



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA  
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS/  
FACULTAD DE CIENCIAS/  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FILOSÓFICAS

**ESTILOS DE REPRESENTACIÓN Y VIRTUDES EPISTÉMICAS:  
LEVANTAMIENTO DE UN SISTEMA DE CARACTERES EN EL EXOCORION DE  
PAPILIONOIDEA (INSECTA: LEPIDOPTERA)**

TESIS QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
DOCTOR EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA  
(FILOSOFÍA DE LA CIENCIA)

**PRESENTA:**

Adrián Emilio Flores Gallardo

Dr. Jorge Enrique Llorente Bousquets - Tutor (Titular-FC)

Dr. Mario Eugenio Casanueva López (Titular-UAM-C)

Dr. Axel Arturo Barceló Aspeitia (Titular-IIFs)

Dr. Maximiliano Martínez Bohórquez (Suplente-UAM-C)

Dr. David Nahum Espinosa Organista (Suplente-FESZ)

Ciudad de México, junio, 2024



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

*A mi madre, Dulce María Flores Gallardo. A mi madrina, Alma Isabel Flores Gallardo. A CONAHCyT, Beca Nacional (CVU: 783477). A los miembros del comité tutor y del jurado: Mario Eugenio Casanueva López, Axel Arturo Barceló Aspeitia, Maximiliano Martínez Bohórquez y David Nahum Espinosa Organista. A mis colegas: Sandra Nieves Uribe, Blanca Claudia Hernández Mejía, Diana Jimena Castro Gerardino, Isabel Vargas Fernández y Omar Ávalos Hernández. A mi maestro y amigo, Aldi De Oyarzabal Salcedo.*

*A mi mentor, Jorge Enrique Llorente Bousquets.*

*A todos, por todo, muchas gracias.*

# **Estilos de representación y virtudes epistémicas**

Levantamiento de un sistema de caracteres en el exocorion de  
Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera)



# Índice

Prólogo 7

Al lector involucrado en sistemática... 8

Introducción 9

I. Imágenes exocoriónicas en morfología y sistemática de Papilionoidea 12

I.1. Antecedentes 12

I.1.1. Representaciones científicas prelinneanas de exocoriones de Lepidoptera 14

I.1.1.1. Aldrovandi y Moffet 16

I.1.1.2. Hooke 20

I.1.1.3. Malphigi 24

I.1.1.4. Merian y Albin 28

I.1.1.5. Swammerdam 34

I.1.1.6. Harris 37

I.1.1.7. Scudder 40

I.1.2. El exocorion como sistema de caracteres en Lepidoptera 47

I.1.2.1. Chapman 47

I.1.2.2. Döring 49

I.1.3. Estilos de representación exocoriónica: un estudio crítico 52

I.1.3.1. Quirografías exocoriónicas 53

I.1.3.2. Fotografías exocoriónicas 61

I.1.3.3. Imágenes exocoriónicas por microscopio electrónico de barrido (MEB) 70

I.2. Caracteres exocoriónicos en la propuesta de Llorente-Bousquets y colaboradores 85

I.2.1. Llorente-Bousquets y su interés taxonómico en estructuras ovocíticas: breve historia 85

I.2.2. Técnicas de representación exocoriónica propuestas por Llorente-Bousquets y colaboradores 95

I.2.2.1. Obtención y preparación del material biológico: recolecta y disecciones 95

I.2.2.2. Obtención de fotografías e imágenes del MEB: técnicas complementarias 98

I.2.2.3. *Stacking* manual de conjuntos de fotografías 100

I.2.2.4. Limpieza, ecualización y desaturación digital selectiva de fotografías compuestas 105

I.2.2.5. Elaboración de quirografías descriptivo-realistas 107

I.2.2.6. Quirografías vs. fotografías: por qué la preferencia por las primeras 110

I.2.2.7. Evento clave: caracterización de la microrretícula a partir de quirografías 112

I.2.2.8. Elaboración colectiva de esquemas: MEB y depuración de quirografías 116

I.2.2.9. Interpretación de secuencias de formas como posibles tendencias evolutivas 129

I.2.2.10. Técnicas de representación exocoriónica: resumen y diagramas de flujo 132

