiable; 2) carencia –u olvido– de tradición y estilos de representación estandarizados en estudios de morfología ovocítica; 3) técnicas escasas de obtención de coriones y su visualización; 4) el giro en biología hacia otro tipo estudios, como los genéticos, mediante el análisis de secuencias moleculares, como estrategia teórica y metodológica privilegiada para la clasificación de organismos. Sobre los puntos (1) y (2), el advenimiento de tecnologías nuevas, en especial el uso del microscopio electrónico de barrido (MEB), podría haber constituido una enmienda importante si ese recurso se hubiera aprovechado lo suficiente. Aquí se mostrará que, en numerosas ocasiones, no fue el caso; si bien herramientas nuevas han permitido obtener imágenes microscópicas y nanoscópicas de gran detalle, incluso a niveles abrumadores, sus productos han permanecido subexplotados en lo conceptual y en lo comparativo.

Estilos de representación exocoriónica: un estudio crítico

En la tradición entomológica, el estudio de estados inmaduros se centró por largo tiempo en aspectos de metamorfosis, así como en relaciones etológicas y ecológicas de los organismos con el ambiente. En lepidopterología, el estado de oruga ha recibido una atención particular, por su importancia para el cultivo doméstico de ejemplares de colección, porque algunas especies se consideran plagas de las plantas huéspedes que les sirven de alimento y por su coevolución con las plantas (Ehrlich y Raven 1964). En taxonomía, dicho interés se extiende a otros estados del ciclo de vida del organismo, como el huevo y la crisálida, en aras de obtener mejores datos y herramientas para su identificación correcta y estudio. El reconocimiento *in situ* de estos organismos, supone así una necesidad pragmática importante; por lo que en ocasiones, dichos estudios incluyen imágenes de estados inmaduros. Para los fines del presente artículo, los estudios exocoriónicos pueden clasificarse en función del tipo de imágenes utilizadas; según Flores-Gallardo *et al.* (2022: 227), existen al menos tres estilos preponderantes de representación exocoriónica en Lepidoptera: quirografías, fotografías e imágenes obtenidas mediante el microscopio electrónico de barrido (MEB). Según su modo de representación, las quirografías aún pueden dividirse en al menos dos sub-estilos distintos: mimético, correspondiente con un estilo descriptivo-realista; o estructural, correspondiente con un estilo esquemático idealizado, al que se denomina *esquema letrado* (Flores-Gallardo *et al.* 2022: 228). Cada uno de estos grupos posee grados distintos de estandarización en sus procedimientos, dispositivos, escalas y formatos. A continuación, se comentan ejemplos de dichos grupos en orden. Su selección se justifica por: 1) presentar

los mejores ejemplos de los estilos de ilustración que serán discutidos; 2) las maneras precisas en que utilizan imágenes para el posible levantamiento de caracteres; 3) la proximidad de sus grupos estudiados con los abordados en trabajos de Llorente-Bousquets y cols.

Quirografías exocoriónicas. El primer grupo, compuesto por ilustraciones artesanales, quirográficas o hechas ‘a mano’, posee una heterogeneidad importante en escalas, técnicas y estilos de representación, según las capacidades del ilustrador, los dispositivos empleados y los fines del investigador. La consecuencia directa de esto, es la obtención de grados diferentes de posible caracterización de rasgos ovocíticos. El libro de Orr y Kitching (2010), *Butterflies of Australia*, constituye una guía de campo comentada en que se ilustran imagos de manera estandarizada, acompañados de algunos de sus estados inmaduros y plantas huésped. Las ilustraciones son en color, realizadas mediante una mezcla de acuarela y acrílico. Estados como el de larva, crisálida e imago son quirografados con suficiente detalle; pero los huevos son representados de manera demasiado vaga y descritos de modo anecdótico, en una escala limitada y sin el tipo de atención focalizada y análisis estructural que puede encontrarse en el trabajo de Döring (1955). Sin embargo, en retrospectiva, dichas ilustraciones poseen al menos tres puntos de posible mérito taxonómico: 1) representación aproximada de la coloración de los huevos, aunque sin estándares lumínicos ni catálogo de colores de referencia; 2) representación aproximada de la forma general del huevo, de la macrorretícula exocoriónica y de estructuras diferenciadas en el ápice (rasgos ‘macro’ que serán retomados en los trabajos de Llorente-Bousquets y cols.); 3) la representación de huevos agrupados en oviposición, lo que mejora su identificación en campo y diversos aspectos de interpretación, por estas disposiciones grupales (Figura 22).

El artículo de Greeney y Gerardo (2001) ‘Descriptions of the Immature Stages and Oviposition Behaviour of *Pyrrhogyra otolais* (Nymphalidae)’ utiliza caracteres morfológicos y etológicos, de oviposición, de la larva y de la crisálida, para estudiar la afinidad taxonómica de la especie estudiada con especies de otros géneros. Presenta una sola lámina hecha a tinta, que incluye una ilustración simplificada del huevo en vista lateral; puede apreciarse su forma general y el tipo de retícula que presenta, pero su tamaño y estilo resultan insuficientes para escrutar y cuantificar subestructuras reconocibles (Figura 23). No incluye escala o medidas, ni está acompañada de acotaciones; no obstante, complementa la imagen con una descripción verbal sobre la forma general del huevo (‘cono truncado’, o ‘campaniforme’), su retícula (ejes con costillas longitudinales muy cercanas entre sí) y su coloración. Este esfuerzo de verbalización, al hacer descripciones y proponer una terminología precisa para referir a rasgos relevantes, constituye un avance importante en la construcción pictórico-verbal de conceptos y caracteres diagnósticos.

El artículo de Otero (1994) ‘Early Stages and Natural History of *Sea sophonia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Eu-

rytelinae)’ presenta una distribución similar de estilos de representación. Se sirve de fotografías en color para mostrar la oruga completa y la crisálida, pero reserva el uso de quirografías a tinta para mostrar rasgos destacados de la larva y del huevo, este último acompañado de escala. Esta decisión de mostrar la información más relevante mediante imágenes simplificadas, se justifica también por la función ergonómica (*sensu* Barceló 2016) de tales esquemas. Otero no solo describió cualitativamente la oruga, sino que cuantificó y tabuló el número de espinas presentes en cada uno de sus segmentos abdominales; con ello elevó un rasgo presente en un estado inmaduro a posible carácter específico, dada su invarianza. No fue así para el huevo, del que sólo describió su forma general (casi cilíndrica y con una apariencia ‘como de margarita’) y al cual representó de manera más cruda, sin otorgarle importancia taxonómica (Figura 24). También en retrospectiva, la ilustración de Otero tiene el mérito de mostrar algunas especializaciones en los ejes longitudinales (proyecciones periapicales y estrías). Éstas también fueron estudiadas con mayor atención y escrutinio, cualitativa y cuantitativamente, en trabajos de Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Urbe *et al.* 2015, 2016c).

Algo similar ocurre con el artículo de Freitas y Brown (2008) ‘Immature Stages of *Vila emilia* (Lepidoptera: Nymphalidae, Biblidinae)’. Dichos autores también utilizan fotografías en color para ilustrar la oruga y la crisálida; pero reservan el uso de quirografías estilizadas, hechas a tinta y acompañadas de escala, para ilustrar el huevo y los segmentos abdominales de la oruga. La observación de Freitas y Brown más relevante para fines taxonómicos, es que el huevo de *Vila azeca* presenta proyecciones aciculares o ‘pilosidades’, que son comunes a los géneros de las subtribus Biblidina y Eurytelina (Figura 25). Freitas y Brown mencionan que estudios moleculares anteriores presentan problemas para clasificar *Vila*: Brower (2000) lo acerca al género *Biblis*, en la subtribu Biblidina, pero Lamas (2004) lo coloca junto con *Mestra*, en Eurytelina. En este caso, el rasgo de ‘pilosidad’ no resolvió la discrepancia, pues es común a ambas subtribus; pero Freitas y Brown suscriben la idea de que estudios más detallados de estados inmaduros, incluido el huevo, pueden ayudar a zanjar problemas taxonómicos no resueltos mediante los preeminentes estudios moleculares. Sin ponderar o entronizar *a priori* un sistema de caracteres u otro, esto ejemplifica la búsqueda de congruencia entre los mismos. De fondo está la suposición de que la congruencia entre sistemas independientes de caracteres, presentes en distintos semaforontes, es un medio legítimo para contrastar hipótesis de relaciones filogenéticas entre especies. En estos estudios, la morfología exocoriónica se defiende también como un sistema de caracteres valioso y de consideración. Sin embargo, dicha noción de contrastación y posible robustecimiento de hipótesis filogenéticas por simple congruencia distributiva de caracteres, así como la noción de independencia entre los mismos, han sido criticadas con dureza en años recientes (Fitzhugh 2006) y requieren de una evaluación cuidadosa.

Como ejemplo final de este primer grupo, considérense las ilustraciones utilizadas por Van Son (1949) en *The Butterflies of Southern Africa (Part I. Papilionidae and Pieridae)*. Este trabajo es cronológicamente anterior al de Döring (1955) y otros aquí revisados; sin embargo, les aventaja ostensiblemente en fidelidad pictórica, descripción morfológica y profundidad de detalles. El estudio ofrece descripciones biogeográficas, morfológicas y etológicas, acompañadas de 41 láminas compuestas que incluyen: fotografías en blanco y negro de imagos (vistas dorsal y ventral, ambos sexos); ilustraciones a tinta (puntillismo y aguada) de plantas huésped (hojas); estados inmaduros (huevos, orugas, crisálidas) y estructuras anatómicas destacadas (venación alar, genitales, mazas antenales, detalles de la cabeza y segmentos abdominales en orugas). En contraste con los sucintos artículos de sus sucesores, este texto constituye un ejemplo de estudio monográfico, con un estilo y profundidad más cercanos a los trabajos realizados por naturalistas de entre los siglos XIX y principios del XX (*e.g.* Scudder 1889).

En su esfuerzo por alcanzar el conocimiento exhaustivo de la morfología de algún taxón, Van Son ofrece un balance más adecuado entre texto y distintas técnicas de representación pictórica. Frente a los ejemplos posteriores recién abordados, que adolecen de una sobresimplificación ostensible, los estados inmaduros son quirografados con un estilo descriptivo-realista y prolijo, mediante clisés que describen volúmenes y texturas, dispuestos en vistas estandarizadas (lateral y apical, para el caso los huevos) (Figuras 26, 27). En este caso, la preferencia por ilustraciones quirográficas realistas tal vez se deba a la falta de disponibilidad, en aquel entonces, de herramientas y técnicas confiables para obtener fotografías microscópicas, pese a la existencia de casos aislados notables (*e.g.* Clark 1900); o bien en aras de mantener cierta uniformidad metodológica y representacional. Sin embargo, en retrospectiva, esta decisión tiene una doble ventaja: 1) ofrece gran parte de la información extraíble de una fotografía, con una confianza epistémica similar a la de ésta; 2) a la vez, elimina el ‘ruido cognitivo’ o datos no informativos presentes en una fotografía, ya sea de campo o de laboratorio. Además, de manera crucial, dichas ilustraciones presumiblemente no fueron elaboradas a partir de un solo ejemplar, sino que son representativas de invariantes encontradas a lo largo de numerosas observaciones de muestras distintas. Las ilustraciones de este tipo, ejemplifican cómo el estudio cuidadoso y repetido de los límites de variación dentro de una muestra, puede servir para el levantamiento de caracteres diagnósticos.

Pese a sus méritos pictóricos generales, hay también un descuido relativo del huevo por parte de Van Son en sus descripciones morfológicas. El autor puso más atención en las estructuras alares, genitales, fases de oruga y aspectos de dimorfismo sexual, tal vez debido a las tradiciones e inercias establecidas en taxonomía de lepidópteros. Sin embargo, Van Son incluyó un par de elementos descriptivos del exocorion desatendidos por autores sucesivos, hasta

devenir fundamentales y de uso común en los trabajos de Llorente-Bousquets y cols. Ellos son: 1) inclusión de medidas axial y diametral promedio; 2) cuantificación promedio de ‘costillas longitudinales’, así como la diferencia entre si alcanzan o no la cúspide, *i.e.* ‘ejes largos’ y ‘ejes cortos’, respectivamente, en la terminología de Llorente-Bousquets y cols. Las ilustraciones de Van Son muestran de manera clara la presencia de proyecciones en el extremo apical de los ejes largos, alrededor de la cúspide; pero él no prestó atención a los detalles de este hecho ni lo valoró lo suficiente, al no incluir vistas ampliadas de dicha región periapical. Los huevos en vista lateral fueron dibujados en oviposición, por lo que falta información sobre su sección basal, al ser una estructura que puede colapsar. El estudio cuidadoso y tipificado de dichas estructuras (especializaciones periapicales y basales), será introducido y aprovechado con perspectivas taxonómicas hasta la segunda fase de los trabajos de Llorente-Bousquets y cols.

Fotografías exocoriónicas. El segundo grupo, compuesto por fotografías exocoriónicas, es mucho más uniforme. Esto es de esperarse, pues una de las principales ventajas de la fotografía ante las ilustraciones artesanales, es su cualidad ‘algorítmica’ o de producción automatizada (Pauwels 2008). La principal consecuencia de esto, es que tales tecnologías permiten la obtención de imágenes mucho menos dependientes de las capacidades del productor. La cámara fotográfica, con un funcionamiento análogo al del ojo humano, retrata los fenómenos de modo similar a como los vemos y no como los conceptualizamos (asistidos de una mirada entrenada o no); por lo que en principio, parece proveer de imágenes preteóricas mecánicamente objetivas, y entonces dignas de mayor confianza epistémica. Por estas razones, en aras de la objetividad, resulta perfectamente comprensible el giro hacia la fotografía que tuvo lugar en las publicaciones científicas durante el siglo XX y hasta la fecha; tradición que comenzó desde el siglo XIX (Daston y Galison 2007). La presente sección se enfoca en dos aspectos interrelacionados y comunes a varios de los ejemplos ofrecidos de fotografía exocoriónica: su presentación inalterada de los huevos ovipuestos en campo y su desaprovechamiento taxonómico relativo.

El escueto artículo de F. Noad Clark (1900) ‘Photographing the eggs of Lepidoptera’ goza del mérito de ser uno de los primeros artículos científicos conocidos que incorpora tecnología fotográfica en el estudio de exocoriones de Papilionoidea. El autor menciona que el material biológico le fue proporcionado por cuatro investigadores, entre ellos el mismo Chapman ya citado. De este autor, Clark retoma la esfericidad de los huevos como principio morfológico; a lo cual añade un comentario corto sobre la presencia de diferencias sutiles en los patrones reticulares de las especies examinadas.

Las fotografías de Clark (Figura 28), en su versión impresa y asequible hoy día, muestran algunos huevos en vistas lateral y apical, en blanco y negro y con un contraste muy elevado, pero que aún permite discernir aspectos ge-

nerales de forma y patrones reticulares, *e.g.* *Chrysophanus phlaeas* (sin. *Lycaena phlaeas*) presenta un huevo esférico de retícula penta-hexagonal, similar a lo que Llorente-Bousquets y cols. han observado en otras especies de Lycaenidae (en prep.). Clark enlista detalles y criterios estandarizados, orientados a la obtención de las fotomicrografías más informativas asequibles, según el caso. Estos incluyen: i) uso ubicuo de un (lente) objetivo de dos pulgadas, para la preservación de tamaños relativos entre grupos de huevos; ii) fotografiado *in situ*, siempre que sea posible (*e.g.* hojas o cálices de flores en plantas huésped); iii) colocación de huevos blancos sobre fondo negro y viceversa; iv) requerimiento de encuadre en ángulo ‘recto’ exacto, respecto al eje del microscopio, para evitar obtener imágenes fuera de foco.

Clark afirma que, hasta que se invente un lente micro-objetivo adecuado para fotografiar objetos esféricos, enfocados en todos los planos a la vez, es necesario conformarse con los mejores resultados obtenibles de una sola exposición. Este problema persiste hasta nuestros días; el principio óptico que fundamenta la fotografía micrográfica, impide obtener una sola imagen volumétrica enfocada en todos los planos. Llorente-Bousquets y cols. han desarrollado una técnica *ad hoc* para lidiar con este problema; la cual consiste en la superposición o *stacking* digital de numerosas fotografías de un mismo huevo, en las mismas condiciones de posicionamiento, encuadre, escala y luminosidad. Esta técnica, con sus particularidades y retos, es descrita y discutida con todo detalle en un artículo previo (Flores-Gallardo *et al.* 2021).

A partir de la publicación de ‘Photographing eggs of insects’, Alvah Peterson (1960, 1961, 1962, 1963a, b, 1964, 1965a, b, 1966, 1967a, b, 1968, 1970) dedicó más de una década a la fotografía y descripción de huevos de mariposas, nocturnas (Heterocera) y diurnas (Rhopalocera). Peterson describió con sumo detalle las técnicas de recolección y preservación, tanto de hembras como de huevos, así como técnicas estandarizadas de micrografía en campo (de 3 a 25 aumentos), para la obtención de los mejores resultados. Las versiones de sus artículos accesibles hoy día, sólo incluyen imágenes en blanco y negro; pero Peterson tomó las fotografías originales en color y éste forma parte usual de sus descripciones. En general, los huevos se perfilan sobre un fondo claro u oscuro uniforme, de modo que puedan apreciarse con la mayor nitidez y detalle posibles. Aunque a veces se incluyen fotografías de huevos sobre la hoja o tallo de su planta huésped, se hace explícito que las fotos fueron tomadas en el laboratorio, a partir de oviposiciones inducidas en hembras vivas capturadas.

En casi todas las fotografías de Peterson, los huevos se muestran en grupo según los hábitos de oviposición de las hembras; estas diferencias etológicas permiten a Peterson hacer distinciones taxonómicas, cuando menos a nivel de familia (Figura 29). Las descripciones verbales del autor son muy breves, a veces de apenas tres líneas por especie, pero certeras y valiosas; pese a las limitaciones de sus téc-

nicas fotográficas, Peterson consiguió distinguir y tipificar algunos rasgos de morfología exocoriónica que devendrán taxonómicamente importantes. Ellos son: 1) hábitos de oviposición (*e.g.* en líneas semi-continuas o muy ceñidos en áreas, en disposición similar a un empaquetamiento hexagonal de círculos); 2) coloración y sus cambios en los huevos, (*e.g.* cambio de color blanquecino a marrón oscuro en especies del género *Acrolophus*, de 6 a 12 horas después de su oviposición); 3) formas generales de los huevos en distintas familias y géneros (*e.g.* esférica, ovalada, en forma ‘de cono’ o ‘de vara’); 4) tipos de retícula exocoriónica (*e.g.* cuadrangular o hexagonal, la segunda a veces con presencia de ‘espinas’ o acículas, en la terminología de Llorente-Bousquets y cols.); 5) presencia, en algunas retículas, de crestas y estrías (‘ejes’ y ‘costillas’, respectivamente, en la terminología de Llorente-Bousquets y cols.), cuya disposición y conteos promedio son suficientemente invariantes entre géneros, e incluso entre especies; lo cual permite utilizarlos para hacer distinciones taxonómicas a esos niveles.

En general, las fotografías de Peterson no son lo bastante informativas a nivel de especie, para satisfacer los estándares actuales de descripción y tipificación requeridos por Llorente-Bosquets y cols. Aun así, su trabajo constituye un antecedente valioso, al ser de los pocos entomólogos del periodo que otorgó importancia taxonómica a la morfología exocoriónica. Las técnicas de micrografía exocoriónica han mejorado mucho desde los trabajos de Peterson; pero no han sido similar y debidamente aprovechadas en taxonomía de Lepidoptera. Las tabulaciones y comparaciones aún son escasas para esos propósitos.

El artículo de Freitas y Oliveira (1992) ‘Biology and behavior of the neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation’ subscribía ya la opinión de que el estudio de estados inmaduros puede resultar útil en taxonomía de mariposas. Los autores utilizaron quirografías esquemáticas y estilizadas sólo para la oruga, junto con fotografías en blanco y negro de orugas, crisálidas y una sola fotografía de un huevo tomada en campo. Su descripción sucinta, similar a las de Van Son, comprende medidas longitudinal y diametral, más la cuantificación de ‘costillas longitudinales’ y ‘costillas transversales’ (sin distinguir si las primeras alcanzan el micrópilo o no). Esta información puede ser útil para estudios ulteriores; pero para los fines del artículo, resulta anecdótica y la imagen que la acompaña lo refleja: Freitas y Oliveira no pretendían usar los huevos para su discusión taxonómica, basada en el estudio etológico y morfológico de orugas y crisálidas. Este patrón de desatención al huevo y su estructura exocoriónica, se repite en otros artículos y libros también acompañados de fotografías diminutas tomadas en campo, poco claras, insuficientemente descritas y sin inferencias taxonómicas obtenidas de esos datos (Shirôzu y Hara 1960, 1962, Folino 1982, Freitas *et al.* 1997, Barbosa *et al.* 2010, Van der Poorten y Van der Poorten 2016). Parece ser que, en lugar de aprovechar las ventajas asequibles mediante el uso de mejores fotografías de huevos, su in-

clusión es solo requisitoria para obtener cierta compleción en la presentación visual de estados inmaduros. Puesto que los huevos no les parecen de mayor interés taxonómico, les basta con fotografiarlos *in situ* y dedicar unas pocas de líneas de texto que comprenden, alternativamente, su forma general, medidas, coloración, hábitos de oviposición y/o tiempos de eclosión (Figuras 30, 31).

Debe advertirse que las fotografías exhiben color fundamentalmente a partir del *yolk* y no siempre de la superficie exocoriónica, que con frecuencia es semitransparente o translúcida. Esto se aprecia en el primer trabajo de Llorente-Bousquets (1984) que incluye morfología ovocítica, en las tres especies del ‘complejo jethys’ en el género *Enantia* (Pieridae: Dismorphiinae) (Flores-Gallardo *et al.* 2021: Figura 1). Con frecuencia, los colores de huevos descritos en la literatura corresponden con cambios de coloración del *yolk* después de la oviposición. La superficie del exocorion *per se*, junto con sus rasgos estructurales de posible valor diagnóstico, sólo se aprecian lo suficiente al teñirlos o con el uso del MEB. Por ello, estas dos técnicas, con sus respectivos microscopios, forman parte central de la propuesta estandarizada de Llorente-Bousquets y cols. para el estudio del exocorion en Papilionoidea (Nieves-Urbe *et al.* 2021).

Imágenes exocoriónicas del MEB. En esta sección se analiza el tercer y último grupo de imágenes exocoriónicas, obtenidas con base en el MEB. Mediante la emisión de un haz de electrones sobre un objeto, previamente preparado y recubierto con una capa fina de material electroconductor (e.g. baño de oro), esta tecnología permite el escaneo de la superficie de un objeto volumétrico en varias escalas; a niveles desde micro hasta nanométrico, cuyas vistas pueden guardarse como archivos de imagen monocromática de alta resolución. Es una tecnología más cara, de acceso y uso más difícil que una cámara fotográfica; pero gracias a su introducción y aplicaciones en biología y otros campos, se cuenta ahora con vistas inéditas del mundo micro y nanoscópico, dotadas de una fidelidad volumétrica y resolución tan altas, que pueden llegar a ser informacionalmente abrumadoras. En su aplicación a los estudios exocoriónicos, las imágenes obtenidas son más detalladas que nunca; pero, por lo mismo, suelen ser incluso más desaprovechadas que las fotografías en estudios taxonómicos. La primera versión comercial disponible de esta tecnología fue el MEB Stereoscan, fabricado por Cambridge Scientific Instrument Company y distribuido por Dupont, en 1965. Aunque la aplicación del MEB al estudio del exocorion parece haber ganado popularidad hasta el siglo XXI, pueden encontrarse ejemplos desde un par de décadas después de la comercialización del instrumento.