I.3. Conclusiones de la sección I 136

II. Imágenes exocoriónicas y científicidad	138
II.1. Concepción filogenética de la propuesta de Llorente-Bousquets y colaboradores	138
II.1.1. Relaciones filogenéticas como fundamento científico para la sistemática	139
II.1.1.1. La labor central de la sistemática filogenética	141
II.1.1.2. El semaforonte como unidad empírica del análisis filogenético	144
II.1.1.3. La monofilia como fundamento de la clasificación natural	146
II.1.1.4. La heterobatmia como condición de posibilidad del análisis filogenético	150
II.1.2. Hipótesis filogenéticas como abducciones explicativas	154
II.1.2.1. La Teoría de Descendencia con Modificación (TDM)	158
II.1.3. El problema de las sinapomorfías como evidencia de monofilia	160
II.1.3.1. Parsimonia filogenética o 'cladista' (PaC)	162
II.1.3.1.1. Principio de Uniformidad de la naturaleza (PU) y Principio de Causa Común (PCC)	168
II.1.3.1.2. Requisito de Evidencia Total (RET)	172
II.1.3.1.3. <i>Tests</i> independientes y severos de hipótesis filogenéticas	174
II.1.3.2. Máxima verosimilitud y bayesianismo	177
II.1.3.2.1. Máxima verosimilitud filogenética	178
II.1.3.2.2. Bayesianismo filogenético	180
II.1.3.3. Evidencia de monofilia más allá de la similitud	182
II.1.3.3.1. Gradualismo, Triple(s) paralelismo(s) y polarización de caracteres	182
II.1.3.3.1.1. 'Método genético' y polarización previa de caracteres	190
II.1.3.3.2. Principio de Consiliencia Inductiva (PCI)	192
II.1.3.3.3. Principio de Triple Consiliencia con Intergrados (3PCI)	196
II.1.3.4. Modelo extendido de parsimonia (PAR+): resumen y relaciones lógicas	198
II.1.3.4.1. Ejemplo de aplicación de PAR+: hipótesis de Klots (hK)	200
II.1.4. Caracteres exocoriónicos en sistemática filogenética de Papilionoidea	209
II.2. Imágenes exocoriónicas como representaciones pictóricas	214
II.2.1. Imágenes exocoriónicas como representantes de caracteres vs. rasgos	217
II.2.2. Estilos de representación pictórica del exocorion en Lepidoptera	218
II.2.2.1. Quirografía	221
II.2.2.1.1. Quirografía diagramático-estructural	222
II.2.2.1.1.1. Morfología	222
II.2.2.1.1.2. Estructura	225
II.2.2.1.1.3. Diagrama o esquema	228
II.2.2.1.1.4. Esquema letrado	229
II.2.2.1.1.5. <i>Characteristica</i> o <i>Begriffsschrift</i> (conceptografía)	234
II.2.2.1.1.6. La no-ilustración científica: precisión y exactitud	239
II.2.2.2. Imágenes como herramientas: dimensiones epistémica y ergonómica	241

II.3. Concepción procesual de las imágenes exocoriónicas en la propuesta de Llorente-Bousquets y colaboradores.	245
II.3.1. Virtudes epistémicas de imágenes científicas	245
II.3.1.1. Fidelidad con la Naturaleza (TtN)	247
II.3.1.1.1. Fidelidad con la Naturaleza Esencial (TtNE)	250
II.3.1.2. Objetividad Mecánica (MO)	252
II.3.1.2.1. Objetividad Apriorista (AO)	253
II.3.1.2.2. Objetividad Apriorista Pluralista (PAO)	258
II.3.1.3. Objetividad Estructural (SO)	262
II.3.1.4. Juicio Entrenado (TJ)	265
II.3.1.4.1. Juicio Entrenado Wittgensteiniano (TJW)	267
II.3.1.4.2. Fidelidad con la Naturaleza Goetheana (TtNG)	270
II.3.2. Modelo extendido de virtudes epistémicas (D&G+): resumen y relaciones lógicas	273
II.3.3. D&G+ en la historia y producción de imágenes exocoriónicas	275
II.3.4. Modo Objetivo-Natural (MON) y Metaprincipio colaborativo de división del trabajo representacional y epistémico en Imágenes Científicas (MpIC)	283
II.4. Conclusiones de la sección II	289
Conclusiones generales	294
Glosario	297
Abreviaturas	305
Referencias	308

## Prólogo

El presente ensayo en filosofía de la ciencia, concebido como tesis doctoral, constituye un estudio de caso sobre una línea de investigación científica en curso; en la cual, desde hace una década, el autor participa como coautor y en la producción colectiva de las imágenes técnicas requeridas. Por ello, el presente estudio ofrece una mirada interna y profunda del caso bajo escrutinio, con conocimiento de primera mano sobre los eventos y prácticas descritas. El autor ha contado con el apoyo y la guía constantes de especialistas dentro del equipo de trabajo, durante los proyectos de investigación en ciencia y filosofía que fueron realizados en paralelo.

Esta situación dio al autor ventajas estratégicas que posibilitaron un desarrollo cuidadoso y meticuloso del presente estudio crítico. Sin embargo, por las mismas razones, el estudio corre el riesgo de poseer sesgos de confirmación en las interpretaciones, discusiones y conclusiones ofrecidas. Al final, será cada lector quien —también desde su situación particular— juzgue los resultados del estudio. Los resultados que se consideren positivos son mérito colectivo del equipo de trabajo; los que no, son principalmente responsabilidad del autor.

### *Al lector involucrado en sistemática...*

La sistemática, en tanto ciencia de la clasificación de los seres vivos, adolece de una tensión histórica entre realismo y nominalismo que sigue sin resolverse. En particular, por la influencia de la taxonomía numérica en el cladismo de patrón, la sistemática filogenética contemporánea enfrenta un giro hacia la instrumentalización. Esta situación parece comprometer su cientificidad, toda vez que las prácticas se desvinculan cada vez más de fundamentos ontológicos, y se desconocen u omiten problemas lógicos o epistemológicos presentes en sus métodos.

Las cualidades de realismo y cientificidad de una clasificación biológica, tienen repercusiones directas en el cálculo de la biodiversidad reportada por sus resultados, con implicaciones sociales, políticas y económicas. El esfuerzo y recursos provenientes de fondos públicos, invertidos en la preservación de la biodiversidad, no deberían dilapidarse en un inventario artificialmente inflado de especies protegidas, como tampoco denegarse con base en un cálculo incorrectamente reducido. Programas de alimentación y de salud pública, que dependen de la identificación y control de plagas o vectores de enfermedades, pueden fracasar a causa de una diagnosis incorrecta, inexacta o imprecisa.

Los estudiantes, profesores e investigadores en sistemática, así como sus colaboradores y estudiosos en temas metacientíficos, tenemos la responsabilidad de evaluar de manera crítica y autocrítica los métodos utilizados y resultados obtenidos. El presente estudio constituye un esfuerzo en ese sentido.

# Introducción

«Si veo el objeto creado, indago en su creación y sigo este proceso tan atrás como pueda, encontraré una serie de pasos [...] pero la naturaleza no deja espacios, así que, al final, tendré que ver esa progresión de actividad ininterrumpida como un todo.»

«Hablamos demasiado, de hecho. Deberíamos hablar menos y dibujar más. Por mi parte, desearía dejar de hablar por completo y, como la naturaleza creadora, expresarme solo en dibujos.»

—Johann W. von Goethe

La pregunta principal a responder en el presente estudio es: *¿qué da científicidad a las imágenes exocoriónicas de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) producidas por Llorente-Bousquets y colaboradores?* La respuesta global es la propuesta de dos modelos epistemológicos, sobre parsimonia en la producción de hipótesis científicas y para el estudio de imágenes científicas en general, junto con un modo representacional adicional y un metaprincipio regulador.

La pregunta que motiva la investigación, en tanto estudio de caso en filosofía de la ciencia, es pertinente por dos motivos: i) la novedad relativa del exocorion —*i.e.* cascarón o capa más externa de los huevo de mariposas y otros insectos— como sistema de caracteres en sistemática filogenética de Lepidoptera; ii) la cualidad *sui generis* de las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., al no pertenecer a un solo estilo convencional de representación en la literatura, tanto en sus resultados como en sus técnicas de producción. La estrategia de respuesta adoptada es subsumir la pregunta a modelos previos de científicidad, tanto para hipótesis filogenéticas como para imágenes en general; los cuales, como producto de su aplicación al caso, son revisados de manera crítica, refinados y extendidos. Así, el estudio constituye un proceso inferencial doble, *top-down* y *bottom-up*, analítico y sintético, de filosofía general de la ciencia a un caso particular y de regreso.

Dadas la especificidad del caso y la pregunta sobre el mismo, el estudio se ubica en la intersección entre estética y epistemología. En particular, la pregunta requiere una respuesta en el contexto de la práctica científica en que sitúa, *i.e.* morfología entomológica aplicada a sistemática filogenética *sensu* Hennig (1965, 1966). Las unidades de análisis elegidas, en función de su correlación estrecha en el caso bajo estudio, son: i) ‘estilos’ *sensu* Bredekamp *et al.* (2015), como demarcadores y tipificadores de imágenes técnicas; ii) ‘virtudes epistémicas’ *sensu* Kuhn (1997) y *sensu* Daston & Galison (2007), como criterios de elección y demarcadores de científicidad para contenidos epistémicos verbales o pictóricos, respectivamente. El enfoque del estudio es principalmente epistemológico; pero la discusión del caso involucra aspectos históricos, semánticos, ontológicos, lógicos y tecnológicos. Como resultado de este pluralismo temático, el estudio presenta también cierto pluralismo metodológico. No obstante, los ejes principales para el tratamiento de problemas y exposición de resultados son herramientas de análisis lógico y conceptual, desde un enfoque axiológico-epistemológico, en la elucidación de conceptos y teorías científicas o metacientíficas.

El estudio se divide en dos grandes secciones, que comprenden sus partes descriptiva y evaluativa. En la sección I: I.1) se presenta un estudio histórico-crítico sobre representación de exocoriones de Lepidoptera en obras prelinneas selectas, así como entre ejemplos contemporáneos y antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente-Bousquets y cols., organizados según sus estilos de producción de imágenes: quirografía, fotografía y microscopio electrónico de barrido (MEB); I.2) se exponen en detalle las técnicas actuales de producción de imágenes de Llorente-Bousquets y cols., resumidas en dos diagramas de flujo. En la sección II, se presentan y discuten marcos teóricos relevantes para entender y evaluar dichas imágenes como herramientas epistémicas, *i.e.* generadoras y transmisoras de conocimiento. Las imágenes exocoriónicas se analizan según tres aspectos enlazados: II.1) su labor global de representar un sistema de caracteres morfológicos, útiles en la abducción de hipótesis filogenéticas; II.2) producirse mediante varios estilos, que poseen funciones representacionales y epistémicas distintas; II.3) poseer científicidad en la medida en que dichas imágenes y las hipótesis filogenéticas que inducen, actualizan virtudes epistémicas distribuidas de manera coherente y colaborativa. Como resultados generales y generalizables del estudio, se proponen dos modelos epistemológicos, un modo representacional y un metaprincipio regulador, para el estudio y evaluación de parsimonia explicativa y de imágenes científicas: *Modelo extendido de parsimonia* (PAR+), *Modelo extendido de Virtudes Epistémicas* (D&G+), *Modo Objetivo-Natural* (MON) y *Metaprincipio colaborativo de división del trabajo representacional y epistémico en Imágenes Científicas* (MpIC).

El fin epistémico global de las imágenes estudiadas, es representar un sistema de caracteres morfológicos útiles en la abducción de hipótesis filogenéticas. El estudio muestra que esto se logra mediante un proceso ordenado y estandarizado de investigación y conceptualización; el cual incluye, como parte de la conceptualización visual y pre-verbal de caracteres, la producción sucesiva de imágenes a través de técnicas y estilos diversos, de manera colectiva y colaborativa. La fase final de este sub-proceso es el quirografado de esquemas letrados, como representaciones ‘puente’ entre contenidos pictóricos y verbales. La contribución clave del estilo *sui generis* de Llorente-Bousquets y cols., es la esquematización de patrones secuenciales observables entre caracteres, interpretados como fases de posibles procesos morfogenéticos entre estados polarizados o polarizables de caracteres. El estudio muestra que a esta metodología subyacen concepciones de científicidad anteriores —tanto en sentido histórico como lógico-epistemológico— a las teorías filogenéticas de Hennig (1965, 1966), Haeckel (1866) y Darwin (1859); e.g. ‘lógica de ejemplares’ prelinneana *sensu* Neri (2011), *characteristica universalis* de Leibniz (1679) y ‘método genético’ de Goethe (1790; en Goethe 2009). El estudio plantea estas analogías con casos históricos revalorados, como parte de la problematización de prácticas científicas actuales.