E.H. Salked fue quizá de los primeros en aprovechar la tecnología nueva del MEB en estudios exocoriónicos. En su artículo exploratorio ‘The chorionic architecture and shell structure of *Amathes c-nigrum*’ Salked (1973) combinó las técnicas MET (microscopio electrónico de transmisión) y MEB, para ofrecer un estudio detallado del exocorion de la especie. El funcionamiento del MET se basa en hacer pa-

sar un haz de electrones a través de muestras muy delgadas (cortadas con microtomo); el haz electrónico se distorsiona por su interacción con la muestra y la huella resultante produce una imagen en blanco y negro muy detallada, a escalas micro y nanométrica (incluso a resolución atómica). Salked (1973: 6–8, Figs. 13–18) aprovechó esta tecnología (Elmiscope I, de Siemens) para estudiar la estructura interna del corion, al haber punzado el huevo y tomado muestras ultradelgadas de su pared, que recibieron un tratamiento químico especial (Figura 32). Por su principio de funcionamiento, esta tecnología no es apropiada para el escrutinio del exocorion y su ornamentación, irreduciblemente volumétrica; para esta tarea, el autor se sirvió del MEB Stereoscan MKIIA. Los resultados positivos de este artículo exploratorio, condujeron a la publicación, una década después, de un volumen entero del autor dedicado a estudios exocoriónicos a través del MEB (Salked 1984): *A catalogue of the eggs of some Canadian Noctuidae (Lepidoptera)*.

En su artículo exploratorio, Salked (1973) complementa sus imágenes del MEB (Figura 33) con descripciones detalladas; éstas incluyen los siguientes aspectos destacados: i) forma general del huevo (esferoidal) y medidas largo-ancho, en milímetros; ii) conteo de ‘costillas verticales’ (*vertical ribs*) o ‘crestas’ (*ridges*) y la distinción entre si alcanzan o no la cúspide (*i.e.* ejes largos y cortos, *sensu* Llorente-Bousquets y cols.); iii) presencia de aerópilos en intersecciones de costillas verticales y transversales (*cross-ribs*, *i.e.* ‘costillas’ *sensu* Llorente-Bousquets y cols.); iv) anatomización detallada del área micropilar, que distingue subregiones como la roseta (*rosette*), formada por pétalos (*petals*) o celdas (*cells*), que pueden ser primarias (‘pétalos’ de la ‘roseta’ *sensu stricto*, Döring 1955 y Llorente-Bousquets y cols.) o secundarias (‘hojas’ de la ‘guirnalda’ *sensu* Döring 1955 y Llorente-Bousquets y cols.). El volumen posterior de Salked (1984) expande aún más sus descripciones, como parte de su estudio comparativo de 124 especies pertenecientes a 14 familias de Noctuidae, ilustradas en 124 láminas (Figura 34); entre otros aspectos, se incluyen distinciones entre tipos de ejes (*e.g.* en *zig-zag*), formas de pétalos (*e.g. polygonal*), texturas (*e.g. pebbled*), coloración del huevo y hábitos de oviposición (no obtenidos mediante el MEB). De manera global, su trabajo posee gran calidad descriptiva; lo cual posteriormente cayó en desuso en artículos de exploración exocoriónica a través del MEB.

Otro ejemplo destacable de exploración del exocorion, a través del MEB, es el artículo de Zekiye Suludere (1988): ‘Studies on the external morphology of the eggs of some *Argynninae* species (Satyridae [sic]: Lepidoptera)’. En su breve introducción, la autora reconoce los avances recientes en el estudio de la estructura fina (*fine structure*, *i.e.* ‘ultraestructura’ *sensu* Llorente-Bousquets y cols.) del cascarón ovocítico (*eggshell*) en especies de Lepidoptera, posibilitados por la incorporación del MEB. Su artículo, afirma, constituye parte de un programa de investigación morfológica más profunda, en huevos de grupos aún no estudiados. Suludere describe y aporta imágenes por MEB de

seis especies de seis géneros de Argynniini (Nymphalidae: Heliconiinae), obtenidas de una muestra de 30 huevos por cada especie. Al haber tomado exocoriones de una sola especie por género, sus resultados no parecen permitir hacer comparaciones intragenéricas, ni con ello detectar invarianza o variación intragenérica. Sin embargo, de manera ortogonal al *ranking* de los grupos bajo estudio, sus observaciones permiten hacer comparaciones interespecíficas entre caracteres y posibles estados de un mismo carácter; lo cual, constituyen una base metodológica del análisis filogenético, *i.e.* la búsqueda de sinapomorfias.

Aspectos importantes de las descripciones de *Suludere* incluyen: i) terminología especializada, conteos, medidas y proporciones de formas, caracteres, texturas, regiones y subregiones exocoriónicas diversas (*e.g. hemispherical / subcylindrical / cone-like / polygonal shapes, mycropylar pits, longitudinal ridges, crossribs, central pit, rosette, concentric rings, secondary / ternary / cuaternary cells, plastonopores, wrinkled surface*); ii) distinción incipiente entre ejes cortos y largos, sin distinguir patrones de simetría radial, bilateral u otra entre los mismos; iii) terminología adicional que matiza o gradualiza esas unidades morfológicas (*e.g. relatively short, heavy-walled, heavily ridged, sizes [that] vary from... to...*), lo que avanza hacia la reconceptualización de caracteres distintos, como estados de un mismo carácter; iv) en particular, distinción entre retículas poligonales y rectangulares, así como de ejes zigzagantes (*zig-zag shaped*), aunque sin inferir una relación morfo-genética entre ambos, como harán posteriormente Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Urbe *et al.* 2016b: 720, 726).

En la sección de discusión del artículo, la autora ofrece múltiples ejemplos del valor diagnóstico y taxonómico de sus resultados; aunque se aprecia la falta de tabulaciones y otras estrategias de presentación, que mejoren la ergonomía (*sensu* Barceló 2016, Flores-Gallardo *et al.* 2022: 230, 237) de los mismos. En particular, dada la complejidad de las estructuras y caracteres tipificados, así como la calidad reducida de las imágenes del MEB en la versión digital que se conserva, posiblemente escaneada de fotocopias (Figura 35), se resiente la carencia de esquemas letrados que clarifiquen, sintetizen y faciliten la comunicación y valoración de sus avances en morfología exocoriónica, aplicada a sistemática de Papilionoidea.

Los trabajos de Eitschberger y Ströhle (1990) y Back (1990) también contienen fotografías del exocorion de *Pierinae* con el MEB (género *Pieris* y ‘complejo ausonia’ de *Euchloe*); aunque en ambos casos carecen de uniformidad en las tomas que presentan. No obstante, Back (1990) reconoce la importancia de los estudios del corion para ayudar en el diagnóstico de especies dentro de un mismo complejo, ya que sus descripciones —aunque breves— tienen cierto nivel de detalle (*e.g.*, denomina como ‘arcos’ parte de las estructuras micropilares, perimicropilares y del aracnoide *sensu* Döring 1955). No se profundiza más en estos aspectos por la extensión de este artículo.

En su artículo ‘Immature stages of the Neotropical

cracker butterfly, *Hamadryas epinome*’ Leite *et al.* (2012a) lamentan la escasa disponibilidad en la literatura de información taxonómica relevante sobre estados inmaduros; adjudican parte del problema a que, tanto las ilustraciones como descripciones disponibles, suelen ser antiguas, escasas, superficiales e incompletas (Leite *et al.* 2012a: 6). Luego de hacer esta diagnosis del problema, que aquí se considera correcta, los autores ofrecen con su trabajo un ejemplo de uso complementario de esquemas quirográficos, fotografías tomadas en campo e imágenes del MEB (Figuras 36, 37).

El avance en el apartado visual posibilitado por el MEB, por sí solo, es encomiable; pero los estudios exocoriónicos en que se aplica, suelen omitir información en la sección textual, al carecer de un correlato teórico y conceptual correspondiente con el tipo y calidad de imágenes de que disponen. La descripción del exocorion ofrecida aventaja a las imágenes del grupo fotográfico en sentido cualitativo, pero no siempre cuantitativo; la forma se describe con más precisión y se hacen afirmaciones taxonómicas, pero no se ofrecen medidas ni se tipifican, relacionan o cuantifican subestructuras. La imagen de MEB incluida es además demasiado pequeña como para permitir a otros usuarios extraer o inferir esa información ausente en el texto. En artículos posteriores del mismo equipo de trabajo y otros (Leite 2013, Leite *et al.* 2014, Dias *et al.* 2012, 2014), las imágenes de MEB incluidas son mejores y se presentan en un formato que ocupa páginas completas (Figuras 37, 38), lo que demerita la descripción, pues sus descripciones ovocíticas son escuetas, esto es sólo un par de líneas de texto; así, se vuelven vulnerables a su propia crítica, sobre la ausencia de descripciones detalladas en la literatura.

También pueden encontrarse ejemplos de equipos de trabajo que estudian el exocorion a través del MEB con resultados más balanceados. Trabajos como los de Downey y Allyn (1980, 1981, 1984), que complementan excelentes imágenes del MEB con descripciones detalladas y terminología especializada (Figura 39). Estudios como los de Dolinskaya y Geryak (2010) y Dolinskaya (2019), incluyen imágenes del MEB de excelente calidad, junto con extensas descripciones y tabulaciones; las cuales comprenden: forma y color del huevo; forma de los agujeros que ocurren en el corion durante la eclosión larval; morfología exocoriónica y patrones reticulares con terminología especializada; plantas de alimentación y distribución geográfica (Figura 40). Autores como estos, defienden la utilidad del exocorion como sistema de caracteres en sistemática filogenética de Lepidoptera; diversos estados de caracteres exocoriónicos son propuestos como posiblemente apomórficos o plesiomórficos, en la discusión de relaciones filogenéticas entre grupos hermanos.

Llorente-Bousquets y cols. tuvieron acceso al MEB sólo hasta una fase relativamente reciente (aprox. ocho años). Pero incluso antes de producir sus propias imágenes técnicas de este tipo, reutilizaron algunas disponibles en la literatura; con ayuda de las cuales produjeron quirografías a lá-

piz de estilo coherente con sus estándares de representación en cada momento (Nieves-Urbe *et al.* 2015). Describieron profusamente las imágenes obtenidas, e incluyeron en esquemas letrados las estructuras tipificadas (Figura 41). Esto último les ha permitido hacer propuestas de ordenamiento secuencial de formas en dichas estructuras, relacionadas entre sí por grados de similitud y proximidad en su configuración. Lo cual, conforme una argumentación que justifique su polarización en uno u otro sentido, les ha permitido hipotetizar posibles secuencias de transformación evolutiva entre las mismas (Nieves-Urbe *et al.* 2016a, 2020, 2021). En principio, la polarización se basa en tendencias de complejización o simplificación geométrica, manifiestas en la diferenciación, adquisición o pérdida secundaria de caracteres, como emergencias morfológicas. Lo más importante a destacar aquí, es que este ejercicio de descripción exhaustiva y tipificación de estructuras reconocibles en las imágenes, entendidas como recurso inferencial de ordenamiento y clasificación, ha sido clave para hacer transitar su propuesta desde la taxonomía morfológica (descriptiva) a una filogenética (interpretativa). Esto ocurre cuando tendencias de formas se interpretan como posible evidencia empírica de transformaciones entre caracteres, a su vez indicativas de posibles relaciones filogenéticas entre especies y taxones supraespecíficos (Flores-Gallardo *et al.* 2022).

DISCUSIÓN

Sobre fotografías exocoriónicas. En la mayoría de los ejemplos incluidos, las fotografías exocoriónicas posibilitan descripciones y análisis comparativos entre especies y otros taxones supraespecíficos. Sin embargo, los huevos son soslayados en general por los autores de línea fotográfica de manera casi sintomática, *i.e.* el uso y presentación inalterada de fotografías de huevos, dotadas de creciente calidad, con frecuencia parece eximir a sus usuarios del tipo de análisis cuidadoso y conceptualización (proceso cognitivo) que a menudo antes requería su quirografado. En principio, han obtenido imágenes más ‘objetivas’, en el sentido de intervención mínima de la subjetividad del usuario en su producción (Flores-Gallardo *et al.* 2022: 22–223); además, se han apartado de tener que reconstruir pictóricamente sus observaciones, mediante un esfuerzo sostenido de atención focalizada. Pero, con ello, se han privado de posibles resultados taxonómicos relevantes, posibilitados por el trabajo de escrutinio y reconstrucción visual, con descripción verbal suficiente y detallada del fenómeno observado, que supone la elaboración de quirografías.

El problema anterior también se refleja en la terminología morfológica utilizada. La disponibilidad de imágenes microscópicas más detalladas, debería haber propiciado el reconocimiento, tipificación y bautismo de un número mayor de estructuras y subestructuras exocoriónicas. Sin embargo, hasta los trabajos de Llorente-Bousquets y cols., la terminología permaneció casi incólume y en aspectos graves; *e.g.* al sinonimizar como ‘costillas’ (*ribs*) múltiples estructuras de orígenes y funciones diversos. Esta aparente

sinonimia de estructuras distintas, enmascara diferencias morfo-fisiológicas y morfogenéticas que pueden resultar relevantes para la propuesta de hipótesis filogenéticas.

Es importante notar que toda vez que autores del grupo fotográfico dotan de importancia taxonómica a rasgos presentes en otros semaforontes (*e.g.* segmentos abdominales de orugas, o venación alar en imagos), recurren a esquemas quirográficos para lograr una comunicación más clara de sus resultados. Con esto, no se pretende defender la superioridad comunicacional inherente de las quirografías frente a las fotografías; sólo hacer notar que las fotografías de huevos han permanecido desaprovechadas en estudios morfológicos y taxonómicos de Lepidoptera. El objetivo final del presente artículo no es entronizar tal o cual sistema de caracteres, técnica o estilo de representación, sino proponer un ejemplo de uso colaborativo y armonioso entre los mismos, además de plantear mayor rigor en lo conceptual. Las quirografías de Llorente-Bousquets y cols., de hecho, se elaboran a partir de series de fotografías obtenidas con microscopio estereoscópico y con el MEB. Se basan, también, en imágenes algorítmicas; pero éstas, mediante una reelaboración quirográfica *sui generis*, surcan un largo proceso de selección, análisis, corrección, interpretación y **conceptualización**, que les dota de utilidad particular en sistemática de Lepidoptera.

Sobre imágenes exocoriónicas obtenidas por MEB.

Como se dijo ya, el avance en el apartado visual posibilitado por el MEB, por sí solo, es encomiable; pero los estudios exocoriónicos en que se incluye muestran una tendencia histórica hacia la subparidad verbal, al carecer de un correlato teórico y conceptual correspondiente con la calidad de imágenes disponibles. Sin embargo, hay también grupos de investigación que ejemplifican mejor un posible auge de estudios filogenéticos de Lepidoptera, basados en caracteres exocoriónicos levantados gracias al MEB; *e.g.* Dolinskaya y Geryak (2010) y Dolinskaya (2019). Trabajos como el de Salik *et al.* (2015) ofrecen un excelente balance entre medios pictóricos, al incluir fotografías de campo y bajo microscopio óptico, imágenes del MEB y esquemas del ciclo de vida completo de los ejemplares, que incluye huevos, orugas, crisálidas e imagos de ambos sexos. Sin embargo, aún son superficiales en la descripción verbal, tipificación, conteo y tabulación de rasgos exocoriónicos diagnósticos (Figura 42). En estos y otros trabajos, basados en fotografía y observaciones bajo el MEB y enfocados en el exocorion como sistema de caracteres útil en sistemática filogenética (Thomson 1992, García-Barros y Martín 1995, Dell’Erba *et al.* 2005, Srivastava *et al.* 2011, Hernández-Roldán *et al.* 2012, Giannopoulos *et al.* 2013, Munguira *et al.* 2015, Srivastava y Kumar 2016), parece haber un problema global de desequilibrio relativo en los medios de exposición. En estos casos, el problema restante parece ser la carencia relativa de esquemas, glosarios ilustrados u otras representaciones ‘puente’, como vínculos e intermediarios conceptuales entre las imágenes y su correlato verbal.

El levantamiento de un sistema de caracteres, a partir

del estudio de rasgos exocoriónicos, requiere de una mirada atenta, selectiva y provista de juicio entrenado (*sensu* Daston y Galison 2007, Flores-Gallardo *et al.* 2022: 233). La cual ofrezca criterios de discernimiento de lo relevante, ante el desbordamiento informacional que suponen las imágenes del MEB y su estudio. Dicho de otro modo, estas representaciones exocoriónicas pueden ser epistémicamente eficientes, en función del objeto representado, pero ergonómicamente problemáticas, en función de las necesidades y limitaciones cognitivas del público objetivo (Barceló 2016).

El modelo D&G+ en la historia y procesos de construcción de imágenes entomológicas: Modo Objetivo-Natural (MON) y Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (PCDTR). En la primera sección del presente artículo, se ofreció un esbozo histórico de la representación exocoriónica prelinneana, a través de autores y obras selectas relevantes. En esta sección se retoman los puntos más destacados de dicha revisión histórica, para ser discutidos a través del modelo ‘Daston y Galison Extendido’ (D&G+) de virtudes epistémicas (Flores-Gallardo *et al.* 2022), así como en comparación con el proceso elucidado de construcción de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols. (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022). El objetivo principal de esta analogía es visibilizar la existencia de relaciones lógicas adicionales entre virtudes epistémicas, desde una perspectiva histórica y procesual, así como proponer un principio axiológico general en la representación de imágenes científicas. Para la comprensión del argumento siguiente, basta con recordar la existencia de tres grupos de virtudes epistémicas, distribuidas *grosso modo*, a través de un ‘parecido de familia’ wittgensteiniano, en los tres estilos principales de representación exocoriónica: i) Objetividad Mecánica (*Mechanical Objectivity*, MO), presente en fotomicrografías e imágenes del MEB; ii) Juicio Entrenado (*Trained Judgement*, TJ), presente en quirografías descriptivo-realistas, realizadas a partir del retoque de imágenes tipo (i); iii) Fidelidad con la Naturaleza (*Truth to Nature*, TtN), presente en esquemas letrados, realizados a partir de imágenes tipo (i) y (ii).

Los aspectos más relevantes del estudio histórico incluido comprenden:

- 1) Importancia de las imágenes y sus estilos asociados, basados en la ‘lógica de ejemplares’, para la construcción del concepto científico de ‘naturaleza’; en particular, para la transformación de material biológico en ‘objetos’ de estudio entomológico.
- 2) La técnica de ‘copiado y pegado de ejemplares virtuales’, para la conformación de una ‘colección virtual’, *i.e.* pictórica, con las funciones adicionales de: i) enmendar material deficiente; ii) conjuntar vistas, estadios y demás enfoques distintos de algún objeto o clase de objetos, en una sola representación sinóptica; iii) ordenar secuencialmente caracteres por similitud; los cuales, con una polarización adecuada, pueden devenir estados de un mismo carácter; *i.e.* la transformación

pictórico-conceptual de patrones en fases de un mismo proceso hipotético.

- 3) El aparente conflicto retórico y epistemológico, entre presentar imágenes como si fuesen los objetos tal como se ven a través de dispositivos mecánicos, *i.e.* como imágenes MO, cuando son el producto *de facto* de procesos complejos de selección, síntesis y abstracción, orientados a representar la tipicidad morfológica, *i.e.* imágenes TtN.
- 4) La revelación, a través de dicho enfoque procesual, de la intervención de múltiples agentes; quienes, de manera colaborativa, realizan trabajos diferentes en la producción de una imagen científica.

A continuación, se discute cada uno de los puntos en orden.

Sobre el punto (1). El presente artículo, junto con sus predecesores (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022) han evidenciado el rol activo, no solo subsidiario o ‘ilustrativo’, que cumple la producción de imágenes exocoriónicas en la investigación científica en que se sitúan. La reconstrucción conceptual del exocorion, como objeto de estudio entomológico y taxonómico, transita histórica y procesualmente por todas las virtudes epistémicas del modelo D&G+; en particular la ‘lógica de ejemplares’, que dota de ‘objetualidad’ a sus referentes, requiere el tamiz de alguna virtud epistémica para devenir una imagen científica. Más aún, estas virtudes pueden cumplirse de manera sucesiva, lo que dota de científicidad al proceso conjunto en sentidos diferentes, *e.g.* i) la producción por medios automatizados para obtener imágenes MO; ii) la intervención o retoque de las mismas para obtener imágenes TJ; iii) su transformación progresiva en conceptos teóricos regulativos, para obtener imágenes TtN. En particular, cuando la naturalidad perseguida se basa en alguna versión de esencialismo (debilitado o no), como lo hace la tipicidad homológica necesaria durante el levantamiento de un sistema de caracteres morfológicos, entonces la virtud imperante del proceso conjunto es TtN. Esto se corrobora especialmente bien con el ejemplo histórico de Scudder (1889), cuyas imágenes exocoriónicas mantienen vigencia suficiente, gracias al estilo cuasi-esquemático en que las elaboró y como contrapunto armonioso de sus descripciones exhaustivas.

Sobre el punto (2). El presente ensayo ha evidenciado el cumplimiento de las funciones (i)–(iii) en el caso de las imágenes exocoriónicas, tanto a través de la historia como a lo largo de su procesos de elaboración. La imagen exocoriónica no es un émulo inferior de ejemplares concretos, sino una herramienta epistémica que posibilita y enriquece su estudio sistemático y científico. En particular, los esquemas letrados secuenciales, científicos en sentido TtNG (‘Fidelidad con la Naturaleza Goetheana’ *sensu* Flores-Gallardo *et al.* 2022: 235) cumplen la función (iii) a través de su interpretación dentro del marco teórico, abductivo y explicativo, de la sistemática filogenética hennigiana. Como se dijo antes (Flores-Gallardo *et al.* 2022: 227, 237), al día de hoy, tales esquemas constituyen la principal aportación

sui generis de Llorente-Bousquets y cols. en la representación pictórica del exocorion, como sistema de caracteres útil en sistemática filogenética de Papilionoidea. El valor de esquemas secuenciales de caracteres, así entendidos, parece extendible a cualquier otro caso de investigación filogenética *sensu* Hennig; en particular, para estudios de sistemática filogenética entomológica, basados en la holomorfoloía de especies; *i.e.* en sistemas de caracteres morfológicos propios de todos sus semaforontes.

Pese a parecerlo, el tema de la metamorfosis no es fisiológico, sino principalmente morfológico *sensu* Goethe, quien definió a la morfología (*Morphologie*) como la teoría de las formas (*Gestalt*), su formación (*Bildung*) y reglas de transformación (*Umbildung*) mutua (Steigerwald 2002: 295); *i.e.* desde un enfoque holista y procesual. Por ello, las imágenes que representan procesos metamórficos son científicas por Fidelidad con la Naturaleza Goetheana (TtNG); incluso en un mismo semaforonte (en este caso: imago hembra con huevos maduros en sus ovariolas), los procesos de transformación de caracteres exocoriónicos no forman parte de estudios fisiológicos de desarrollo, sino de leyes de cambios de forma. Dicho de otro modo, los diagramas secuenciales de estados de caracteres exocoriónicos no ilustran un proceso ontogenético, sino un proceso morfogenético, científico por TtNG. Esta concepción morfogenética del exocorion, puede entenderse como lo que Gould y Lewontin (1979), basados en ideas de D'Arcy Thompson (1942) sobre alometría biológica, llamaron 'restricciones arquitectónicas' (*architectural constraints*) sobre formas orgánicas. Las cuales pueden —o no— fijarse por un proceso de selección natural, pero cuya aparición inicial no es reducible a ni explicable desde un enfoque panadaptacionista, que atomice y separe distintos sistemas de caracteres de un mismo organismo. Como alternativa, Gould y Lewontin (1979: 14, 15) propusieron la revaloración de una concepción holista de los organismos, inspirada en una versión debilitada del *Baupläne* germánico original, como principio morfogenético. El *Baupläne*, a través de autores como Gegenbaur (1878), guió el paso de la morfología idealista hacia su reconcepción e interpretación, no sólo ontogenética, sino filogenética. Desde un marco teórico hennigiano, las secuencias de estados de caracteres exocoriónicos, reconceptualizadas como fases de un proceso morfogenético extendido a lo largo de la evolución, posibilita su eventual polarización, el hallazgo de estados apomórficos de caracteres y de posibles sinapomorfias entre especies. De este modo, toda vez que no haya razones para suponer la existencia de homoplasia en el conjunto completo de caracteres (en atención al *Requisito de Evidencia Total* o RET *sensu* Fitzhugh 2006), se justifica la abducción de hipótesis filogenéticas a través de la aplicación maximal de la *Teoría de Descendencia con Modificación*, *i.e.* el hallazgo de relaciones de grupos hermanos, por ancestría común exclusiva, que fundamenta la clasificación natural de especies en grupos monofiléticos.

Sobre el punto (3). Como se mencionó en la sección

dedicada a *Micrographia*, Hooke defendió la cientificidad de sus imágenes en términos de su correspondencia exacta con observaciones concretas bajo el microscopio, *i.e.* a través de algo que podría interpretarse como proto-objetividad quirográfica, o mejor, como MO prefotográfica. Sin embargo, el estudio histórico de Neri (2011: 105, 106, 112) pone en evidencia que dichas imágenes son producto de procesos complejos, en los que múltiples ejemplares fueron seleccionados, posicionados, intervenidos, recombinados y enmendados, de maneras orientadas hacia la construcción de representaciones quirográficas sintéticas, provistas de tipicidad, relevancia teórica e incluso de valor estético; lo cual, en conjunto, las revela como imágenes TtN. Este conflicto retórico y epistemológico es patente e ineludible; TtN y MO son virtudes contrarias: una sola imagen no puede cumplir ambas a la vez (aunque puede incumplir ambas, *i.e.* no son subcontrarias ni contradictorias, sólo contrarias). O bien, desde un enfoque gradualista, más coherente con la práctica, TtN y MO se ubican en los límites de un continuo axiológico, de modo que una misma imagen no puede favorecer una virtud a costa de la otra. Entonces, las imágenes de Hooke, ¿son TtN falsamente presentada como MO? ¿Son, en ese sentido, un engaño retórico o epistemológico? La respuesta del presente ensayo es: no, y entender por qué no lo son revela relaciones lógicas adicionales entre TtN y MO, desde una perspectiva procesual. La clave de la solución está en enfatizar que una misma imagen no puede cumplir dichas virtudes *a la vez*; pero ello no impide que éstas puedan articularse, de manera armoniosa y colaborativa, en una serie de imágenes producidas en sucesión. Como muestra el proceso de elaboración de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., una imagen TtN puede basarse en imágenes MO; llámese a esta secuencia procesual *Modo Objetivo-Natural*, abreviado del modo siguiente:

MON = Modo Objetivo-Natural (producción de imágenes TtN a partir de imágenes MO).

En principio, TtN y MO son independientes en 'sentido lógico'. Una buena imagen TtN puede alcanzarse por observación directa, sin recurso a imágenes MO (como ocurrió durante toda la era prefotográfica), *i.e.* cumplir TtN no implica cumplir MO: $\neg (TtN \rightarrow MO)$. Por su parte, una buena imagen MO puede y suele serlo sin recurso a imágenes TtN, *i.e.* cumplir MO tampoco implica cumplir TtN: $\neg (MO \rightarrow TtN)$. Lo cierto es que, una vez distribuido el trabajo epistémico según el Modo Objetivo-Natural (MON), la confianza epistémica de las imágenes TtN queda condicionada a la de las imágenes MO. En el caso del trabajo de Llorente-Bousquets y cols., imágenes problemáticas obtenidas del microscopio estereoscópico o del MEB (imágenes MO) pueden heredar sus problemas a subsecuentes quirografías descriptivo-realistas (imágenes TJ) y esquemas letrados (imágenes TtN). Posibles problemas de imágenes MO abordados en este estudio incluyen: i) presencia de suciedad excesiva; ii) roturas u otros accidentes durante su preparación; iii) iluminación deficiente al tomar fotos; artefactos o aberraciones en imágenes digitales, producto de limitaciones del

software utilizado; iv) interpretaciones desafortunadas de buenas imágenes MO. En resumen, desde el enfoque secuencial y colaborativo de MON, sí se cumple que TtN → MO; a saber, desde MON, obtener buenas imágenes MO es necesario, más no suficiente, para obtener subsecuentes buenas imágenes TtN. Buenas imágenes algorítmicas aún pueden dar lugar a malos esquemas; pero parece imposible obtener buenos esquemas basados en malas imágenes algorítmicas.

De manera similar, las quirografías de Hooke, si bien son imágenes TtN, fueron elaboradas a partir de observaciones bajo el microscopio; cuyo uso, Hooke debía defender, retórica y epistemológicamente, en términos de algo similar a una MO prefotográfica, para promover la confianza epistémica en el dispositivo. Snyder (2015: 5–7) explica este fenómeno a través de un paralelismo entre el telescopio y el microscopio, como herramientas epistémicas emergentes, durante los siglos XVI y XVII. Los defensores de estos dispositivos debían probar que su uso, pese a involucrar lentes de aumento, no introducía artificios de imagen (como lo haría un espejo deformante), sino que solo potencializaban las capacidades del ojo humano. Parte de este proceso de validación epistémica, consistió en el desarrollo posterior de tratados científicos de óptica, que demostraran la fiabilidad del uso de lentes en la observación directa y exacta de fenómenos concretos. La retórica de Hooke debe entenderse dentro de este marco epistemológico, en tanto defensa del microscopio como proveedor de Objetividad Mecánica (MO), necesaria para la producción de quirografías poseedoras de Fidelidad con la Naturaleza (TtN), según el Modo Objetivo-Natural (MON).

Sobre el punto (4). El presente estudio, en conjunto, ha enfatizado la necesidad histórica y procesual de un trabajo colaborativo, tanto entre agentes involucrados, como entre estilos y virtudes epistémicas asociadas, para la construcción de imágenes y conocimiento entomológico, *i.e.* para la representación y estudio científico de insectos o sus partes y/o semaforontes. Sin embargo, dada la cobertura conceptual general del modelo D&G+ y de MON, este resultado puede extenderse a otros casos de imágenes científicas, no sólo exocoriónicas o entomológicas. La clave está en la principal meta-virtud del modelo y modo propuestos: una distribución lógica y procesualmente armoniosa del trabajo, tanto físico como conceptual, entre los distintos agentes involucrados. Llámese a esto el *Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional*, abreviado como sigue:

PCDTR = Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (cumplimiento armonioso de D&G+ y de MON).

En conclusión, se propone a PCDTR como metacriterio axiológico general, para el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas.

CONCLUSIONES

En el presente artículo, tercero de una serie dedicada a la metodología y epistemología de una línea de investigación morfológica en curso, por parte de Llorente-Bousquets y cols., se ofreció una revisión histórica y contemporánea de la representación científica del exocorion de Lepidoptera, en su conceptualización creciente como sistema de caracteres morfológicos. Dicho estudio se estructuró con base en la existencia de tres estilos principales de representación exocoriónica en la literatura científica de Lepidoptera (Flores-Gallardo *et al.* 2022), descritos según el orden histórico de aparición de sus tecnologías de producción asociadas: quirografías, fotografías e imágenes obtenidas a través del microscopio electrónico de barrido (MEB). De manera global, se evidenció la existencia de interés científico por el exocorion de Lepidoptera desde los inicios de la microscopía aplicada a la entomología (siglos XVII y XVIII); e incluso antes, como parte de los estudios sobre la metamorfosis de insectos holometábolos en tiempos prelinneanos. Se mostró cómo la introducción de tecnologías y dispositivos novedosos, potenciadores de capacidades observacionales y representacionales, siempre ha llevado a estudios morfológicos exocoriónicos cada vez más profundos en escalas y detalles en el inventario y sistematización de tales caracteres. Sin embargo, mediante casos singulares de años más recientes, se evidenció un problema generalizado sobre el desequilibrio relativo en sus medios de exposición; en particular, se advirtió la ausencia de puentes representacionales adecuados (*e.g.* esquemas letrados, glosarios y tabulaciones) como vínculos e intermediarios conceptuales entre contenidos pictóricos y textuales. Se recalcó cómo, en numerosas ocasiones, los rasgos exocoriónicos visibles en representaciones cada vez más detalladas, no consiguen devenir en caracteres diagnósticos a falta de una conceptualización adecuada, tanto pictórica como verbal; además del muestreo aún escaso de muchos taxones. En general, se requiere de más y mejores estándares para que las comparaciones sean efectivas en su tratamiento taxonómico. Finalmente, a través de una analogía histórico-metodológica y un modelo epistemológico revisado (D&G+, MON), se propuso un criterio general para el éxito representacional de imágenes exocoriónicas, entomológicas y científicas. Esto debe entenderse como el producto de un estudio de caso (representación del exocorion como sistema de caracteres), cuyo valor en filosofía general de la ciencia requiere ser contrastado.

AGRADECIMIENTOS

El financiamiento del trabajo de gabinete referido en esta investigación fue otorgado por los proyectos DGA-PAUNAM-PAPIIT (IN202415, 212418 y 220521), CONACyT 224347, CONACyT 284966, CONACyT-UCMEXUS (CN-13-591), y PAPIME (PE202820). La Facultad de Ciencias, UNAM, en su Departamento de Biología Evolutiva, nos ha apoyado durante todos estos años con instalaciones y tiempo académico para estas investigaciones entomológi-

cas. SNU agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas por las facilidades durante la realización de este estudio durante sus estudios a nivel de doctorado. AFG agradece la Beca Nacional CONACyT (CVU 783477), para sus estudios de Doctorado en el Posgrado en Filosofía de la Ciencia de la UNAM, así como a Mario Casanueva y Axel Barceló, por sus sugerencias y recomendaciones en la elaboración del artículo. Los autores dedicamos este artículo al Dr. Mario Favila, estimado colega y amigo desde hace varias décadas, quien ha sostenido una carrera continua y prolongada como entomólogo. Las imágenes son para fines de estudios, su inclusión es responsabilidad de los autores.

LITERATURA CITADA

- Aldrovandi, U. 1602. *Historia Natura -lemin patria olim profitentis. De animalibus insectis Libri Septem, cum singulorum iconibus ad vivum expressis*. Apud Ioan Bapt. Bellagambam, Italy, Bologna.
- Back, W. 1990. Taxonomische untersuchungen innerhalb der antengruppe um *Euchloe ausonia* (Hübner, 1804) (Lepidoptera, Pieridae). *Atalanta*, 21(3/4): 187–206.
- Barbosa, E., L. Kaminski, and A. Freitas. 2010. Immature stages of the butterfly *Diaethria clymena janeira* (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Zoologia*, 27(5): 696–702.
<https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000500005>
- Barceló A. 2016. Las imágenes como herramientas epistémicas. *Scientia Studia*, 14(1): 45–63.
- Brower, A.V.Z. 2000. Phylogenetic relationships among the Nymphalidae (Lepidoptera) inferred from partial sequences of the wingless gene. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267(B): 1201–1211.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1129>
- Chapman, T.A. 1896a. The characters of the egg of Lepidoptera, as affording a basis for classification. *The Entomologist's Record and Journal of Variation*, 8(12): 287–289.
- Chapman, T.A. 1896b. XV. On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint. *Transactions of the Entomological Society of London*, (44): 567–587.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1896.tb00969.x>
- Clark, F.N. 1900. Photographing the eggs of Lepidoptera (with plate). *The Entomologist's Record and Journal of Variation*, 12(11): 280–282.
- Dell'Erba, R., L.A. Kaminski, and G.R.P. Moreira. 2005. O estágio de ovo dos Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 95(1): 29–46.
<https://doi.org/10.1590/S0073-47212005000100006>
- Daston, L. and P. Galison. 2007. *Objectivity*. Zone books, USA, New York.
- Dias, F., E. Carneiro, M. Casagrande, and O. Mielke. 2012. Biology and external morphology of immature stages of the butterfly, *Diaethria candrena*. *Journal of Insect Science*, 12(9): 1–11.
<https://doi.org/10.1673/031.012.0901>
- Dias, F., M. Casagrande, and O. Mielke. 2014. Biology and external morphology of the immature stages of the butterfly *Callicore pygas eucale*, with comments on the taxonomy of the genus *Callicore* (Nymphalidae: Biblidinae). *Journal of Insect Science*, 14(91): 1–18.
<https://doi.org/10.1673/031.014.91>
- Dolinskaya, I.V. and Y.N. Geryak. 2010. The chorionic sculpture of the eggs of some Noctuidae (Lepidoptera, Noctuidae) from Ukraine. *Vestnik zoologii*, 44(5): 421–432.
<https://doi.org/10.2478/v10058-010-0028-4>
- Dolinskaya, I.V. 2019. The use of egg characters for the classification of Notodontidae (Lepidoptera), with keys to the common Palearctic genera and species. *Zootaxa*, 4604(2): 201–241.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4604.2.1>
- Döring, E. 1955. *Zur Morphologie der Schmetterlingseier*. Akademie Verlag, Germany, Berlin.
- Downey, J.C. and A. C. Allyn. 1980. Eggs of Riodinidae. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 34(2): 133–145.
- Downey, J.C. and A.C. Allyn. 1981. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part I. *Bulletin of the Allyn Museum*, (61): 1–29.
- Downey, J.C., and A.C. Allyn. 1984. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part II. *Bulletin of the Allyn Museum*, (84): 1–43.
- Ehrlich, P. and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18(4): 515–713.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1964.tb01674.x>
- Eitschberger, U. and M. Ströhle, 1990. Zehnte Ergänzung zu “Systematische Untersuchungen am *Pieris-napi-bryoniae* Komplex (s.l.)”. Aufzucht und Beschreibung der Praimaginalstadien von *Pieris bryoniae adalwinda* Fruhstorfer, 1909 und der Phaenotyp der Imagines (Lepidoptera, Pieridae). *Atalanta*, (21): 239–252.
- Fitzhugh, K. 2006. The abduction of phylogenetic hypotheses. *Zootaxa*, (1145): 1–110.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1145.1.1>
- Flores-Gallardo, A., S. Nieves-Urbe y J. Llorente-Bousquets. 2021. Caracteres exocoriónicos en sistemática de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera): importancia de las técnicas de producción de imágenes. *Dugesiana*, 28(2): 147–173.
<https://doi.org/10.32870/dugesiana.v28i2.7162>
- Flores-Gallardo, A., J. Llorente-Bousquets y S. Nieves-Urbe. 2022. Estilos y virtudes epistémicas en la representación esquemática de un sistema de caracteres: un ensayo sobre el exocorion de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). *Dugesiana*, 29(2): 225–243.
<https://doi.org/10.32870/dugesiana.v29i2.7265>
- Freitas A., and P. Oliveira. 1992. Biology and behavior of the Neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with special reference to larval defense against ant predation. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 31(1-2): 1–11.

- Freitas, A., K. Brown, and D. Otero. 1997. Juvenile Stages of *Cybdelis*, a key genus uniting the diverse branches of the Eurytelinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera*, 8(1): 29–34.
- Freitas, A., and K. Brown, 2008. Immature Stages of *Vila emilia* (Lepidoptera: Nymphalidae, Biblidinae). *Tropical Lepidoptera Research*, 18(2): 74–77.
- Folino, E. 1982. *The Butterflies of Scandinavia in Nature*. Skandinavisk Bogforlag, Denmark, Odense.
- García-Barros, E. and J. Martín. 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. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb02324.x>
- Gegenbaur, C. 1878. *Elements of Comparative Anatomy*. MacMillan and Company, England, London.
- Giannopoulos, N.G., I. Michalopoulos, N.C. Papandreou, A. Malatras, V.A. Iconomidou, and S.J. Hamodrakas. 2013. LepChorionDB, a database of Lepidopteran chorion proteins and a set of tools useful for the identification of chorion proteins in Lepidopteran proteomes. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(2), 189–196. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2012.12.001>
- Gould, S., and R.C. Lewontin. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205(1161): 581–598. <https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>
- Greeney, H. F., and N.M. Gerardo. 2001. Descriptions of the immature stages and oviposition behavior of *Phyrrogyra otolais* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterist Society*, 54: 88–90.
- Gubern, R. 2017. *Dialectos de la imagen*. Ediciones Cátedra, España, Madrid.
- Harris, M. 1766. *The Aurelian: a natural history of English moths and butterflies, together with the plants on which they feed*. Henry G. Bohn, England, London.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, (10): 97–116.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Board of Trustees of the University of Illinois, USA, Illinois.
- Hernández-Mejía B., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 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. <https://doi.org/10.3958/059.038.0211>
- Hernández-Mejía B., A. Flores Gallardo, J., y Llorente-Bousquets. 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. <https://doi.org/10.3958/059.039.0112>
- Hernández-Mejía B., A. Flores Gallardo A. y Llorente-Bousquets J. 2014b. Morfología del corion en la subfamilia Coliadinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomologist*, 39(4): 853–886. <https://doi.org/10.3958/059.039.0416>
- Hernández-Mejía B., A. Flores Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2015. Morfología del corion en *Leptophobia* (Lepidoptera: Pieridae) e importancia taxonómica. *Southwestern Entomologist*, 40(2): 351–368. <https://doi.org/10.3958/059.040.0210>
- Hernández-Roldán, J.L., M.L. Munguira, W. Wagner, and R. Vila. 2012. Comparative analysis and taxonomic use of the morphology of immature stages and natural history traits in European species of *Pyrgus* Hübner (Lepidoptera: HesperIIDae, Pyrginae). *Zootaxa*, 3470(1): 1–71. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3470.1.1>
- Hinton, H.E. 1981. *Biology of Insect Eggs. Vol. I–III*. Pergamon, England, Oxford. <http://dx.doi.org/10.1016/C2013-1-15220-3>
- Hoefnagel, J. 1592. *Archetypa stvdiaque patris Georgii Hoefnagelii*. Francofurti ad Mœnum, Jacob Hoefnagel, Germany, Frankfurt.
- Hooke, R. 1665. *Micrographia, or, some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses, with observations and inquiries thereupon*. J. Martyn y J. Allestry, England, London.
- Kusukawa, S. 2012. *Picturing the Book of Nature: Image, Text, and Argument in Sixteenth-Century Human Anatomy and Medical Botany*. The University of Chicago Press, USA, Chicago.
- Lamas, G. 2004. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. In: Heppner, J.B. (Ed.) *Atlas of Neotropical Lepidoptera*, Vol 5A. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers, USA, Gainesville.
- Leite, L., F. Silva-Dias, E. Carneiro, M. Martins-Casagrande, and O. Mielke. 2012a. Immature stages of the Neotropical cracker butterfly, *Hamadryas epinome*. *Journal of Insect Science*, (12): 74. <https://doi.org/10.1673/031.012.7401>
- Leite, L., M. Casagrande, O. Mielke, and A. Freitas. 2012b. Immature stages of the Neotropical butterfly, *Dynamine agacles*. *Journal of Insect Science*, (12): 37. <https://doi.org/10.1673/031.012.3701>
- Leite, L. 2013. História natural, morfologia e revisão taxonômica do gênero neotropical *Dynamine* Hübner, [1819] (Lepidoptera, Nymphalidae, Biblidinae). Tesis de doctorado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- Leite, L., A. Freitas, E. Barbosa, M. Casagrande, and O. Mielke. 2014. Immature stages of nine species of genus *Dynamine* Hübner, [1819]: morphology and natural history (Lepidoptera: Nymphalidae, Biblidinae). *SHILAP Revista Lepidopterologica*, 42(165): 27–55. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.10.002>
- Llorente-Bousquets, J. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género *Enantia* Huebner (Lepidoptera:

- Pieridae). *Folia Entomológica Mexicana*, (58): 3–207.
- Llorente-Bousquets J., y J. Castro Gerardino. 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., S. Nieves-Uribe, A. Flores-Gallardo, B. Hernández-Mejía and J. Castro-Gerardino. 2018. Chorionic sculpture of eggs in the subfamily Dismorphiinae (Lepidoptera: Papilionoidea: Pieridae). *Zootaxa*, 4429(2): 201–246. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4429.2.1>
- Malpighi, M. 1669. *Dissertatio epistolica de Bombyce*. Regiae Societatis Typographos, England, London.
- Merian, M.S. 1705. *Metamorphosis insectorum surinamensium. Ofte verandering der Surinaamsche insecten*. Publicado por la autora, Países Bajos, Amsterdam.
- Moffet, T. 1634. *Insectorum sive minimorum animalium theatrum*. Londini, ex officinâ typographicâ T., England, London.
- Munguira, M.L., J. Martín, E. García-Barros, G. Shahbazian, and J.P. Cancela. 2015. Morphology and morphometry of Lycaenid eggs (Lepidoptera: Lycaenidae). *Zootaxa*, 3937(2): 201–247. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3937.2.1>
- Neri, J. 2011. *The insect and the image. Visualizing nature in early modern Europe, 1500–1700*. University of Minnesota Press, USA, Minneapolis.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo, B. Hernández-Mejía y J. Llorente-Bousquets. 2015. Exploración morfológica del corion en Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae): aspectos filogenéticos y clasificatorios. *Southwestern Entomologist*, 40(3): 589–648. <http://dx.doi.org/10.3958/059.040.0318>
- Nieves-Uribe S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016a. Corion en los géneros *Anteos* y *Rhabdodryas*: su significado e implicaciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 485–504. <https://doi.org/10.3958/059.041.0218>
- Nieves-Uribe S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016b. Microrretícula coriónica en los géneros *Nathalis* (Boisduval) y *Kricogonia* (Reakirt): implicaciones taxonómicas y tendencias evolutivas. *Southwestern Entomologist*, 41(3): 715–734. <https://doi.org/10.3958/059.041.0314>
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016c. Morfología coriónica de once especies de Biblidinae de México y Colombia: un examen de predicciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 505–532. <https://doi.org/10.3958/059.041.0411>
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo, J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez y C. Pozo. 2019. Use of exochorion characters for the systematics of *Hamadryas* Hübner and *Ectima* Doubleday (Nymphalidae: Biblidinae: Ageroniini). *Zootaxa*, 4619(1): 77–108. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4619.1.3>
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo, and J. Llorente-Bousquets. 2020. Chorion exploration in the tribe Anthocharidini (Lepidoptera: Pieridae) and their possible importance in its systematics. *Zootaxa*, 4868(2): 151–207. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4868.2.1>
- Nieves-Uribe, S., J. Llorente-Bousquets, and A. Flores-Gallardo 2021. Toward standards in practices and techniques on ootaxonomy in the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Zootaxa*, 4985(3): 301–344. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4985.3.1>
- Orr, A., R. Kitching. 2010. *The Butterflies of Australia*. Jacana Books, Allen & Unwin, Australia, Sydney, New South Gales.
- Otero, D. (1994). Early stages and natural history of *Sea siphonia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Eurytelinae). *Tropical Lepidoptera*, 5(1): 25–27.
- Papavero, N., J.R. Pujol y J. Llorente-Bousquets. 2001. *Historia de la Biología comparada. Volumen IV. De Descartes a Leibniz (1628–1716)*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pauwels L. 2008. An integrated model for conceptualising visual competence in scientific research and communication. *Visual Studies*, 23(2): 147–161. <https://doi.org/10.1080/14725860802276305>
- 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, USA, Columbus.
- Peterson, A. 1960. Photographing eggs of insects. *The Florida Entomologist*, 43(1): 1–7. <https://doi.org/10.2307/3492514>
- Peterson, A. 1961. Some types of eggs deposited by moths, Heterocera–Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 44(3): 107–114. <http://dx.doi.org/10.2307/3492966>
- Peterson, A. 1962. Some eggs of moths among the Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 45(3): 109–119. <http://dx.doi.org/10.2307/3492561>
- Peterson, A. 1963a. Some eggs of moths among the Amatiidae, Arctiidae, and Notodontidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46(2): 169–182. <http://dx.doi.org/10.2307/3493627>
- Peterson, A. 1963b. Egg types among moths of the Pyralidae and Phycitidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46(Supplement): 1–14. <http://dx.doi.org/10.2307/3493354>
- Peterson, A. 1964. Egg types among moths of the Noctuidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 47(2): 71–91. <http://dx.doi.org/10.2307/3493280>
- Peterson, A. 1965a. Some eggs of moths among the Olethreutidae and Tortricidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48(1): 1–8. <http://dx.doi.org/10.2307/3493515>
- Peterson, A. 1965b. Some eggs of moths among the Sphin-