El estudio posee un enfoque principalmente epistemológico, en tanto se pregunta por la científicidad del caso y de manera ortogonal a la pregunta ontológica por su realismo. La pregunta epistemológica se responde desde un enfoque axiológico gradualista y pluralista, en el que un contenido se considera científico en la medida en que posee virtudes epistémicas coherentes con fines epistémicos diversos. Para el estudio y evaluación de las contribuciones del caso en sistemática filogenética, la virtud rectora es una versión elucidada de la ‘simplicidad’ de Kuhn (1997) como parsimonia explicativa, basada en la consiliencia de inducciones de Whewell (1840), así como en estudios críticos de Sober (1988, 1989, 1994, 2000, 2015, 2008) y de Fitzhugh (2006). Para el estudio y evaluación del caso *qua* grupo de imágenes, se retomó y extendió el modelo de cuatro virtudes epistémicas de Daston & Galison (2007), producto de su investigación histórico-epistemológica de la objetividad como criterio demarcador de científicidad. El resultado es un modelo neokantiano de nueve virtudes epistémicas, junto con sus relaciones lógicas internas, un modo representacional adicional y un metaprincipio regulador. El modelo alcanzado permite estudiar y evaluar la científicidad de imágenes de estilos distintos, no solo ni principalmente como productos terminados, sino a lo largo de sus procesos de generación, intervención, interpretación y usos dirigidos a fines epistémicos diversos. El metaprincipio regulador del modelo enfatiza la necesidad de un trabajo colectivo, distribuido de manera coherente y colaborativa, para el éxito representacional y epistémico en la producción y usos de imágenes científicas.



# I. Imágenes exocoriónicas en morfología y sistemática de Papilionoidea

En esta primera sección, se ofrece una descripción del caso de práctica científica que motiva el presente estudio filosófico: uso de caracteres del exocorion en morfología y sistemática filogenética de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera), según la propuesta de Llorente-Bousquets y colaboradores. Se presentan sus principales antecedentes en la literatura, desarrollo histórico y técnicas estandarizadas actuales de producción. Esta primera sección constituye la parte descriptiva del estudio, cuya discusión filosófica se realiza en el segundo capítulo. La pregunta filosófica principal a responder es: *¿qué da científicidad a las imágenes exocoriónicas de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera)<sup>1</sup> producidas por Llorente-Bousquets y colaboradores?* La pregunta es pertinente, dada la novedad relativa de este sistema de caracteres y la cualidad *sui generis* de las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., en el sentido de no pertenecer a un solo ‘estilo’ (*sensu* Bredekamp *et al.* 2015) de representación exocoriónica en la literatura, tanto en sus resultados como en sus técnicas de producción. Para ello, en la segunda sección del estudio se ofrecerán marcos teóricos para entender y evaluar dichas imágenes exocoriónicas como herramientas epistémicas, *i.e.* generadoras y transmisoras de conocimiento —en este caso— científico.

## I.1. Antecedentes

Se ofrece un estudio histórico sobre representación pictórica de exocoriones de Lepidoptera, en tratados científicos de autores prelinneanos selectos 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, para comparar y discutir sus aportaciones respectivas en estudios exocoriónicos de Papilionoidea. 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), sino 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 según

---

<sup>1</sup> Papilionoidea es una superfamilia del orden Lepidoptera. *Grosso modo*, incluye ‘mariposas’ (antes Rhopalocera, o lepidópteros diurnos y con antenas terminadas en mazas) y excluye ‘polillas’ (antes Heterocera, lepidópteros nocturnos y con antenas de formas variadas).

la aparición de sus tecnologías de producción asociadas: ilustraciones hechas a mano o ‘quirografías’ (*sensu* Gubern 2017: 197, 201), fotografías e imágenes obtenidas a partir del microscopio electrónico de barrido (MEB). Esta división temática posibilita su estudio ulterior a través de ‘virtudes epistémicas’ propuestas por Daston & Galison (2007), revisadas a través de un modelo extendido, como herramienta epistemológica en el estudio y evaluación de imágenes científicas.

Entre sus diferentes escuelas (*e.g.* evolutiva, fenética o filogenética, según Wiley & 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 (*ranking*).<sup>2</sup> Para ello, los caracteres deben ser suficientemente invariantes dentro de la especie o grupo que se espera demarcar con ellos, y diferentes de los encontrados en otros tales grupos.<sup>3</sup> 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 lleva 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 apenas empieza a explorarse a profundidad. Nieves-Uribe *et al.* (2019: 1) han ofrecido un resumen ampliamente documentado de esta historia;<sup>4</sup> a continuación, se

---

<sup>2</sup> En literatura histórica y filosófica de sistemática filogenética (*e.g.* Hamilton 2014: 91), se distinguen las labores y estrategias relacionadas con el diagnóstico y agrupación de organismos (*grouping*), de aquellas relacionadas con la asignación al grupo obtenido de un nombre convencional dentro de la jerarquía linnena (*ranking*). La distinción es relevante para la definición de caracteres propuesta a continuación.