- gidae, Saturniidae, and Citheroniidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48(4): 213–219.
<http://dx.doi.org/10.2307/3493773>
- Peterson, A. 1966. Some eggs of moths among the Liparidae, Lasiocampidae, and Lacosomidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 49(1): 35–42.
<http://dx.doi.org/10.2307/3493314>
- Peterson, A. 1967a. Some eggs of moths from several families of Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50(2): 125–132.
<http://dx.doi.org/10.2307/3493621>
- Peterson, A. 1967b. Eggs of moths among the Ethmiidae, Acrolophidae and Hepialidae—Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50(3): 181–183.
<http://dx.doi.org/10.2307/3493299>
- Peterson, A. 1968. Eggs of moths from additional species of Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 51(2): 83–94.
<http://dx.doi.org/10.2307/3493606>
- Peterson, A. 1970. Eggs from miscellaneous species of Rhopalocera—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 53(2): 65–71.
<https://doi.org/10.2307/3493448>
- Rezende, G.L., H.C.M. Vargas, B. Moussian, and E. Cohen. 2016. Composite eggshell matrices: chorionic layers and sub-chorionic cuticular envelopes. (pp. 325–366). In: Cohen E. and B. Moussian, (Eds.), *Extracellular Composite Matrices in Arthropods*. Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-40740-1_9
- Richards, W., and R.G. Davies (Eds.). 1977 *Imms' general textbook of entomology. Vol. I. Structure, Physiology and Development*. Chapman and Hall, England, London.
- Salik, L.M.G., L.A.R. Leite, F.M.S. Dias, M.M. Casagrande, and O.H.H. Mielke. 2015 Immature stages of *Hamadryas fornax* (Hübner) (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, (59): 301–306.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.rbe.2015.08.002>
- Salkeld, E.H. 1973. The chorionic architecture and shell structure of *Amathes c-nigrum* (Lepidoptera: Noctuidae). *The Canadian Entomologist*, 105(1): 1–10.
<https://doi.org/10.4039/Ent1051-1>
- Salkeld, E.H. 1984. A catalogue of the eggs of some Canadian Noctuidae (Lepidoptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 116 (Sup. 127): 1–167.
<https://doi.org/10.4039/entm116127fv>
- Scudder, S.H. 1889. *The butterflies of the eastern United States and Canada with special reference to New England (Three volumes)*. Published by the author, England, Cambridge.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.9161>
- Shirôzu, T., and Hara, A. 1960. *Early Stages of Japanese Butterflies in Colour (Vol I)*. Hoikusha, Japan, Osaka.
- Shirôzu, T., and Hara, A. 1962. *Early Stages of Japanese Butterflies in Colour (Vol II)*. Hoikusha, Japan, Osaka.
- Snyder, L. 2015. *Eye of the beholder: Johannes Vermeer, Antoni van Leeuwenhoek, and the reinvention of seeing*. W.W. Norton & Company, USA, New York.
- Srivastava, A.K., V.A. Iconomidou, G.D. Chryssikos, V. Gionis, K. Kumar, and S.J. Hamodrakas. 2011. Secondary structure of chorion proteins of the Lepidoptera *Pericallia ricini* and *Ariadne merione* by ATR FT-IR and micro-Raman spectroscopy. *International Journal of Biological Macromolecules*, 49(3): 317–322.
<https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2011.05.006>
- Srivastava, A.K. and K. Kumar. 2016. Ultrastructure of egg chorion of castor butterfly *Ariadne merione* (Cramer) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Zoologischer Anzeiger*, (263): 1–5.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2016.03.015>
- Steigerwald, 2002. J. Goethe's Morphology: *Urphänomene and Aesthetic Appraisal*. *Journal of the History of Biology*, (35): 291–328.
<https://doi.org/10.1023/A:1016028812658>
- Suludere, Z. 1988. Studies on the external morphology of the eggs of some Argynninae species (Satyridae: Lepidoptera). *Communications of the Faculty of Sciences University of Ankara Series C Biology and Geological Engineering*, (6): 9–28.
https://doi.org/10.1501/Commuc_0000000125
- Swammerdam, J. 1752. *Bybel der natuure, door Jan Swammerdam, Amsteldammer. Of Historie der insecten, tot zekere soorten gebracht: door voorbeelden, ontleedkundige onderzoekingen van veelerhande kleine gediertens, als ook door kunstige kopere platen opgeheldert: Verrykt met ontelbaare waarnemingen van nooit ontdekte zeldzaamheden in de natuur*. Isaak Severinus, Boudewyn van der Aa y Pieter van der Aa, Leyden.
- Swammerdam, J. 1758. *The book of nature, or, The history of insects: reduced to distinct classes, confirmed by particular instances, displayed in the anatomical analysis of many species: and illustrated with copper-plates: including the generation of the frog, the history of the ephemerus, the changes of flies, butterflies, and beetles: with the original discovery of the milk-vessels of the cuttle-fish, and many other curious particulars*. C. G. Seyffert, England, London.
- Telfer, W.H. 2009. Egg formation in Lepidoptera. *Journal of Insect Science*, 9(1): 1–21.
<https://doi.org/10.1673/031.009.5001>
- Thomson, G. 1992. Egg surface morphology of Manioline butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Atalanta*, 23(1/2): 195–214.
- Thompson, D.W. 1942. *On growth and form*. Cambridge University Press, England, Cambridge.
- Trougakos, I.P. and L.H. Margaritis. 2008. Novel morphological and physiological aspects of insect eggs. (pp. 3–36). In: Hilker, M. and T. Meiners. (Eds.) *Chemoeology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Blackwell Publishing Company, Berlin.
- Van der Poorten, G.M. and N.E. Van der Poorten. 2016. *The Butterfly Fauna of Sri Lanka*. Lepodon Books. Canada,

Toronto.

Van Son, G. 1949. The Butterflies of Southern Africa (Part I. Papilionidae and Pieridae). *Transvaal Museum Memoirs*, 3(1): 1-237.

Wheeler, Q.D. and N.I. Platnick. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). (pp.

55-69). In: Wheeler Q.D. and R. Meier (Eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press, New York.

Wiley E.O. and B.S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley-Blackwell, USA, New Jersey.

Recibido: 26 de mayo 2023

Aceptado: 6 de junio 2023

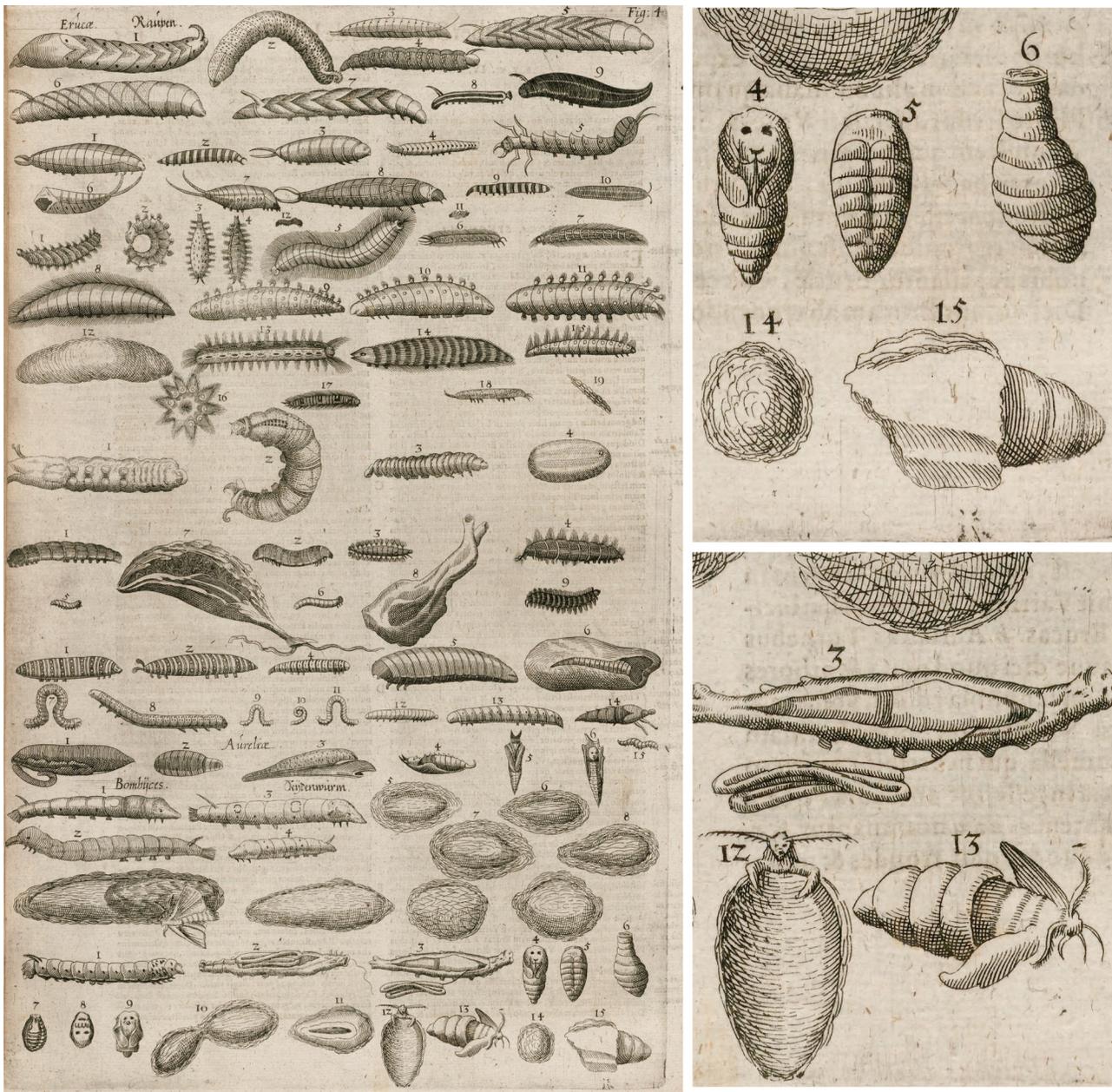


Figura 1. Lámina completa con orugas, crisálidas y acercamientos de fases del ciclo de vida del gusano de la seda; modificado de Al-drovandi (1602: *Liber Secundus Tabula Tertia*).

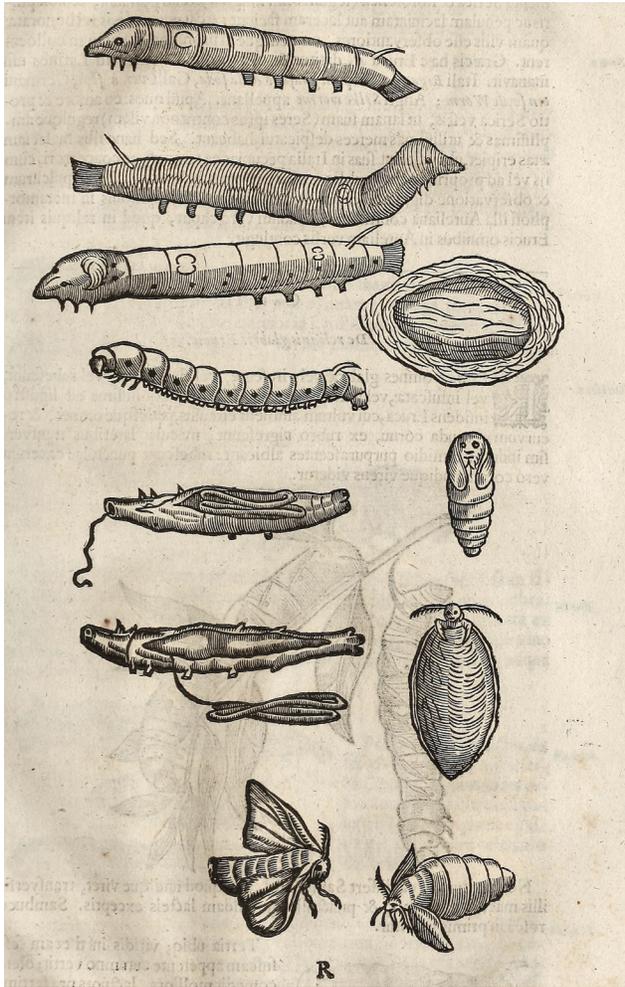


Figura 2. Lámina completa dedicada a fases del desarrollo del 'gusano' de la seda; tomado de Moffet (1634: 181).

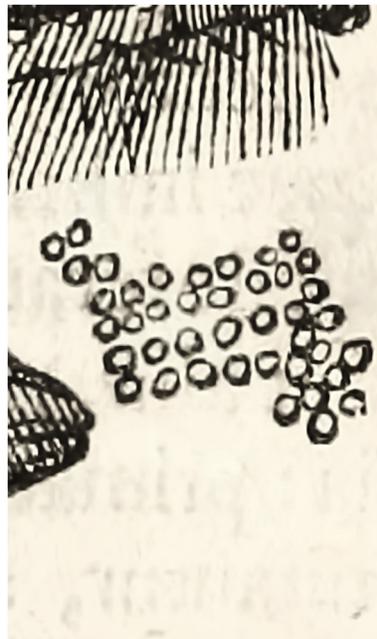
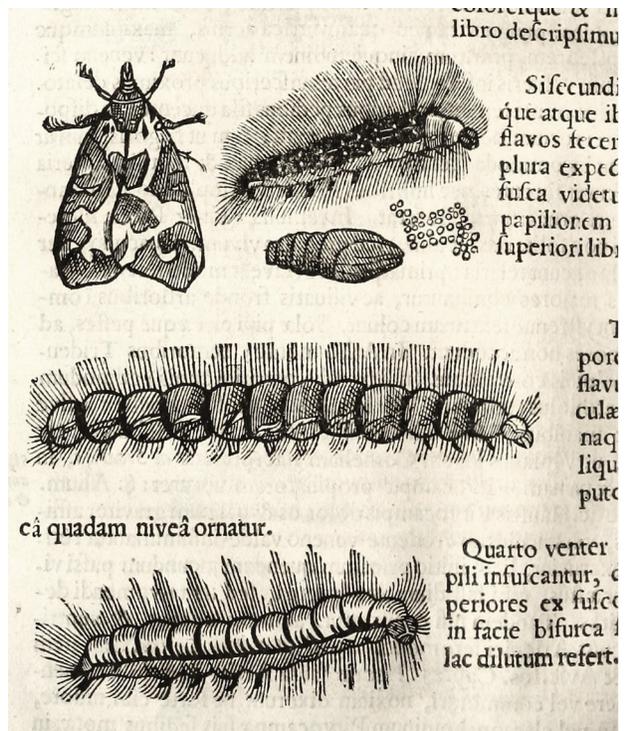


Figura 3. Vista completa y acercamiento de xilografías de Moffet, en que se incluyen huevos de Lepidoptera en oviposición; modificado de Moffet (1634: 184).



Figura 4. Foto actual y aguafuerte incluido en *Micrographia*, donde se representa el microscopio compuesto diseñado por Robert Hooke y manufacturado por Chistopher White durante ese periodo. Modificado de Hooke (1665: Schema 1).

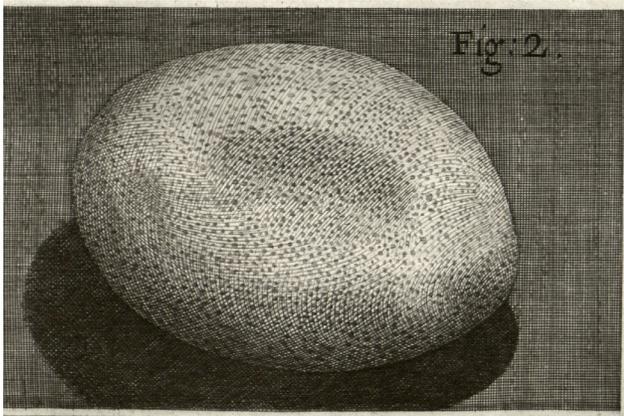


Figura 5. Aguafuerte del huevo del 'gusano' de la seda, incluido en *Micrographia*. Modificado de Hooke (1665: *Schema 25, Figure 2*).

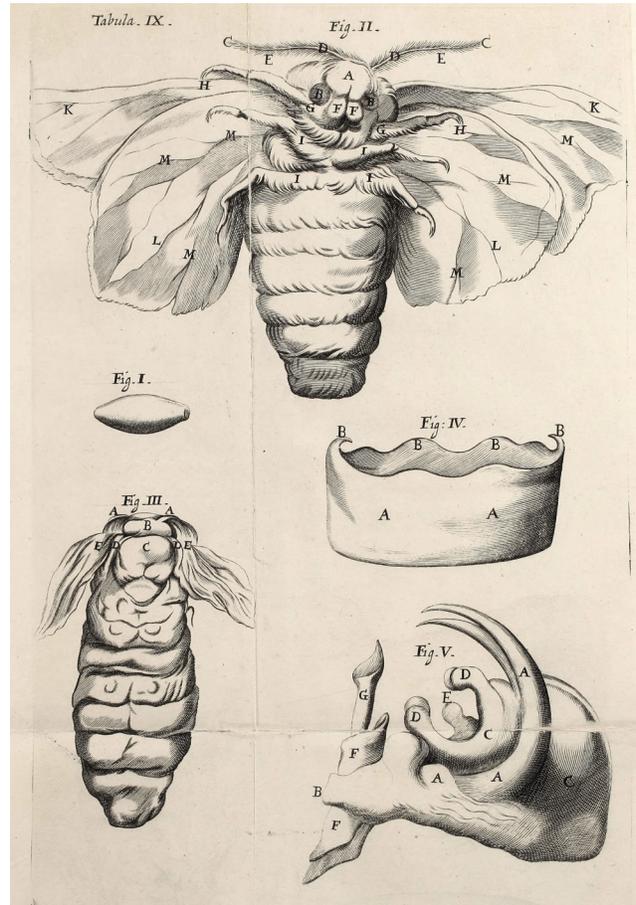


Figura 6. Aguafuerte del imago hembra del 'gusano' de la seda, con el abdomen seccionado. Tomado de Malpighi (1669: *Tabula IX Figura 2*).

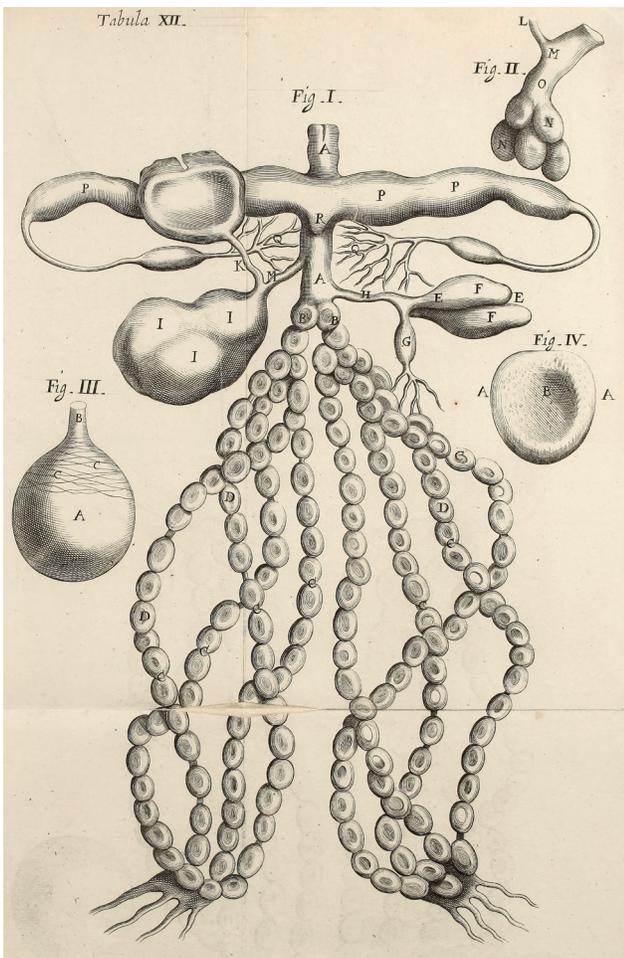


Figura 7. Aguafuerte de partes del aparato reproductor de la hembra del 'gusano' de la seda; pueden apreciarse los huevos dispuestos en la ovariolas. Tomado de Malpighi (1669: *Tabula IX Figura 2*).



Figura 8. Lámina decorativa con acercamiento, posiblemente de *Caligo memnon* (Nymphalidae: Brassoliniæ), en la que se incluyen tres huevos de la especie sobre una rama. Modificado de Merian (1705: *Afbeelding XXIII*).

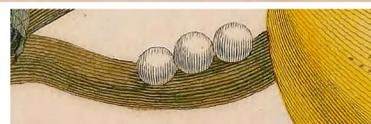




Figura 9. Lámina decorativa de *Thysania agrippina* (Noctuidae) en la que se incluye una posible ilustración de su oviposición sobre el árbol, junto con la oruga de la especie, ambas incorrectas. Tomado de Merian (1705: *Afbeelding XX*).

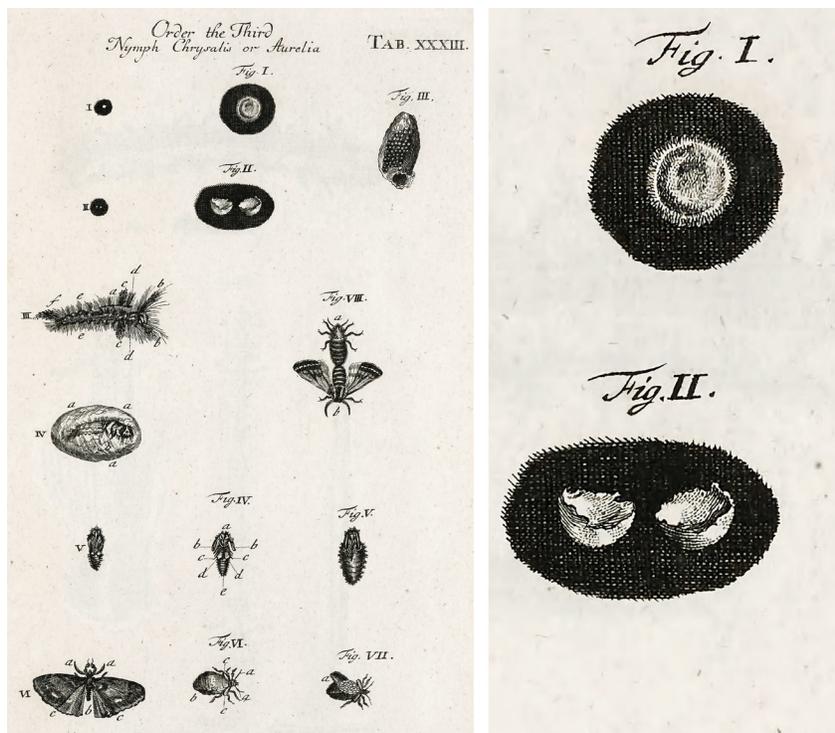


Figura 10. Lámina completa sobre metamorfosis y acercamiento del huevo de una polilla, antes y después de la eclosión. Modificado de Swammerdam (1758: *Plate XXXIII*).

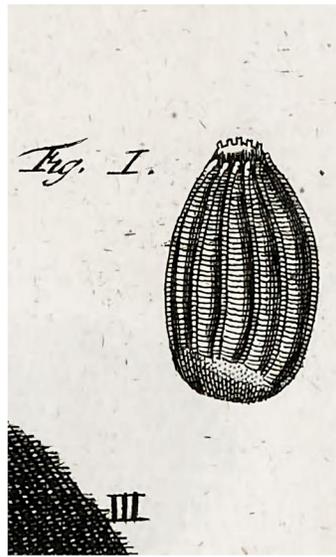
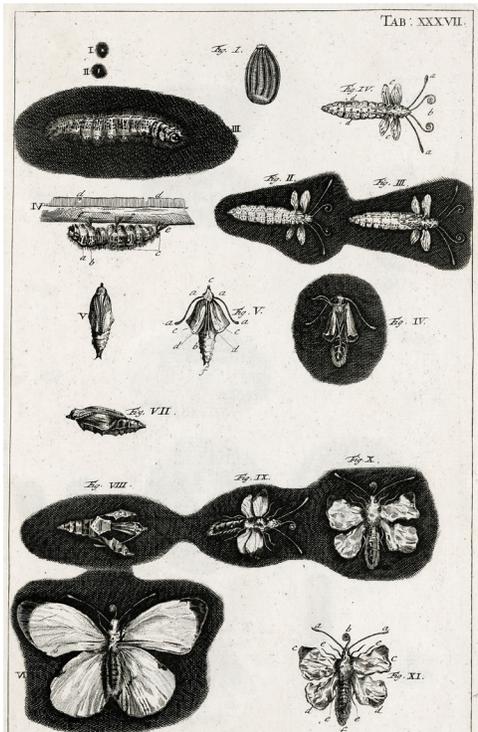


Figura 11. Lámina completa sobre metamorfosis y acercamiento del huevo de una mariposa; puede apreciarse con claridad la presencia de ejes, costillas y proyecciones periapicales. Modificado de Swammerdam (1758: *Plate XXXVII*).

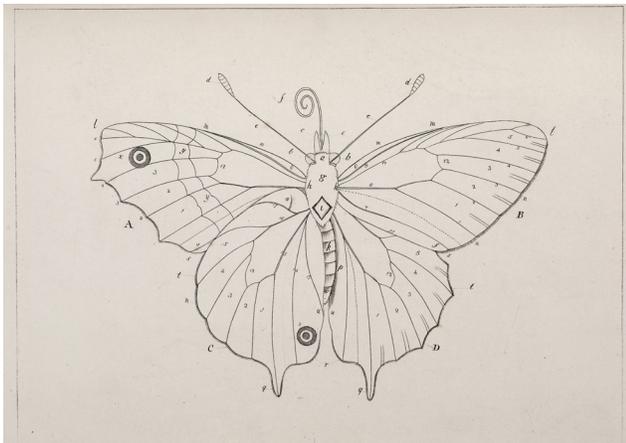


Figura 12. Esquema general de venación alar. Tomado de Harris (1766: xiii).



Figura 13. Lámina de imagos y estados inmaduros de varias especies, en la que se incluyen huevos y eclosión (círculo rojo) de la especie *Sphinx ligustri*. Tomado de Harris (1766: *Plate II*).

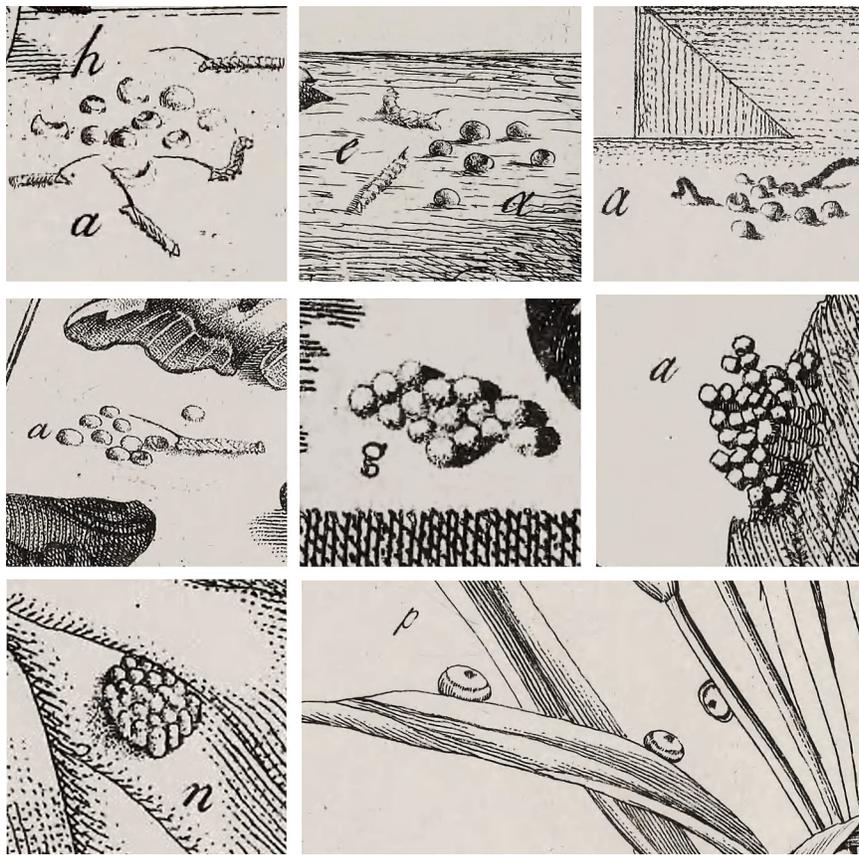


Figura 14. Compendio de oviposiciones y eclosiones pertenecientes a varias especies. Modificado de Harris (1776: *Plates* II, V, IX, XIII, XX, XXII, XXIII, XLII).



Figura 15. Cromolitografía fotorrealista de imagos, pertenecientes a varias especies del género *Polygonia* y una del género *Eugonia* (Nymphalidae). Tomado de Scudder (1889: *Plate* 3).

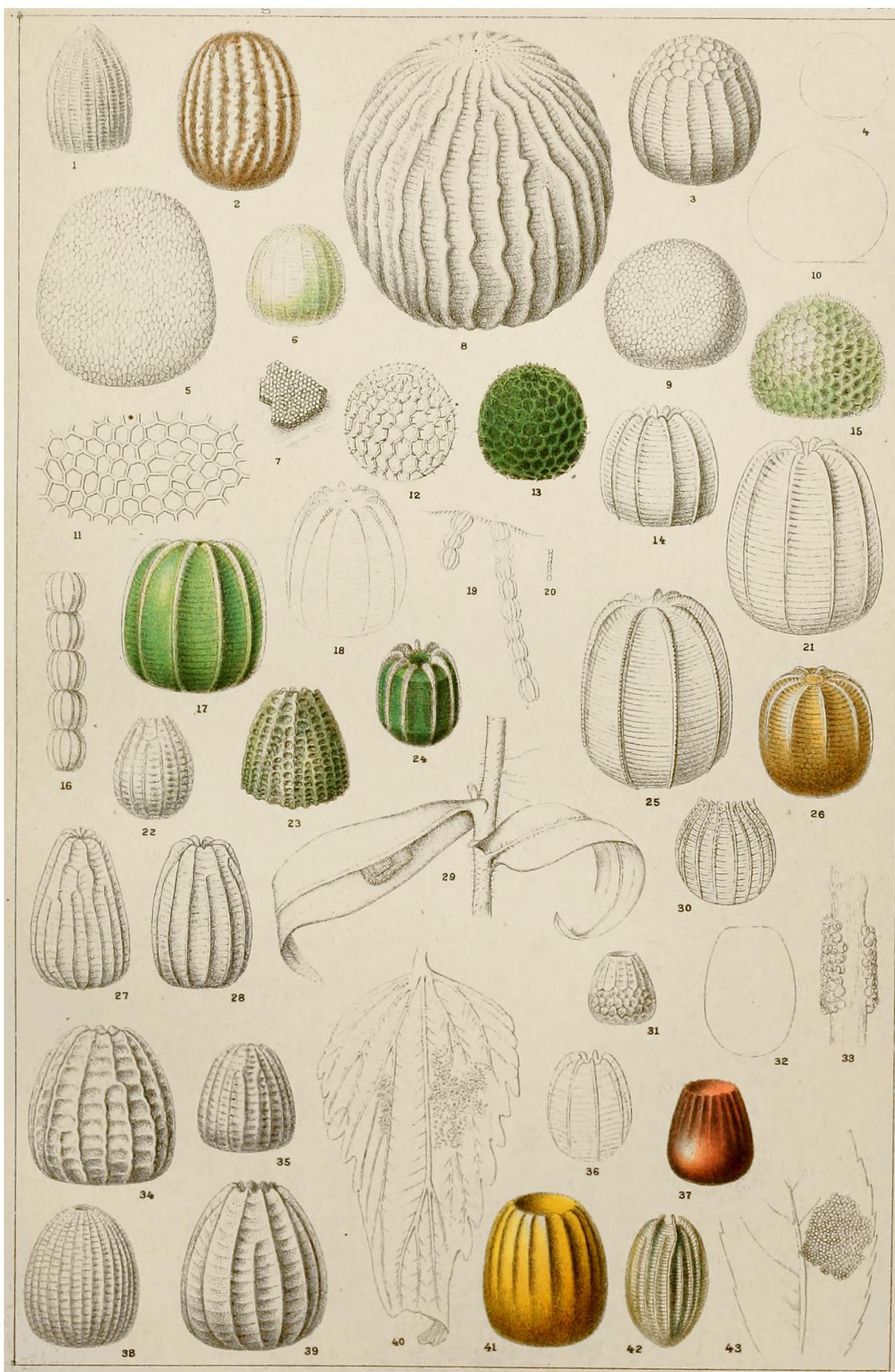


Figura 16. Cromolitografía cuasi-esquemática de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista lateral. Tomado de Scudder (1889: *Plate 64*).

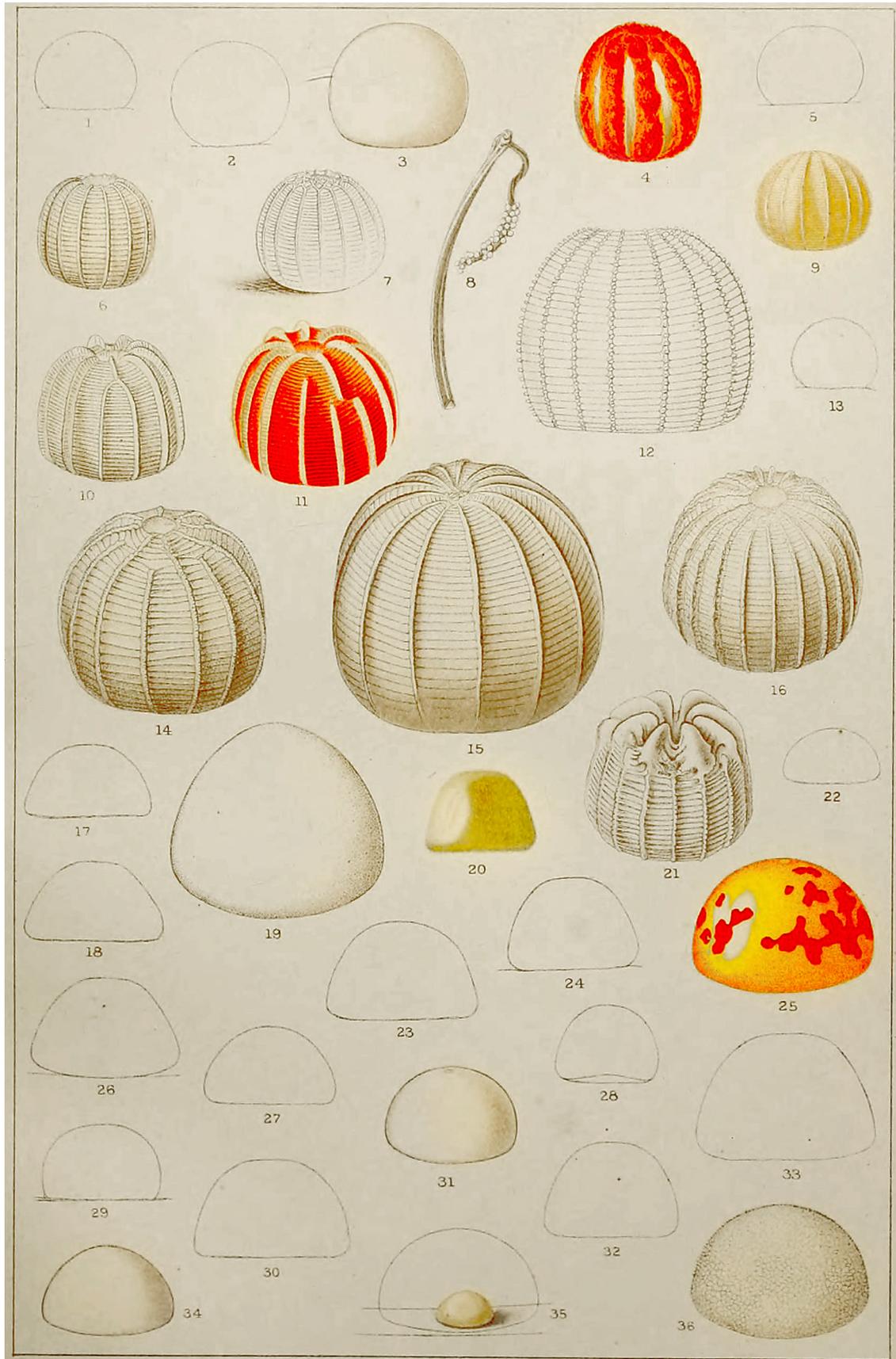


Figura 17. Cromolitografía cuasi-esquemática y esquemática de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista lateral. Tomado de Scudder (1889: *Plate 66*).

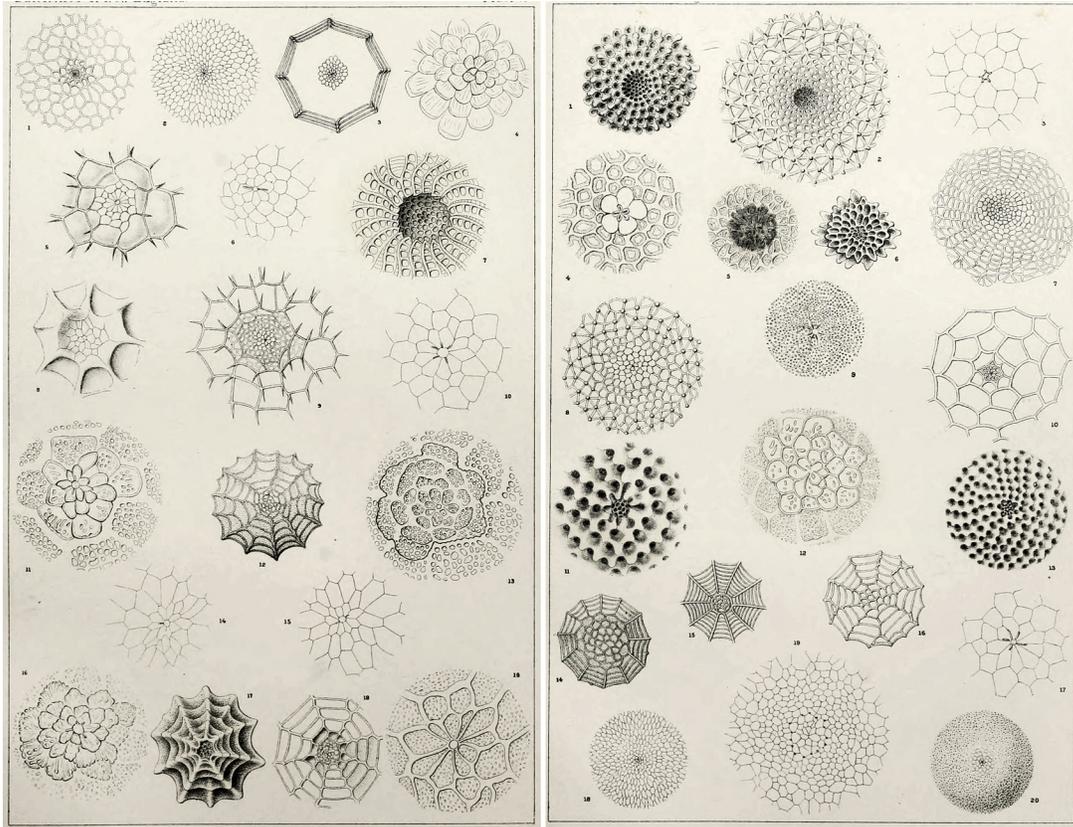
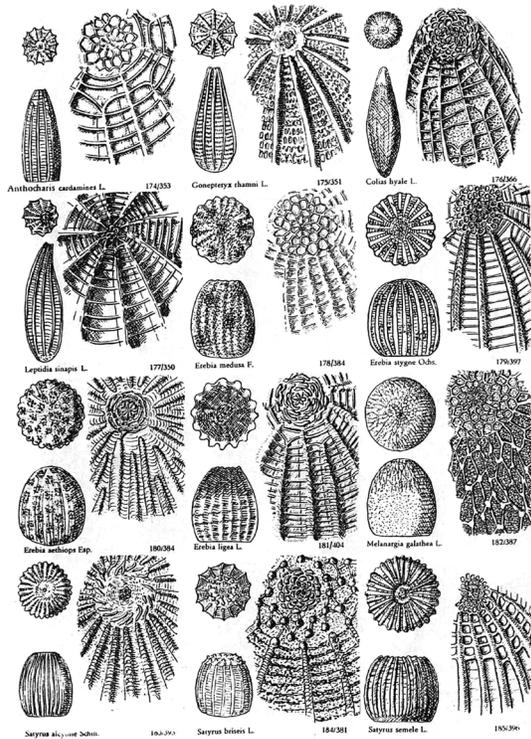


Figura 18. Cromolitografías cuasi-esquemáticas de las zonas micropilar y perimicropilar, de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista apical. Modificado de Scudder (1889: *Plates* 67, 68).

TAFEL XI



TAFEL XII

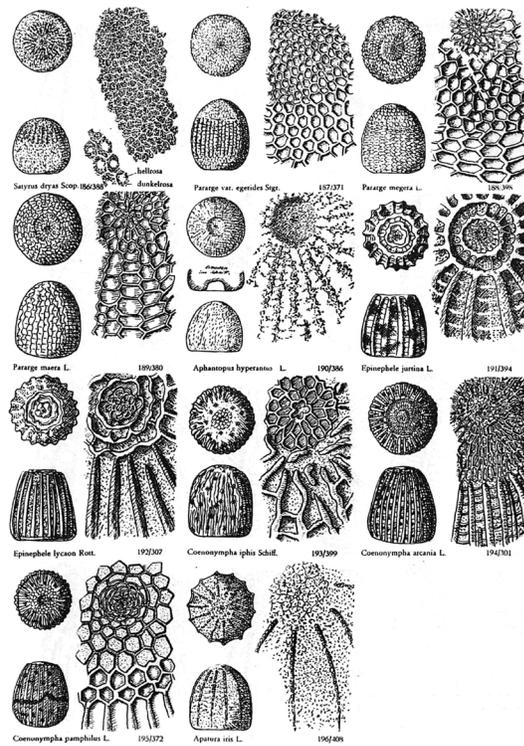
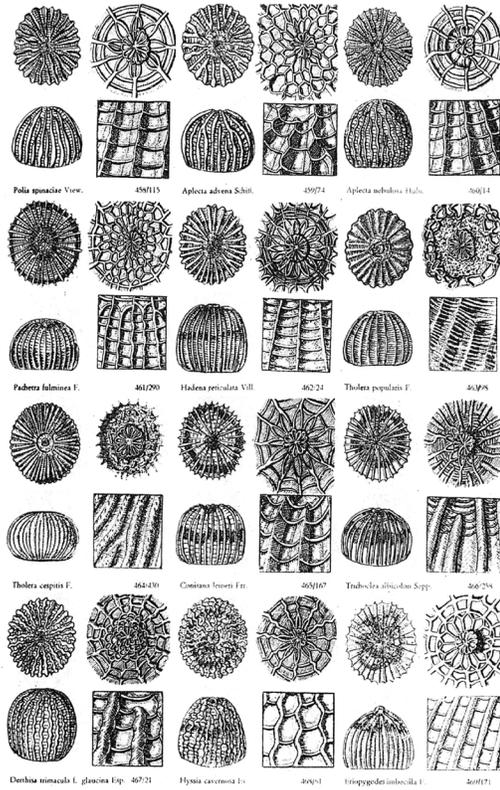


Figura 19. Ejemplos de láminas de Döring (1955: XI, LX), en que se muestran distintas vistas y detalles de morfología exocoriónica en múltiples especies. Pueden apreciarse, a simple vista, las diferencias marcadas que existen entre especies y grupos superiores más alejados entre sí, lo cual expresa en el texto, al destacar similitudes y diferencias en gran diversidad de rasgos.

TAFEL XXXV



TAFEL XXXVI

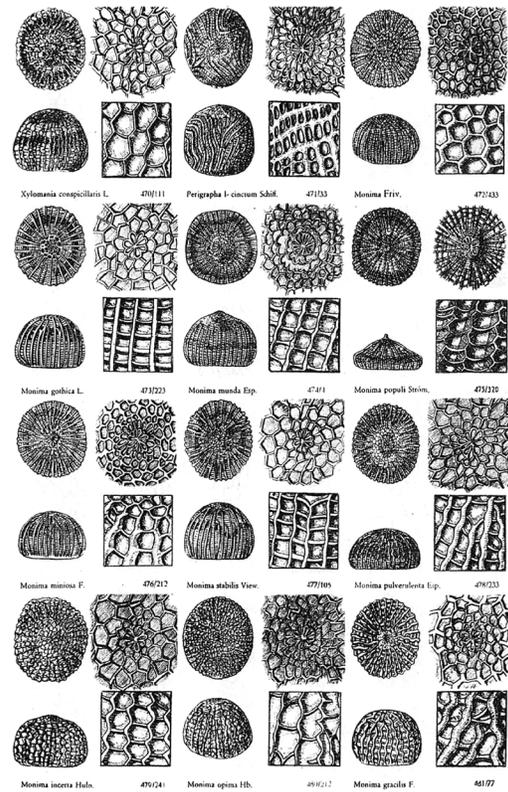


Figura 20. Ejemplos de láminas de Döring (1955: XXXV, XXXVI), en que se privilegian detalles de morfología exocoriónica en vista apical y con acercamientos de la retícula lateral, mediante una representación estandarizada.

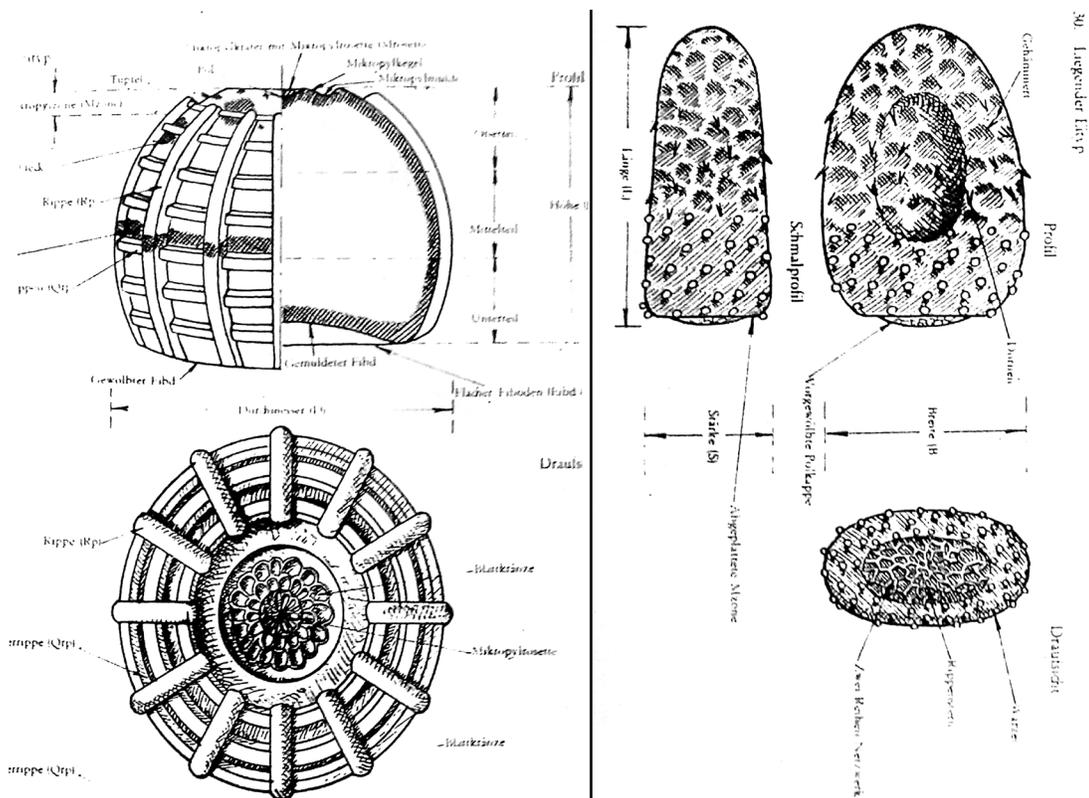


Figura 21. Dos ejemplos de láminas esquemáticas, modificado de Döring (1955: III). Rasgos selectos son idealizados y exagerados para facilitar su inspección, acotación terminológica, descripción y caracterización.