<sup>3</sup> La definición propuesta se ampara en la diferencia entre rasgo (*trait*) y carácter (*character*) *sensu* Wheeler & Platnick (2000), basados en Nixon & Wheeler (1990). Según esta definición, los caracteres serían rasgos exclusivos de una sola especie, *i.e.* autapomorfías *sensu* Hennig (1965, 1966). Sin embargo, el descubrimiento de caracteres compartidos entre especies, *i.e.* sinapomorfías *sensu* Hennig (1965, 1966), es la condición de posibilidad de encontrar relaciones filogenéticas. La solución de esta aparente contradicción requiere de un análisis conceptual cuidadoso. En las secciones II.1 y II.2.1, se clarifican y acotan las nociones de sistematicidad y de carácter en el contexto de la sistemática filogenética hennigiana y en otros contextos de estudios morfológicos.

<sup>4</sup> Dicen Nieves-Uribe *et al.* (2019: 1):

In Lepidoptera, as in other groups of insects, classification is based mostly on characters of the imago. However, several authors emphasize the importance of incorporating features of the immature stages—eggs, larvae, and pupae— because they are a useful source of evidence for phylogenetic reconstruction at various taxonomic levels (Freitas & Brown 2004; Hernández-Mejía *et al.* 2014b; Nieves-Uribe *et al.* 2017b). Several authors have demonstrated the potential of these characters for resolving natural groups (*e.g.*, Müller 1886; Clark 1947, 1948; Harvey 1991; Freitas & Brown 2004). Nonetheless, few studies include detailed studies of the chorion. The eggshell, specifically its outermost layer called the exochorion, shows a remarkable diversity of ornamentation, and as such may be diagnostic at some taxonomic levels and therefore important for the development of phylogenetic hypotheses.

Few studies have examined the chorionic morphology of Lepidoptera. Döring (1955) was a pioneer, describing and illustrating many taxa. Other notable works are those by Peterson (1948, 1960, 1961, 1962, 1963a,b, 1964,

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 cols. 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.

### **I.1.1. Representaciones científicas prelinneanas de exocoriones de Lepidoptera**

Es su estudio histórico, *The insect and the image: visualizing nature in early modern Europe*, Janice Neri (2011) 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), resulta más productivo explorar su construcción como temas artísticos o científicos; toda vez que sus métodos de producción alcanzaron estándares representacionales. En particular, la representación pictórica 'objetiva' de insectos, como parte de su estudio científico, obedece a lo que Neri llama 'lógica de ejemplares' (*specimen logic*), i.e. transformación de la naturaleza viva en de 'objetos', al separar organismos individuales de su ambiente y visualizarlos en solitario, sobre un fondo blanco, de manera descontextualizada.<sup>5</sup> En el esbozo histórico que sigue, se coincide con el enfoque historiográfico de Neri,

---

1965a, b, 1966, 1967a,b, 1968, 1970), with general descriptions and illustrations of eggs of several families of Lepidoptera. Most recently, some studies have discussed the eggs in butterfly species, although they often include only brief descriptions with minimal information regarding size, color, and time of development of the embryo before hatching; almost all of them refer to the starting of the life cycle or oviposition (see Leite *et al.* 2012; Salik *et al.* 2015).

Exochorion morphology as a character system in Lepidoptera is currently explored using scanning electron microscopy (SEM) or methylene blue stain (methionine chloride) under an optical microscope. Examples include Noctuidae (Dolinskaya 2010, 2011; Dolinskaya & Geryak 2010; Dolinskaya & Ponomarenko 2013); HesperIIDae (Hernández-Roldán *et al.* 2012); Pieridae (Eitschberger & Ströhle 1990; Hernandez-Mejía *et al.* 2013, 2014a,b, 2015; Nieves-Uribe *et al.* 2016a,b,c, 2018a,b); Lycaenidae (Downey & Allyn 1981; Munguira *et al.* 2015); Riodinidae (Downey & Allyn 1980); Satyrinae (Thomson 1992; García-Barros & Martín 1995); Heliconiini (Dell'Erba *et al.* 2005); Biblidinae (Nieves-Uribe *et al.* 2015, 2016d, 2017a,b). The authors of more detailed descriptions in Pieridae (Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino 2007, 2008; Hernández-Mejía *et al.* 2013, 2014a,b, 2015; Nieves-Uribe *et al.* 2016a,b,c, 2018a,b) and Biblidinae (Nieves-Uribe *et al.* 2015, 2016d, 2017a,b) have explored exochorion morphology as a character system in Papilionoidea and have compared their results to previously published studies. The exochorion offers a unique morphological system that can be improved upon with, for example, ultrastructure studies and with the analysis of polypeptide composition of the exochorion (Nieves-Uribe *et al.* 2016d). The eggshell that encases the zygote is a product derived from the imago (females) to protect the egg and the future embryo (Hinton 1981; Telfer 2009; Srivastava & Kumar 2016).

<sup>5</sup> Dice Neri (2011: xi, xiii, xv):

In transforming insects into both subjects and objects, image makers and other early modern practitioners made use of a visual strategy I call “specimen logic.” [...] Specimen logic turns nature into object by decontextualizing select creatures and items—that is, by removing them from their habitats, environments, and settings. [...] Insects—or rather, certain types of insects—meet the criteria of specimen logic and were thus well suited to the broader impulse to

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.