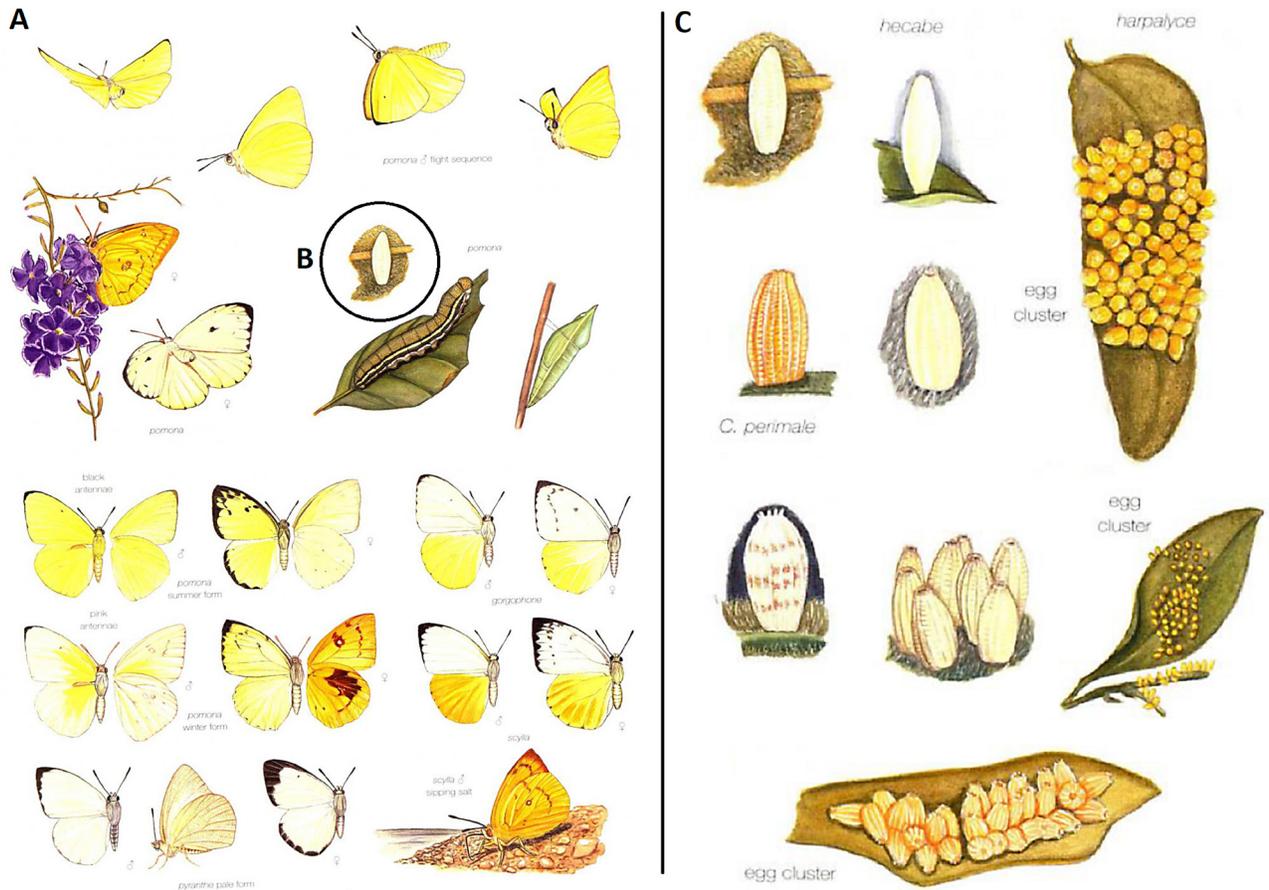


Figura 22. Ejemplos de ilustraciones, modificado de Orr y Kitching (2010: 143, 145, 149, 151, 153, 155, 157, 161). A) Ilustraciones de imagos acompañadas de estados inmaduros. B) Ilustración del huevo como aparece en la lámina original. C) Compendio de ilustraciones de huevos presentes en la guía, tanto de oviposiciones individuales como agrupados.

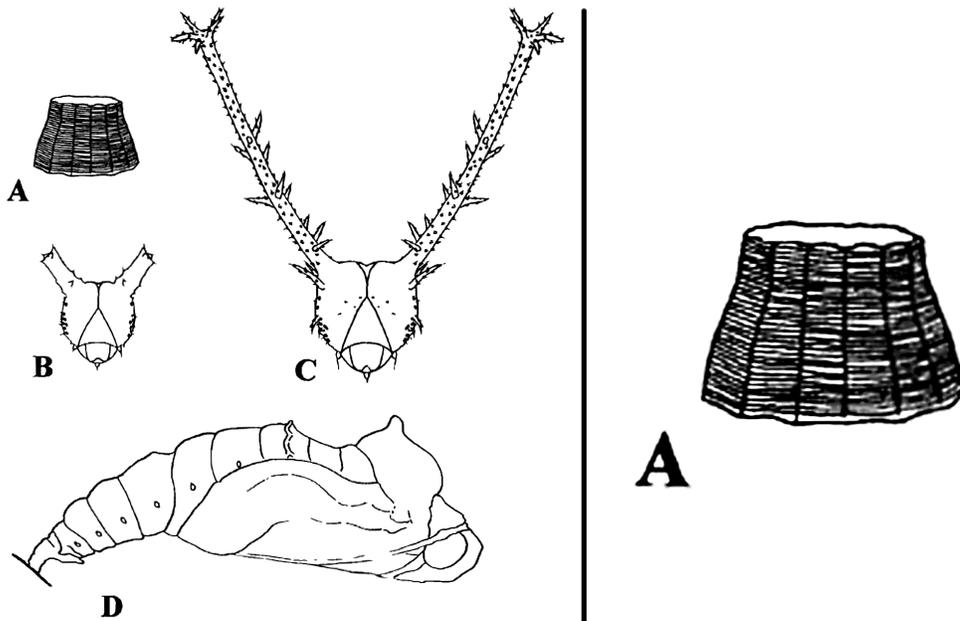


FIG. 1. Egg and larval head capsules of *P. otolais*. (a) egg: not drawn to scale (b) Second instar (c) Fourth instar (d) Pupa: not drawn to scale.

Figura 23. Lámina y detalle del huevo; modificado de Greeney y Gerardo (2001: 89).

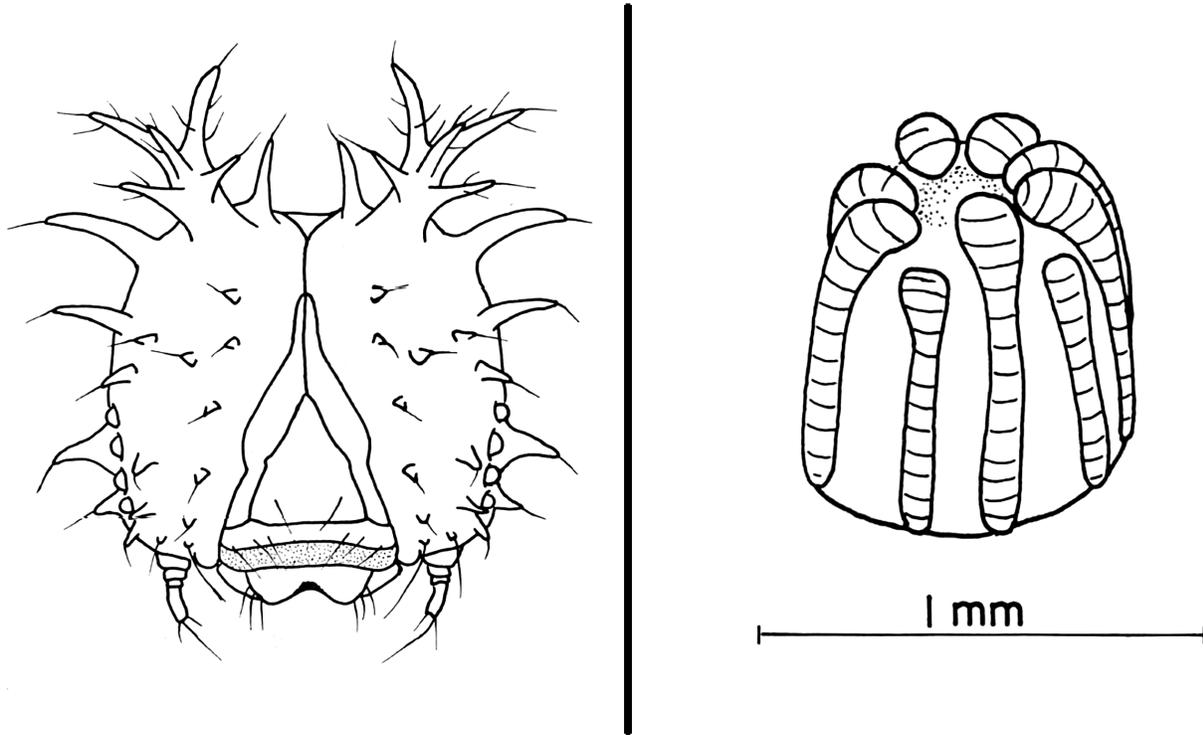


Figura 24. Ilustraciones respectivas de la cabeza de la larva y del huevo; modificado de Otero (1994: 25).

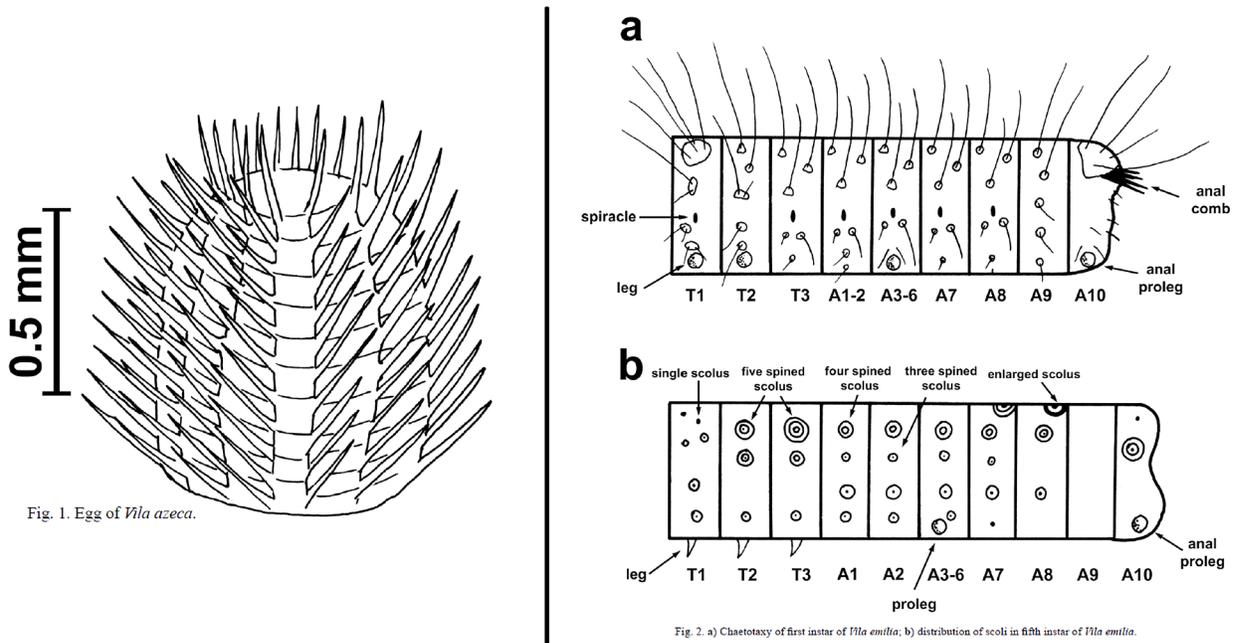


Fig. 1. Egg of *Vila azeca*.

Fig. 2. a) Chaetotaxy of first instar of *Vila emilia*; b) distribution of scoli in fifth instar of *Vila emilia*.

Figura 25. Ilustraciones estilizadas del huevo y la oruga de *Vila emilia*, modificado de Freitas y Brown (2008: 74).

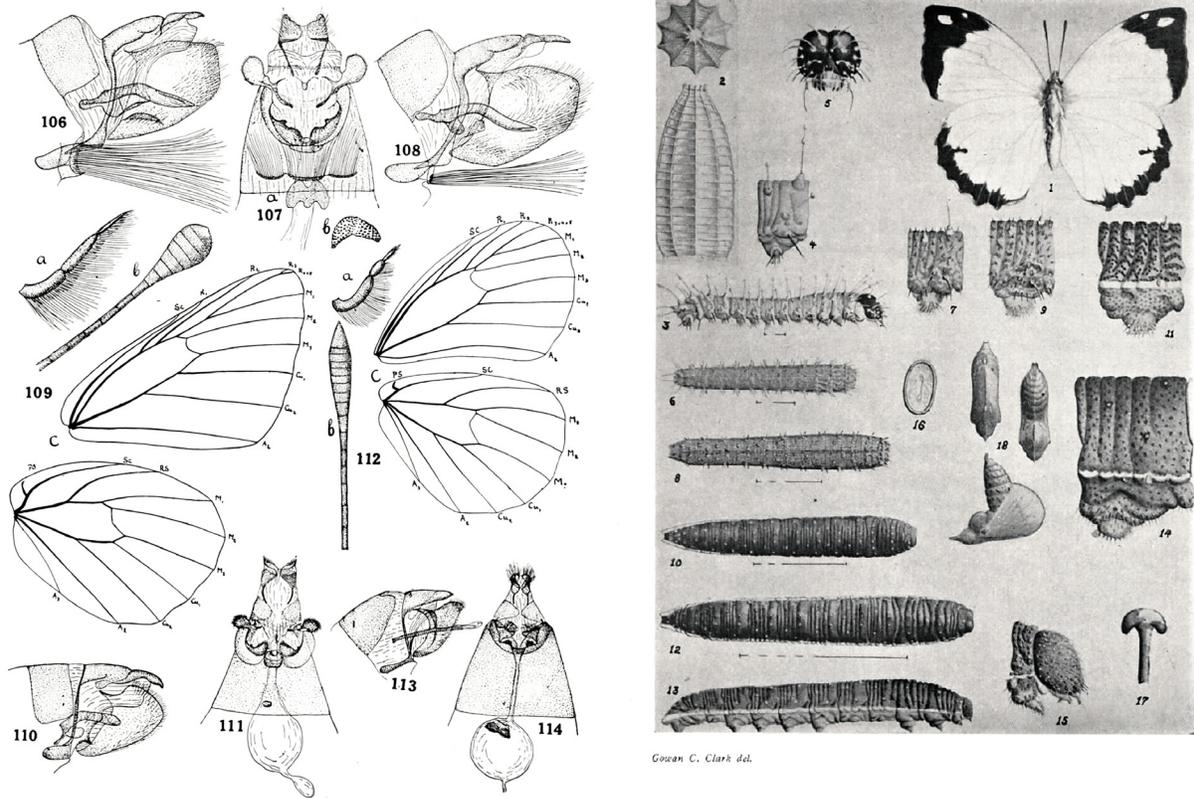


Figura 26. Ejemplos de láminas esquemática y descriptivo-realista, que comprenden ilustraciones del imago, venación alar, genitales, mazas antenales, orugas, crisálidas y huevos. Modificado de Van Son (1949: 206, XXVII),

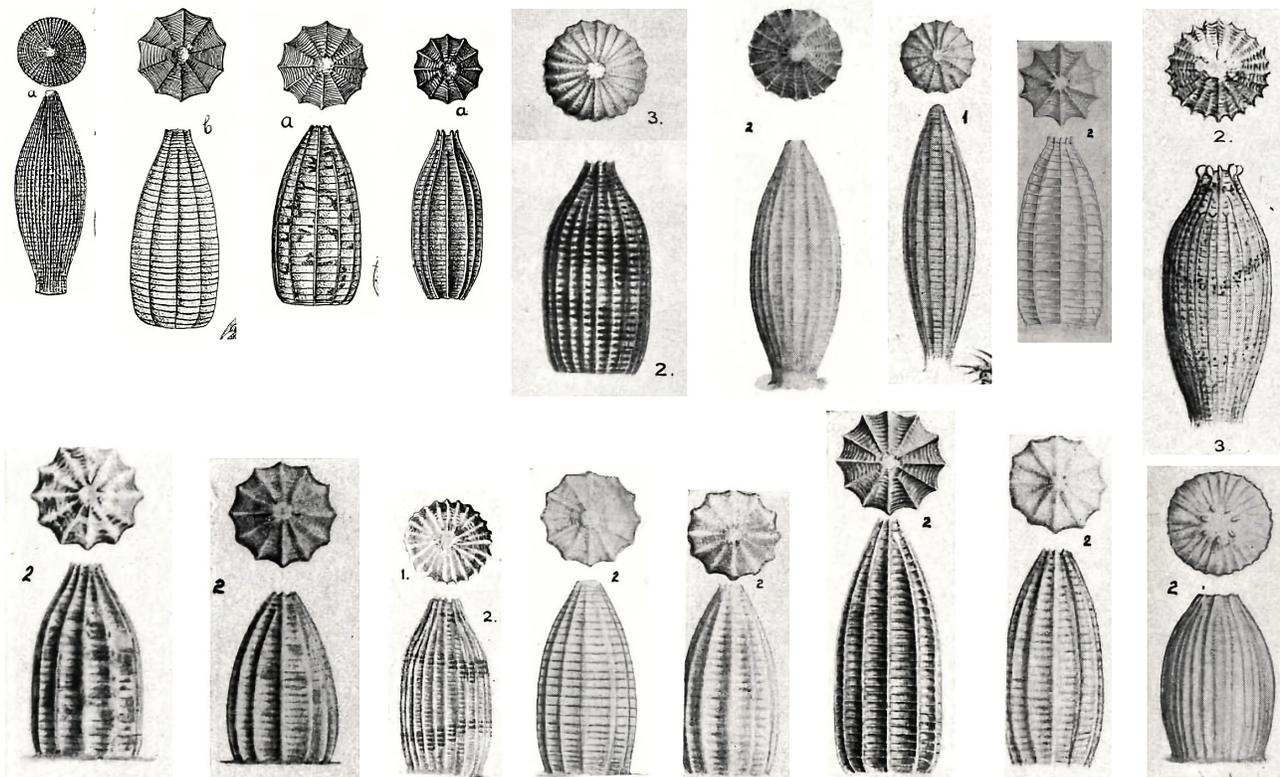
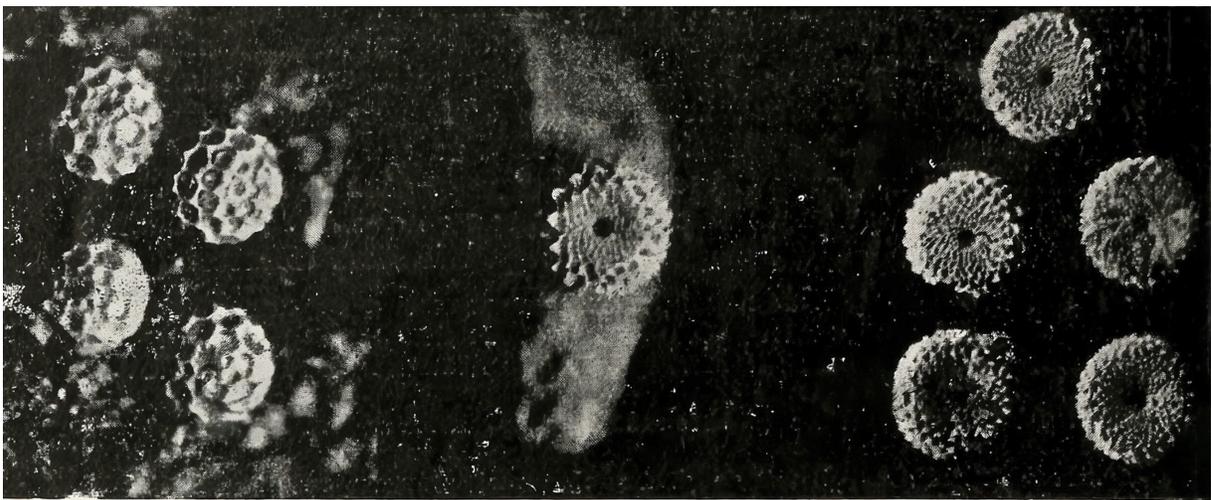


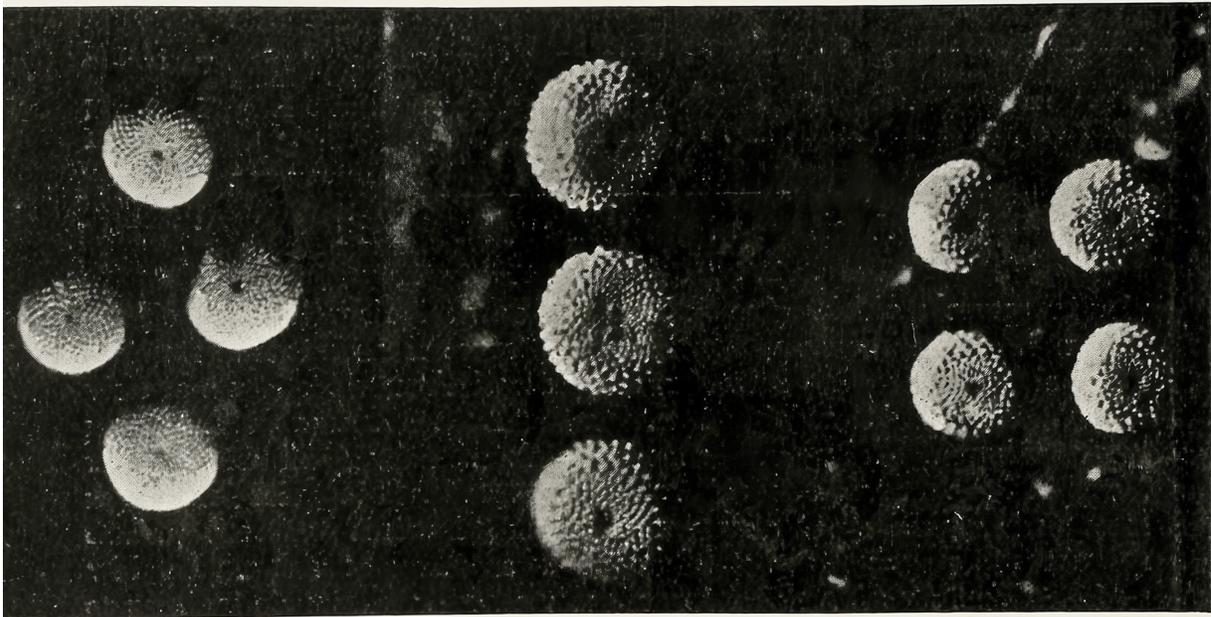
Figura 27. Compendio de ilustraciones de huevos, modificado de Van Son (1949: 231, 232, XXV–XL). Su estilo realista selectivo, en vistas lateral y apical estandarizadas, permite una extracción de información comparable a la de la fotografía, pero sin el ruido cognitivo presente en la misma.



1. *Chrysophanus phlæas*.

2. *Polyommatus corydon*.

3. *Polyommatus bellargus*.



4. *Polyommatus icarus*.

5. *Plebeius ægon*.

6. *Nomiades semiargus*.