En general, los huevos de Lepidoptera miden entre 0.5 y 1 mm. Por ello, una historia de la representación pictórica del exocorion como sistema de caracteres, comienza necesariamente con la tecnología que permitió visualizarlos y escrutarlos en detalle, *i.e.* la microscopía europea del siglo XVII. La historia de la representación pictórica de insectos se remonta mucho antes y en culturas diversas;<sup>6</sup> sin embargo, por acotamiento tecnológico y temático, la revisión histórica propuesta a continuación comienza con la primera ilustración micrográfica conocida de un huevo de Lepidoptera, incluida en *Micrographia* de Robert Hooke (1665). Se añade un par de obras previas como antecedentes (Moffet 1634 y Aldrovandi 1602) por tres razones principales: i) su consideración historiográfica como obras fundacionales de la entomología *sensu lato*, entendida como el estudio científico de insectos y otros artrópodos terrestres;<sup>7</sup> ii) la manera en que texto e imágenes se articulan en ellas, lo que incluye ilustraciones de huevos de Lepidoptera en oviposición; iii) constituir obras relevantes en el marco de la 'lógica de ejemplares' *sensu Neri* (2011), como fundamento de la nueva ciencia de la entomología.

---

visualize nature as a collection of objects. [...] Moving beyond the criteria of first discovery or publication allows us to explore the questions that arise when considering that [several] men were working on their separate studies of insects during the same time and devising remarkably similar methods despite their probable ignorance of each other's research. [...] Joris Hoefnagel was not the first artist to paint insects; Robert Hooke was not the first to observe and represent insects with the aid of the microscope; and Maria Sibylla Merian was not the first to depict the stages of insect metamorphosis. [...] the establishment of insects as subject matter was not a linear process but was instead a phenomenon that took place across a wide range of practitioners, contexts, and geographical locations. [...] As such, not all early modern European makers of insect imagery appear in this study. The images and image makers that I examine were selected based on their capacity to help understand the central concerns of my work.

<sup>6</sup> A guisa de ejemplos, Knight (1977), Blum (1998), Salmon (2000), Ball (2004) y Bass (2019) ofrecen estudios históricos sobre ilustración entomológica en Europa y Estados Unidos. Por su parte, Beutelspacher (1998) aporta un estudio etnobiológico sobre conocimiento, representación y estrategias prehispánicas para el nombramiento de especies mexicanas de mariposas. Gracias a Jorge Llorente-Bousquets por su orientación en el tema.

<sup>7</sup> Dice Ball (2004: 1, 9, 11):

A part of the more general field of zoology, entomology is defined broadly as the study of insects. But "insect" is used in two senses. The first is a general one, including terrestrial-based arthropods: hexapods (dragonflies, grasshoppers, beetles, moths and butterflies, etc.), arachnids (spiders, mites, and ticks), and myriapods (centipeds and millipeds). The second is specific to just the hexapods. [...] As a field of scientific endeavour, entomology did not exist before publication of the first Renaissance-age book devoted to insects [...] *De animalibus insectorum libri septem*, by Ulisse Aldrovandi [...] which may be regarded as the first textbook of entomology, was organized according to the principles established by Aristotle (circa 350 BCE). [...] Another pioneering entomologist, an English "doctor of physick", was Thomas Moffet [...] He produced another treatment of insects, *Insectorum sive minimorum animalium theatrum* [...] Like Aldrovandi's tome, the figures are enabling ready comparison of verbal description an image.

Morfológicamente, *grosso modo* un insecto es un animal invertebrado con cuerpo de simetría bilateral dividido en tres tagmas (cabeza, tórax y abdomen), respiración traqueal, un par de antenas, tres pares de patas y dos pares de alas (salvo pérdidas secundarias).

### I.1.1.1. 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 esto 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;<sup>8</sup> 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.* 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. Las primeras dos funciones serán retomadas y discutidas más adelante (ver secciones I.2.2.6, I.2.2.9. y II.1.5; ver también Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022, 2023); 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

---

<sup>8</sup> Se llama insecto *holometábolo* o de ‘metamorfosis completa’ a uno cuyo ciclo de vida atraviesa cuatro estadios sucesivos, discretos y distintos: huevo, larva, crisálida y finalmente imago, estado adulto y ‘terminal’ en que alcanzan maduración de su aparato reproductor. Se opone a insecto *hemimetábolo*, que no pasa por estadio de crisálida.

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.* 33), la evidencia en los dibujos preparatorios de la intervención de múltiples agentes revela un principio de ‘división del trabajo’ en el taller de Aldrovandi, en particular, así como en la historia de la producción de imágenes científicas, en general.<sup>9</sup> Este principio, de suma importancia, será retomado y discutido a lo largo del presente estudio (para conclusiones generales, ver secciones II.3.3 y II.3.4). 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 cual, muestra las fronteras difusas entre ejemplares y sus representaciones, en tanto evidencia observacional en estudios entomológicos (*op. cit.* 47, 49).

Dada su importancia comercial, tanto Aldrovandi como Moffet dedicaron láminas y descripciones a la metamorfosis del ‘gusano’ de la seda (*Bombyx mori*) (Figs. I.1, I.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 ouo 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.<sup>10</sup> Moffet (1634: 184–190),

---

<sup>9</sup> Dice Neri (*op. cit.* 33, 34, 36):

The presence of multiple hands in the drawings and inscriptions reflect the division of labor in Aldrovandi’s workshop and the way in which the project of creating the volume of drawings progressed in gradual and overlapping stages. [...] Drawings could also be used to create groupings that were not possible with specimens alone. A visual image could convey views of a specimen as it appeared at different points in time, a technique that was particularly useful for showing the stages of an insect’s life cycle. [...] In translating his research from the form of drawings and specimens to that of a published book, however, Aldrovandi chose not to focus on insect metamorphosis as his central organizing principle. Instead, he preferred to create groupings of insects based on their size and type. [...] For Aldrovandi and his associates, cutting and pasting images facilitated comparing, arranging, and rearranging insects, a complex process by which they visualized a world of insects through active engagement with physical materials. The insect world as they envisioned it for the purpose of *De insectis* was one whose contents were comprehensible as a set of discrete objects that could easily be arranged into regular, simple grids and tables.