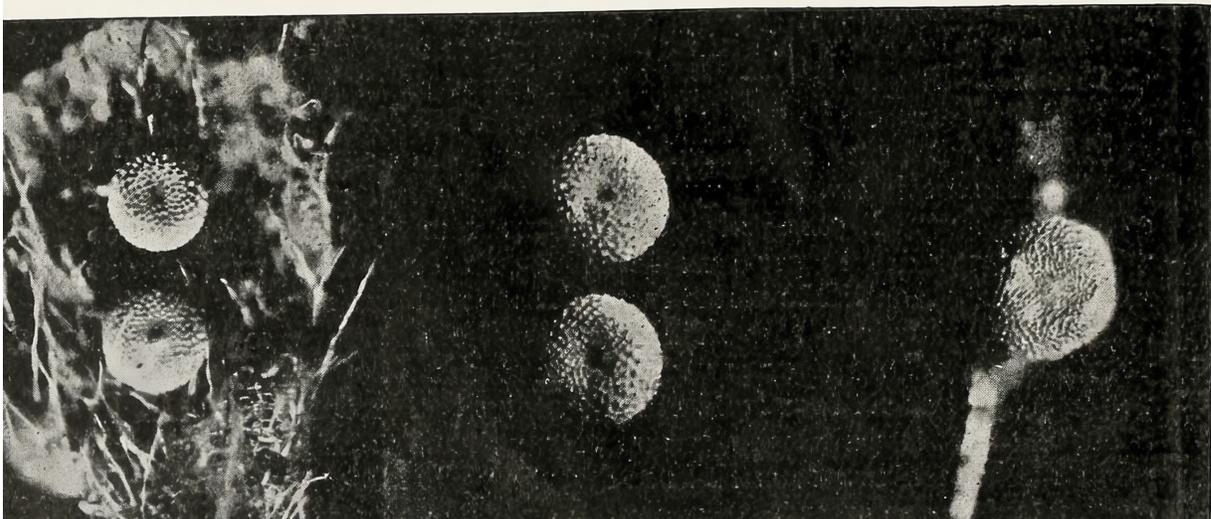


Figura 28. Fotografías tempranas de exocoriones, pertenecientes a especies de la familia Lycaenidae. Tomado de Clark (1900: *Plate XI*).

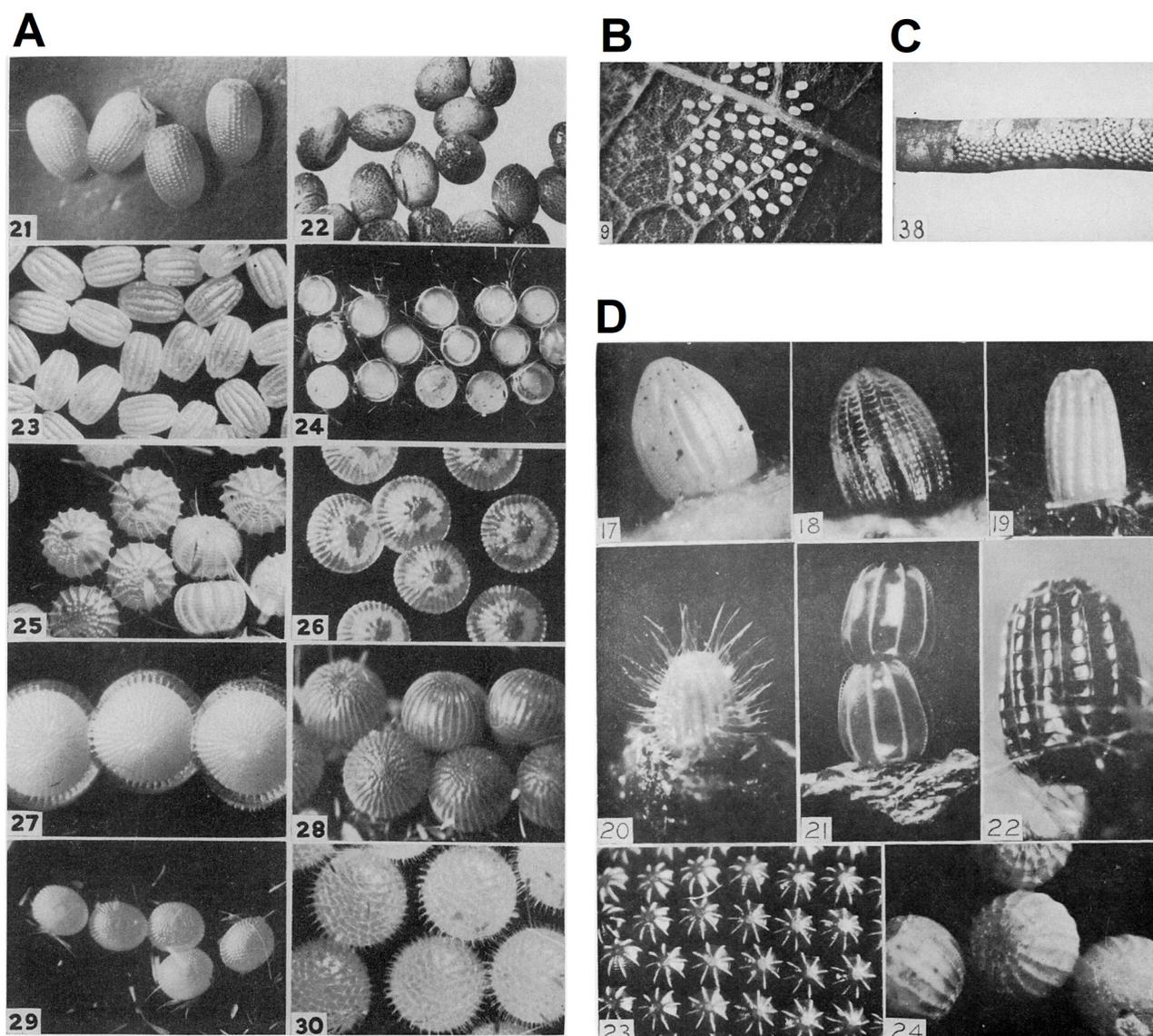


Figura 29. Ejemplos de fotografías tomadas de Peterson: A) variedad de huevos de Heterocera [sic] en oviposición (1961: III); B & C) oviposición en hoja (1967a: 129) y en tallo (1968: 90); D) variedad de huevos de Rhopalocera (1970: 70).

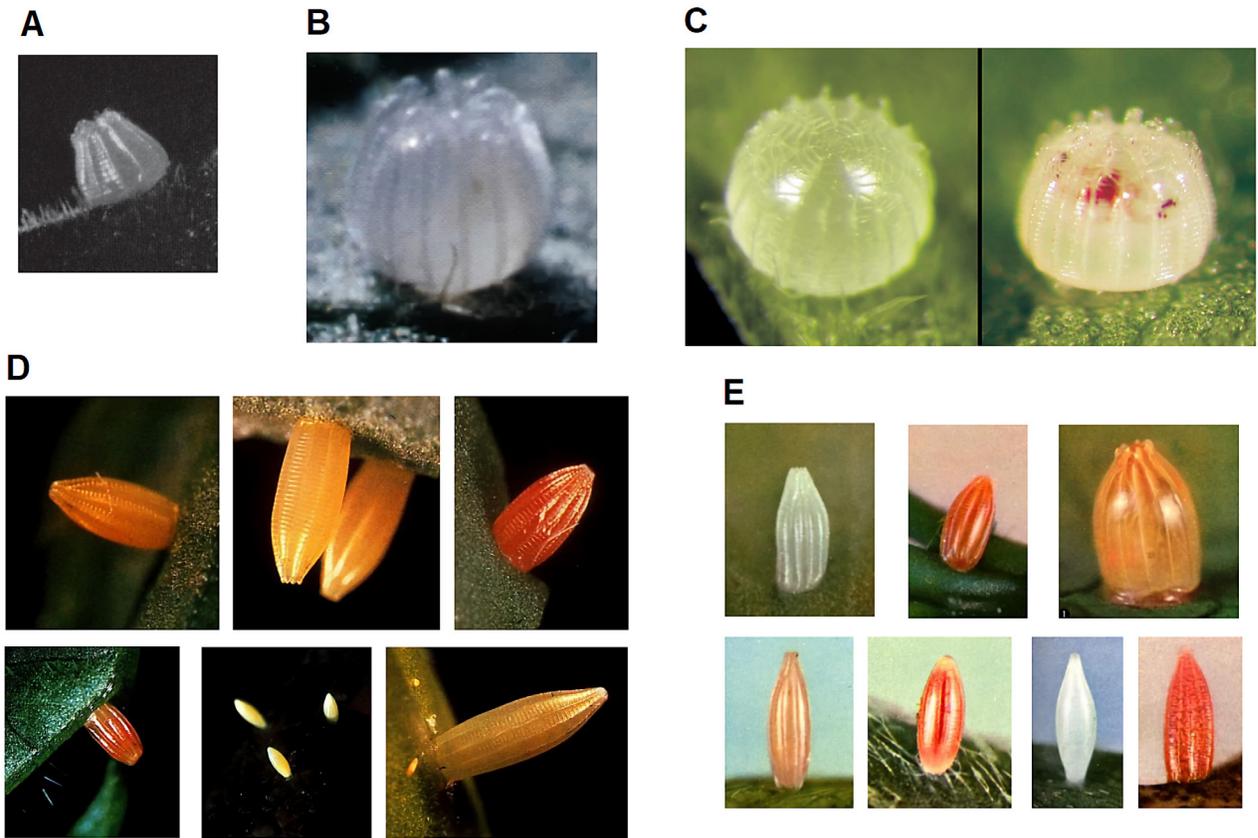


Figura 30. Ejemplo de láminas fotográficas, tomada de Van der Poorten y Van der Poorten (2016: 370). Las fotografías son de buena calidad y presentadas de manera estandarizada, principalmente en vista de pájaro; pero son incluidas solo como complemento y apéndice visual, sin descripción verbal alguna, ni levantamiento o tabulación de caracteres.

Appendix F. Eggs, larvae and pupae

Images not to scale. Additional images may be found in the main text for some of the species. Multiple images of single species represent different views (e.g. dorsal, ventral) or different color forms unless stated otherwise. Larvae are final instar unless indicated otherwise.

Eggs: Hesperidae (Fig. F-1)



Fig. F-1. Eggs. Hesperidae. 1. Bush Hopper (newly laid); 2. Bush Hopper (one day later); 3. Ceylon Snow Flat; 4. Chestnut Bob; 5. Common Dartlet; 6. Common Redeye; 7. Common Small Flat; 8. Giant Redeye; 9. Golden Angle; 10. Grass Demon; 11. Hedge Hopper (newly laid); 12. Hedge Hopper (one day later); 13. Indian Palm Bob (newly laid); 14. Indian Palm Bob (one day later); 15. Indian Skipper; 16. Little Branded Swift; 17. Pale Palmdart; 18. Small Branded Swift (newly laid); 19. Small Branded Swift (one day later); 20. Smallest Swift; 21. Tricolor Pied Flat; 22. Tropic Dart (newly laid); 23. Tropic Dart (one day later); 24. Yellow Palm Dart.

Eggs: Lycaenidae (Fig. F-2)



Fig. F-2. Eggs. Lycaenidae. 1. Angled Pierrot; 2. Banded Blue Pierrot; 3. Ceylon Cerulean; 4. Ceylon Silverline (newly laid); 5. Ceylon Silverline (two days later); 6. Common Acacia Blue; 7. Common Imperial; 8. Common Silverline; 9. Cornelian; 10. Dark Cerulean; 11. Indian Sunbeam; 12. Large Oakblue; 13. Nilgiri Tit; 14. Plains Blue Royal; 15. Purple Leaf Blue; 16. Quaker; 17. Redspot; 18. Silverstreak Blue; 19. Small Cupid; 20. Yamfly; 21. Common Cerulean; 22. Common Hedge Blue; 23. Gram Blue; 24. Malayan; 25 - 26. Metallic Cerulean; 27. Pea Blue.

Figura 31. Ejemplo de láminas fotográficas, tomada de Van der Poorten y Van der Poorten (2016: 370). Las fotografías son de buena calidad y presentadas de manera estandarizada, principalmente en ‘vista de pájaro’ (*i.e.* 3/4 en picada); pero son incluidas solo como complemento y apéndice visual, sin descripción verbal alguna, ni levantamiento o tabulación de caracteres.

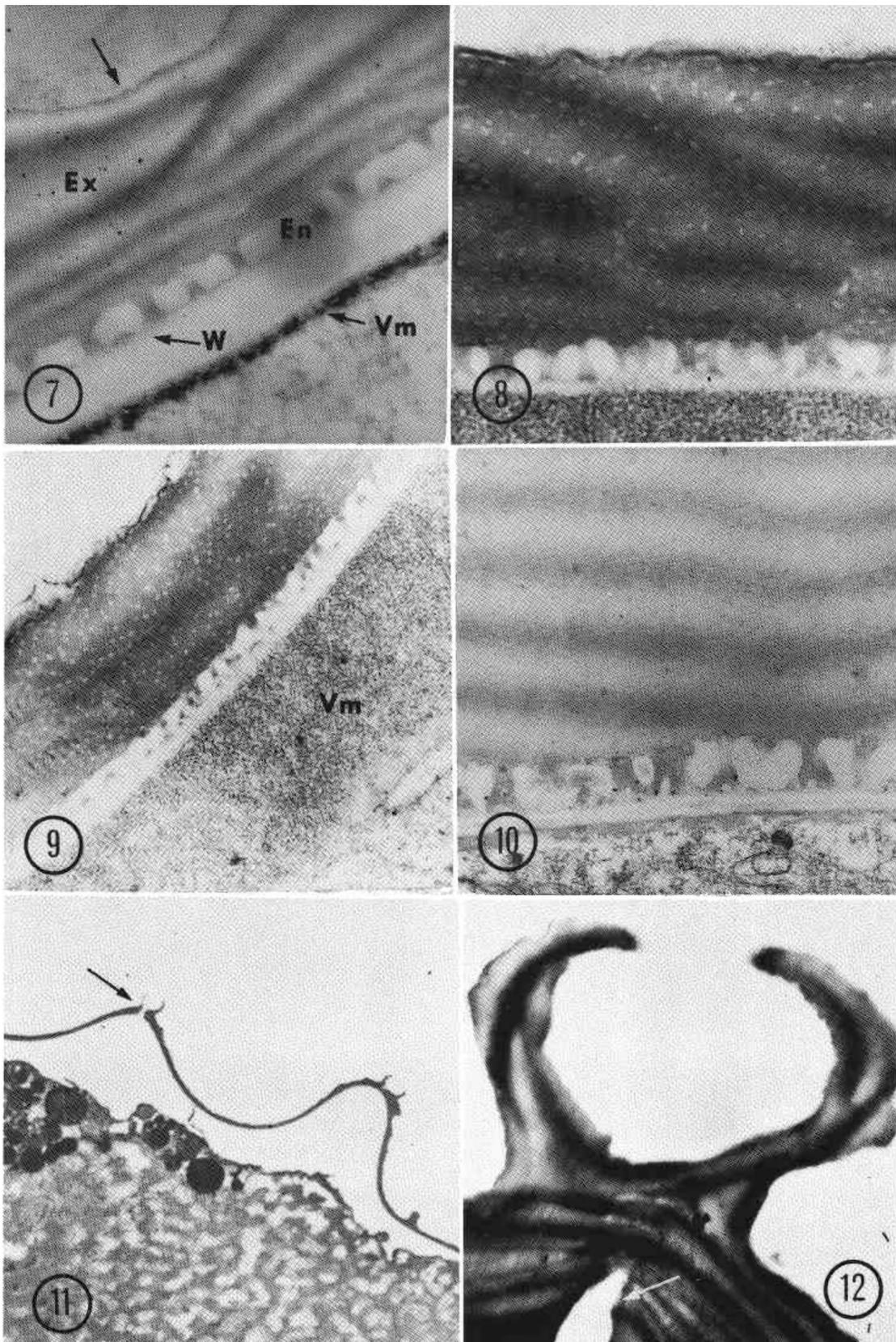


Figura 32. Imágenes de muestras ultra-delgadas del interior del corion y su capa más interna (endocorion) de *Amathes c-nigrum*, obtenidas con microscopio electrónico de transmisión (MET). Tomado de Salkeld (1973: Figures 7–12).

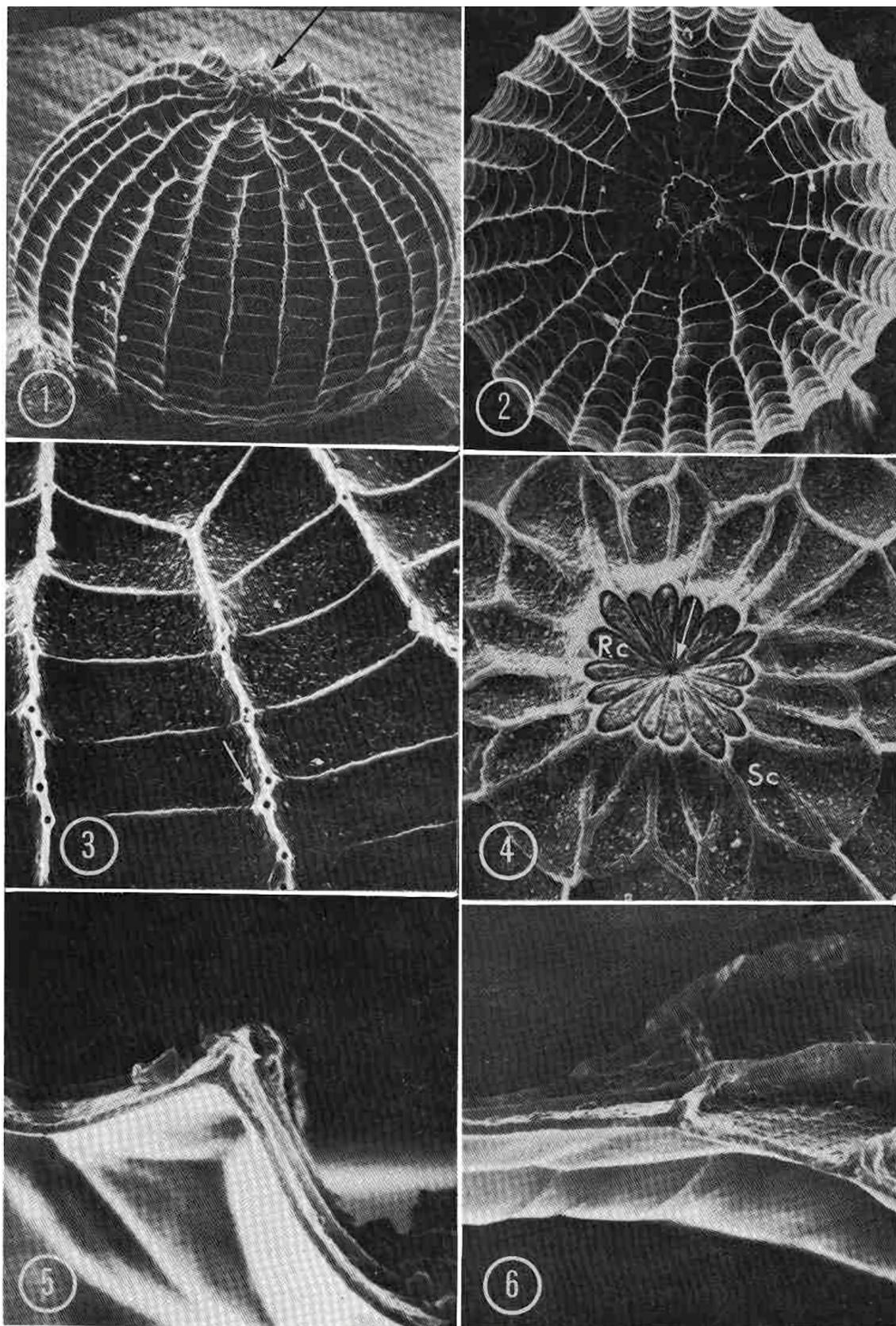


Figura 33. Imágenes del exocorion de *Amathes c-nigrum* obtenidas con microscopio electrónico de barrido (MEB). Tomado de Salkeld (1973: *Figures 1–6*).

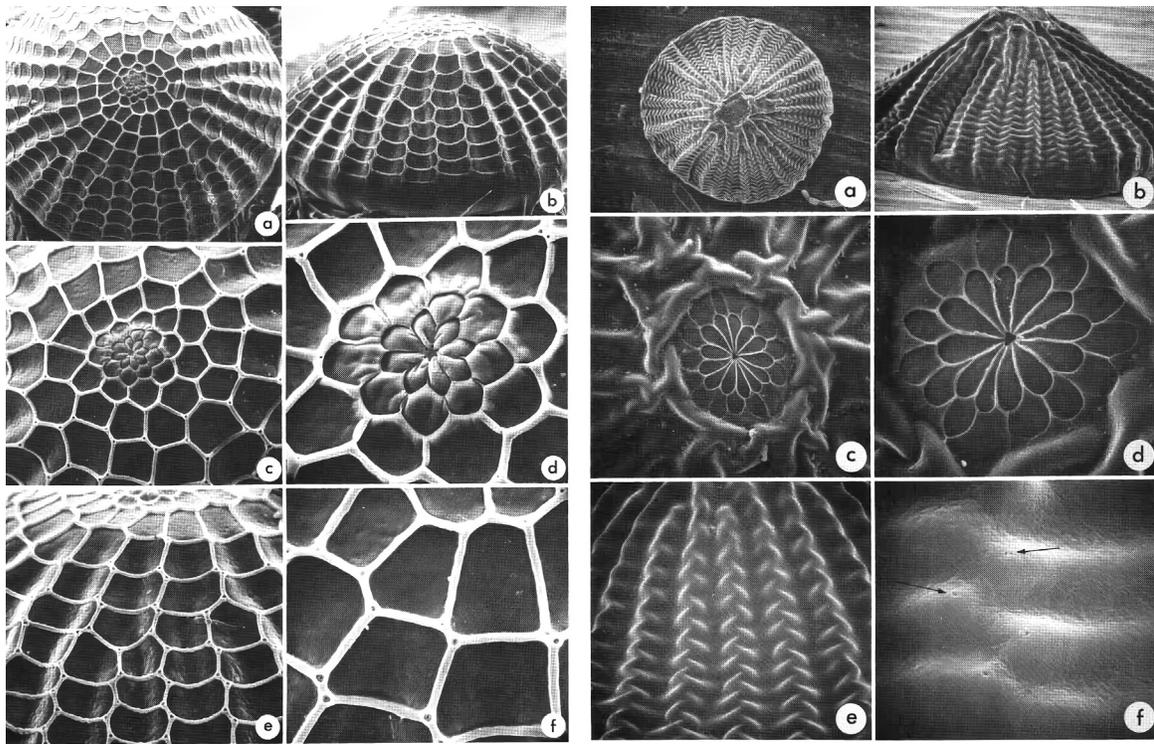


Figura 34 Dos ejemplos de imágenes excoriónicas obtenidas con MEB, pertenecientes a especies de la familia Noctuidae. Modificado de Salkeld (1984: *Figures 4, 10*).

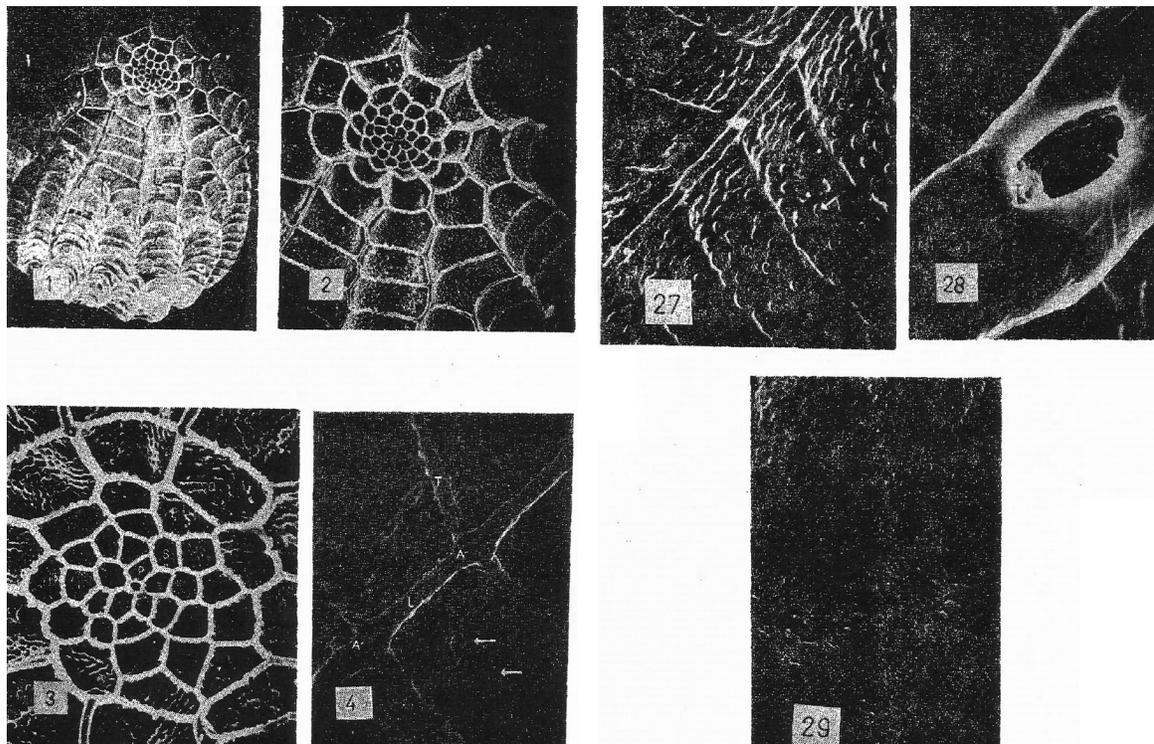


Figura 35. Imágenes digitales de calidad reducida (posiblemente escaneadas de fotocopias), de las obtenidas por MEB de exocoriones pertenecientes a especies de la subfamilia Argynninae. Modificado de Suludere (1988; 12, 21).