<sup>10</sup> Dice Aldrovandi (1602: 282–283; énfasis añadido):

Ex hoc animalis genere bombycia illa mulieres nonnullas retorquendo in filum deducere, dein texere. Primam texiffe in Co infula, Pamphilam Platis filiam dici. *Noftra vèro Eruca ex Verme nó `nt, fed ex ouo Papilionis, quem fi pro cornuto illo Verme accipias, vt Dalechampius facit, omnes illæ transformationes femeftri fpatio nó explebuntur : fed neque verum eft fex menfibus abfolui : nam id duobus menfibus & pacioribus diebus noftræ Bombyces abfolat. Bombycina traque in Co texi nouit Ariftoteles, Bombyces nó nouit. Non nouir irem Plinius qui multus poft annos vixit.*



por su parte, incluye huevos y oviposiciones en algunas láminas de desarrollo de Lepidoptera (Fig. I.3); aunque los dibujos son muy pequeños, apenas distinguibles y anecdóticos, incluirlos constituye un paso decisivo hacia su valoración como parte integral de estudios entomológicos.

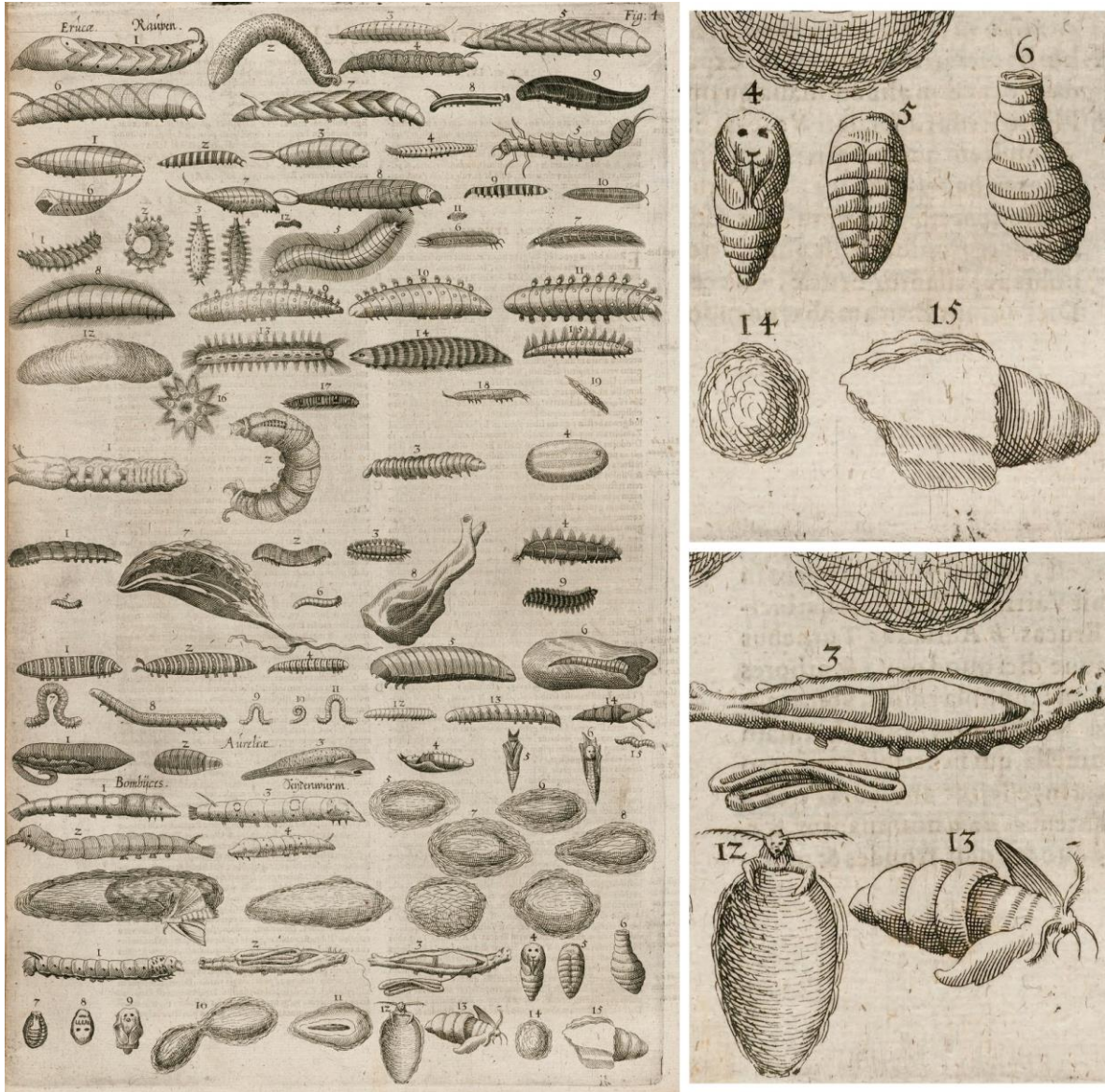


Figura I.1. Lámina completa con orugas, crisálidas y acercamientos de fases del ciclo de vida del gusano de la seda. Modificado de Aldrovandi (1602: *Liber Secundus Tabula Tertia*).