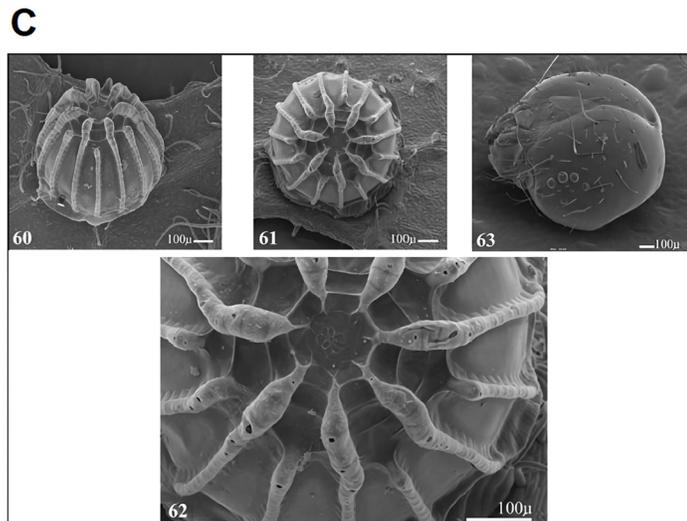
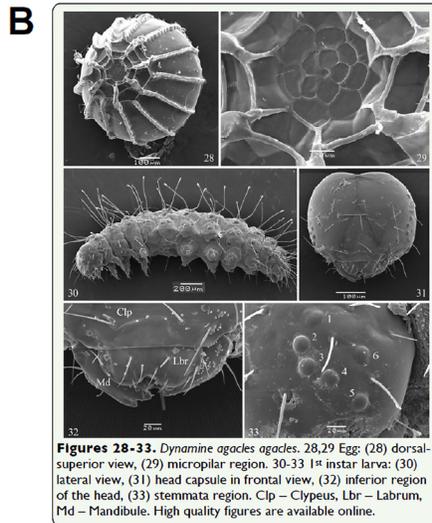
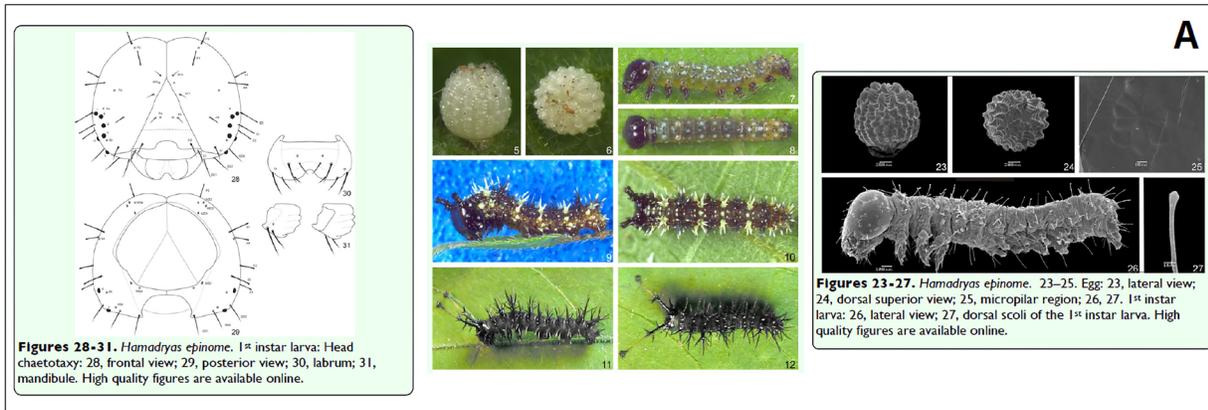


Figura 36. Imágenes modificadas de: A) Leite *et al.* (2012a: 11); B) Leite *et al.* (2012b: 11); Leite *et al.* (2014: 45). La calidad creciente de las imágenes, por lo general, no tiene un correlato verbal correspondiente. En ello, los autores adolecen del mismo problema en la literatura que critican.

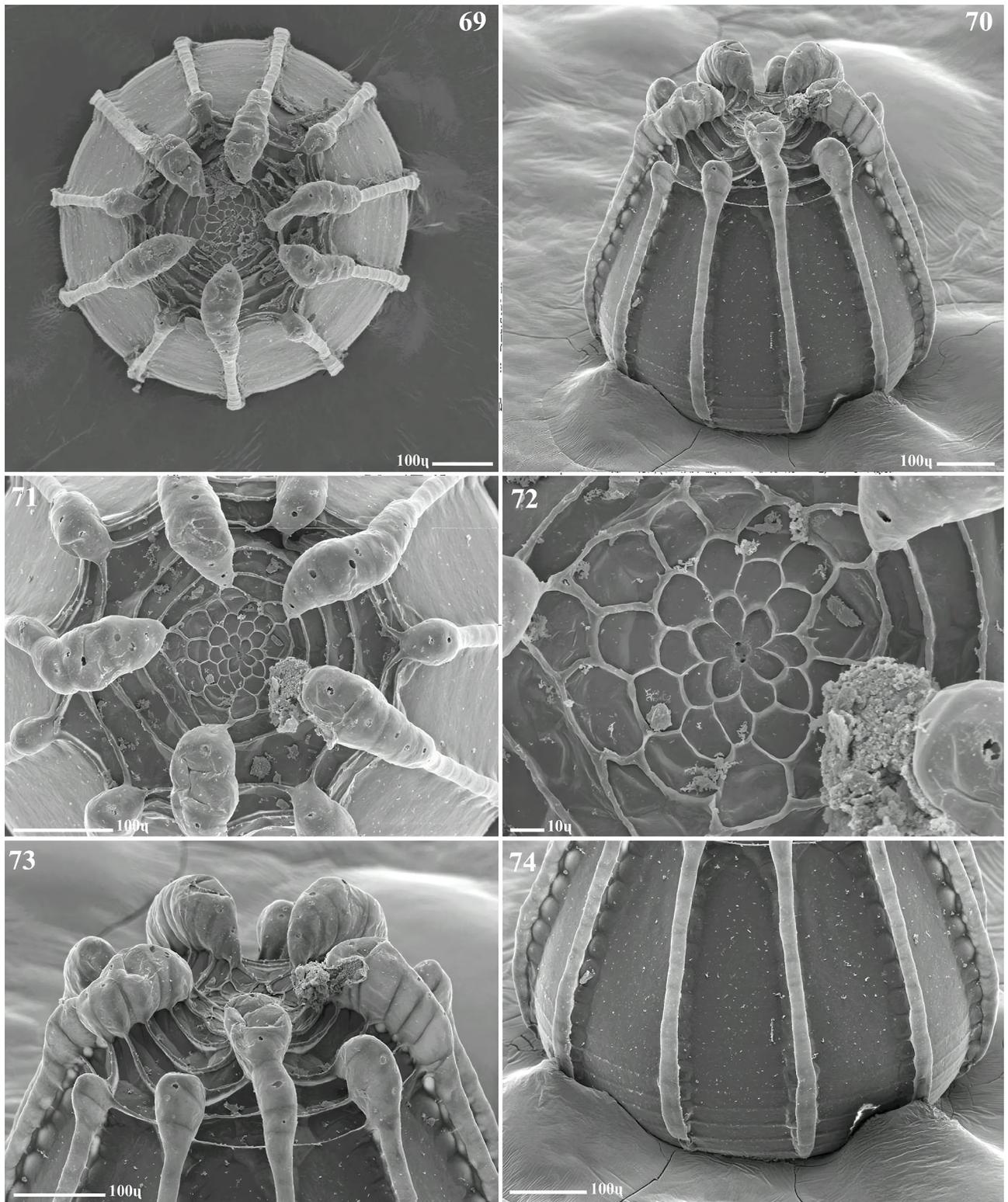
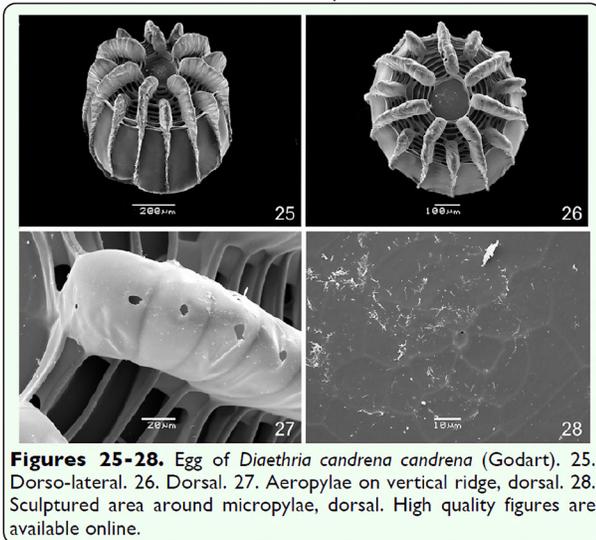


Figura 37. Ejemplo de lámina completa con imágenes obtenidas del MEB, tomado de Leite (2014: 46).

A



Figures 25-28. Egg of *Diaethria candrena candrena* (Godart). 25. Dorso-lateral. 26. Dorsal. 27. Aeropylae on vertical ridge, dorsal. 28. Sculptured area around micropylae, dorsal. High quality figures are available online.

B

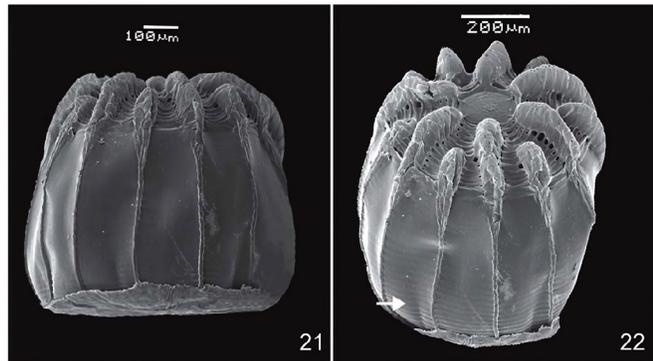
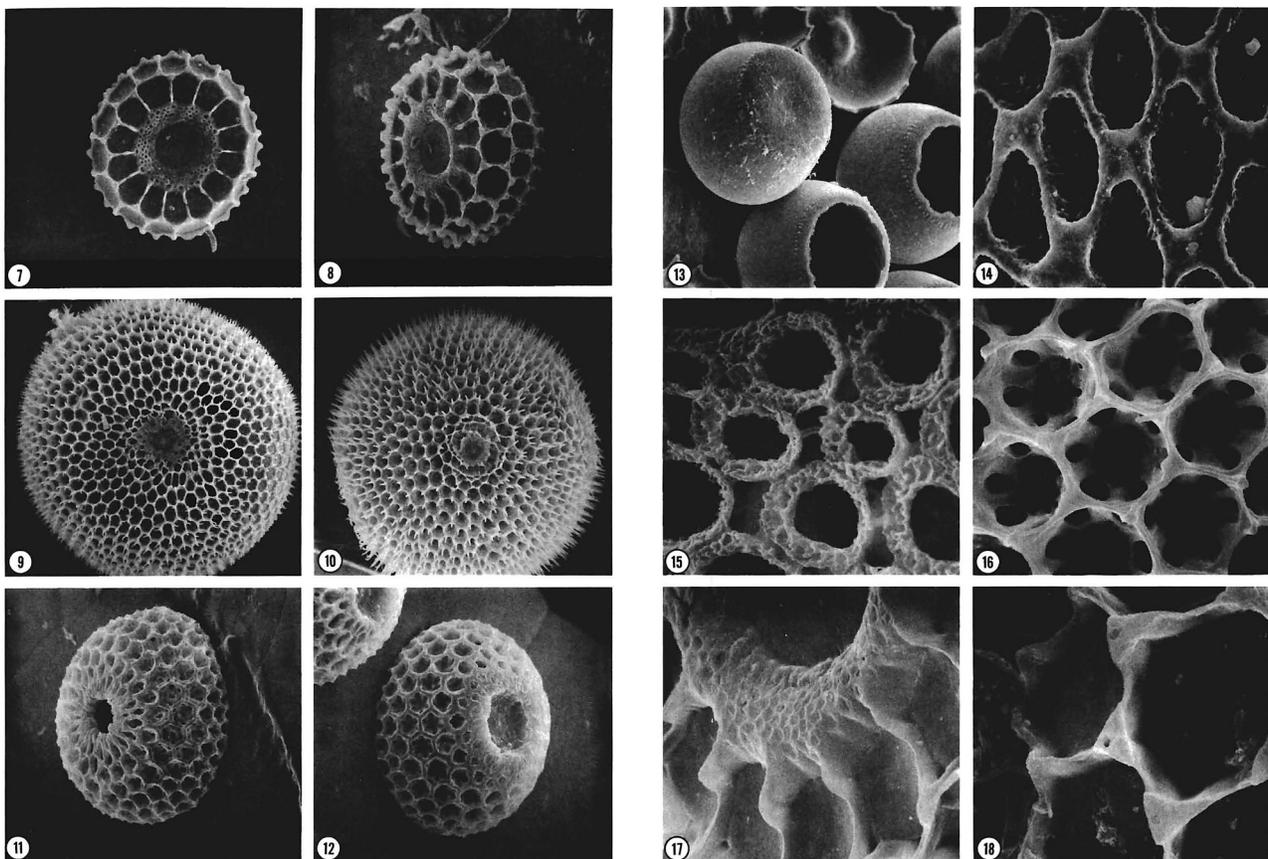


Figura 38. Imágenes exocoriónicas modificadas de Dias *et al.* (2012: 10 A), (2014: 13 B). Algunas fueron reelaboradas quírográficamente, analizadas y aprovechadas en mayor medida por Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Urbe *et al.* 2015).



Figs. 7-12. SEM photos of eggs of Riodinidae, 60×. 7, *Calephelis perditalis*; 8, *C. rawsoni*; 9, *Apodemia mormo mejicana*; 10, *A. chisosensis*; 11, *A. palmeri*; 12, *A. walkeri*. Photographs reduced to 0.58 of original size.

Figs. 13-18. Eggs of Riodinidae and Lycaenidae. 13, *Euselasia hieronymi* hatched and unhatched eggs, 60×; 14, Porous plastron in *Brephidium pseudosea*, 600×; 15, Rib surfaces in transition zone of *Emesis emisea*, 1800×; 16, Inverted funnel-shaped meshwork and aeropylae in *Emesis tegula*, 360×; 17, Flying buttress ribs near collar of *Calephelis rawsoni*, 300×; 18, Aeropylae on rib junctures, lateral area of *C. rawsoni*, 360×. Photographs reduced to 0.58 or original size.

Figura 39. Ejemplos de láminas tomadas de Downey y Allyn (1980: *Figures 7-18*).

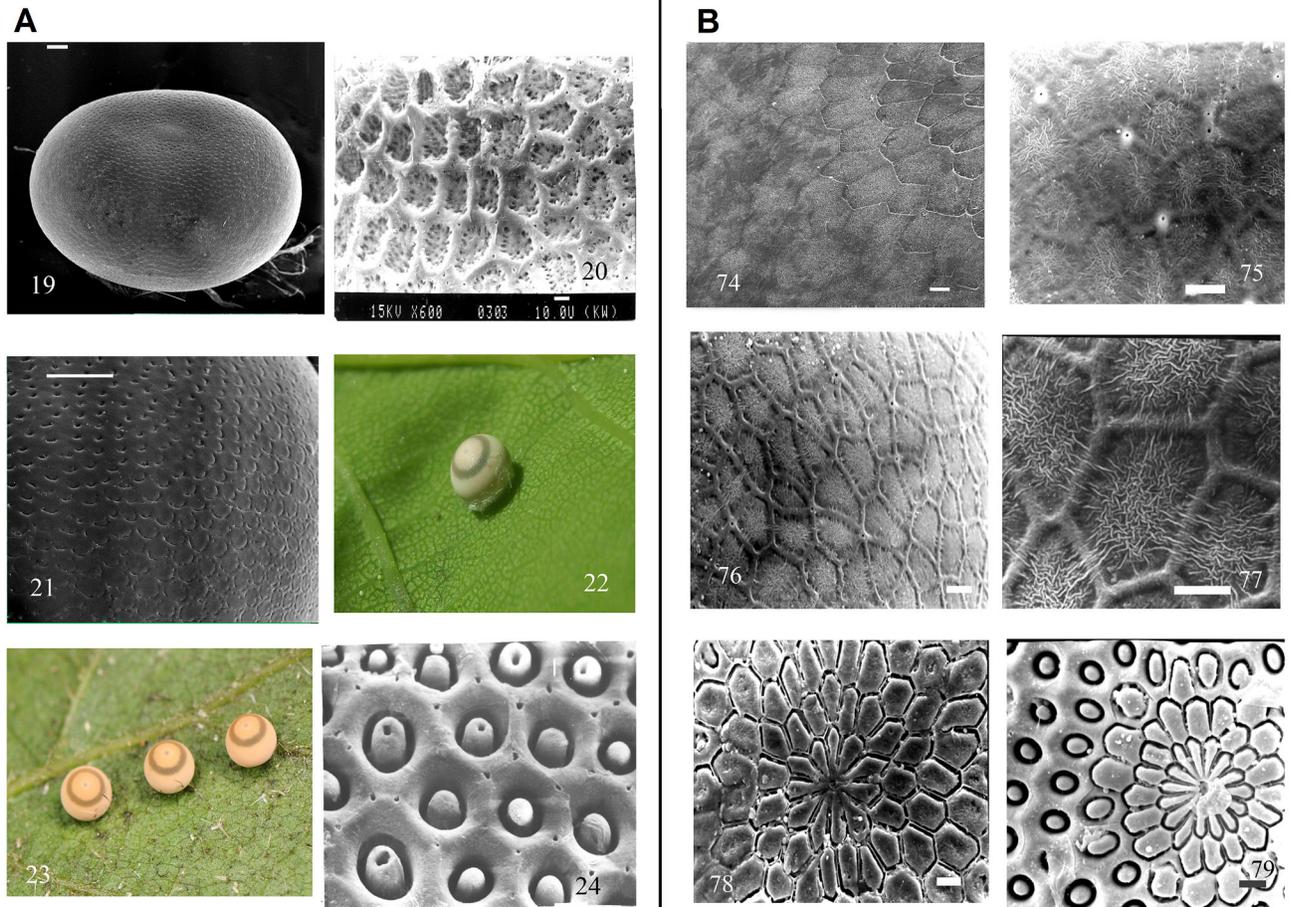


Figura 40. Ejemplos de láminas tomadas de Dolinskaya (2019: 212, 225) en que se combinan fotografías con imágenes del MEB (A), acompañadas de acercamientos y descripciones de retículas exocoriónicas (B).

EJES Y CRESTAS

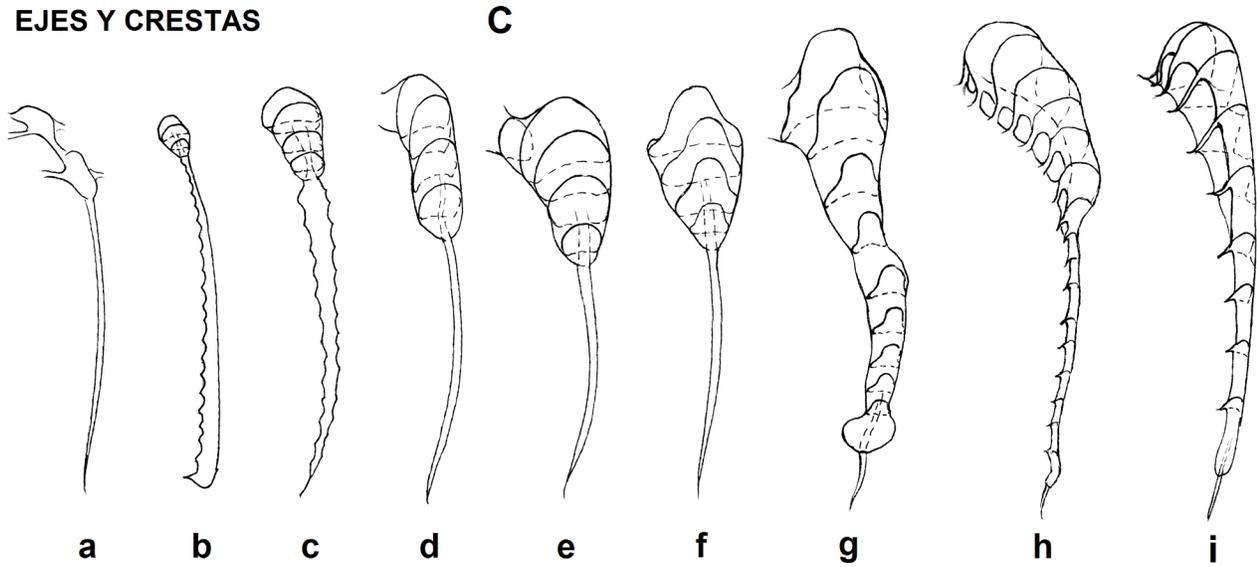
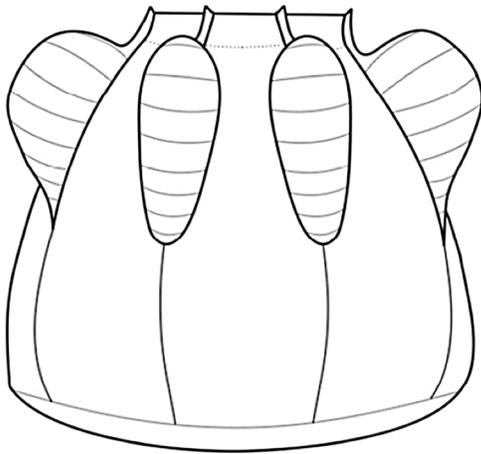
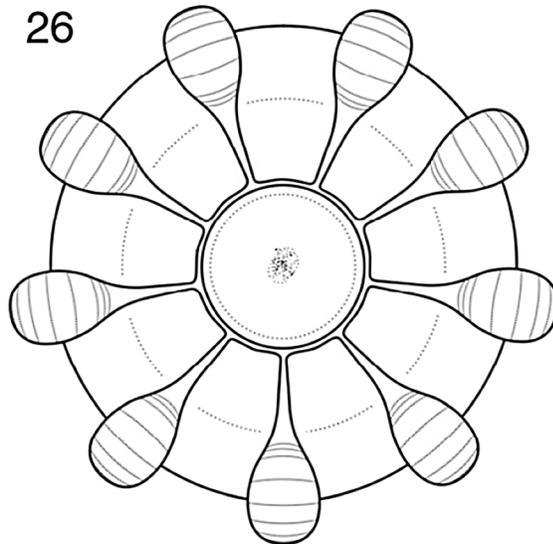


Figura 41. Esquema de tipos de estructuras exocoriónicas longitudinales en el grupo ‘crestado’ de Biblidinae; algunas se obtuvieron a partir del MEB; tomado incluido en Nieves-Uribe *et al.*, (2016c: 589). Su tipificación, ordenamiento, polarización e identificación de posibles tendencias, permiten promover una interpretación filogenética de la distribución de caracteres observados.

25



26



Figs. 25–26. *Temenis laothoe meridionalis*. Egg: 25, lateral view; 26, dorsal view. Scale = 1 mm.

Figura 42. Esquema de *Temenis laothoe meridionalis*, que acompaña y complementa fotografías e imágenes del MEB de la especie; tomado de Salik *et al.* (2015: 20).