"De éste género animal, ciertas mujeres, torciéndolos en un hilo, extraen y luego tejen las fibras de la seda. La primera que hiló la seda en una diadema fue Pánfila, hija de Platis. Pero nuestra oruga de seda no viene del gusano, sino del huevo de una mariposa; que si se acepta que es el mismo gusano con cuernos, como hace Dalechampius, todas estas transformaciones de la hembra no se explicarán por completo, ni es verdad que se completan en [numerosos] meses; ya que para nuestras orugas de seda se requieren dos meses y algunos días. Aristóteles sabía [sobre el oficio de] cómo hilar la seda en la rueca, pero no sabía nada de la oruga de la seda. Plinio, quien vivió muchos años después, tampoco la conocía."





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



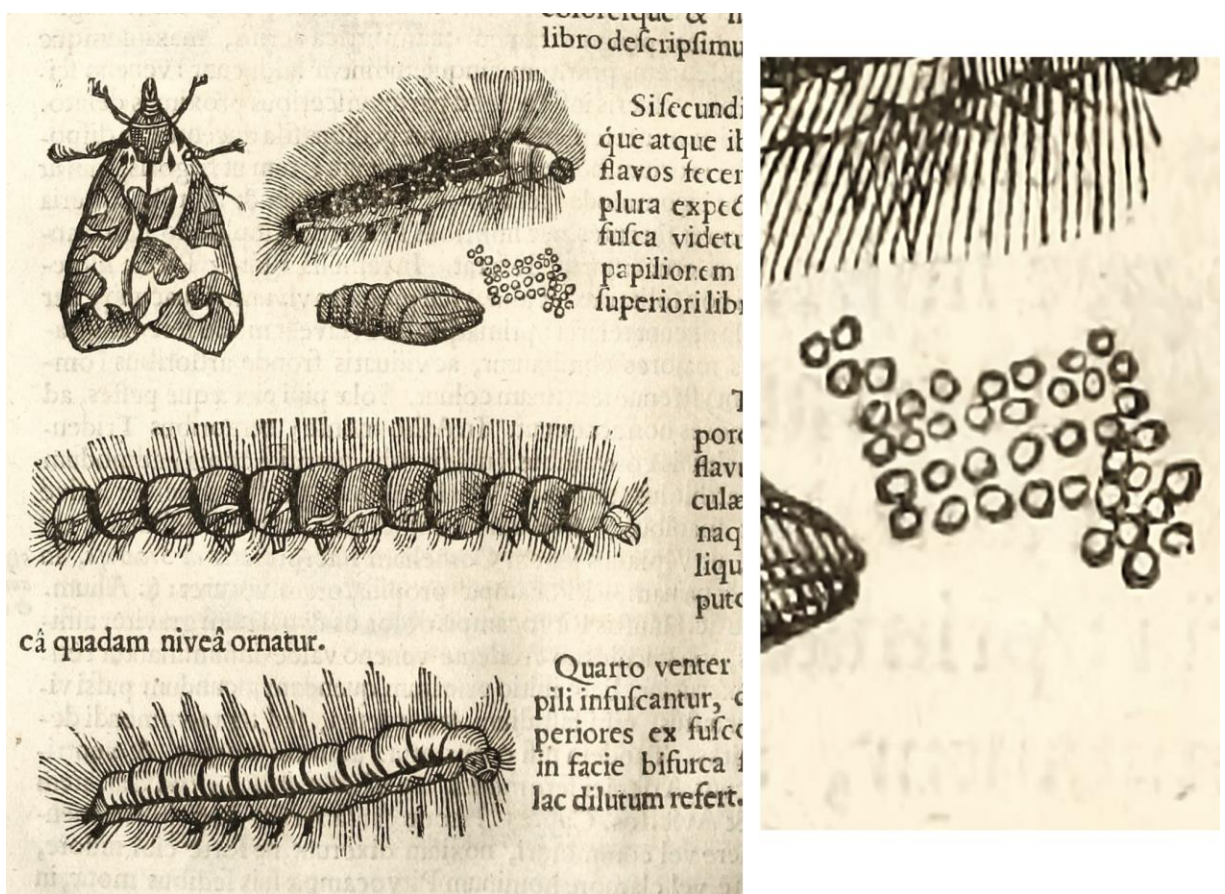


Figura I.3. Vista completa y acercamiento de xilografías en que se incluyen huevos de Lepidoptera en oviposición. Modificado de Moffet (1634: 184).

### I.1.1.2. 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 y manufacturado por Christopher White; dicho microscopio se conserva hasta hoy día (Fig. I.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 solo eran aptos para escrutar muestra 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. Snyder enfatiza que varios microscopistas del siglo XVI siguieron a Hooke en esta decisión tecnológica; entre ellos, Nehemiah Grew y Marcello Malpighi.<sup>11</sup> Aunque Grew se dedicó principalmente a la descripción e ilustración histológica 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.<sup>12</sup> 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 de 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, con herramientas adicionales de análisis; por lo que se desarrolla más adelante, en la parte de discusión filosófica del presente estudio (ver sección II.3.4).

---

<sup>11</sup> Dice Snyder (2015: 205-206):

In his preface, Hooke treated his methods for constructing microscopes, and explained why he used a double, or compound, microscope—a microscope with two lenses—rather than a single lens—the kind that Leeuwenhoek was employing. [...] In this discussion, Hooke noted, correctly, that the single-lens microscope could magnify more than the compound microscopes of the day, and could do so without the distracting chromatic aberration that was more problematic in double microscopes. But Hooke remarked that the single lens microscopes “though exceeding easily made, are yet very troublesome to be us’d. This kind of microscope was much more difficult to employ than the compound microscope on its convenient pedestal stand. Another problem was that the single lens needed to be brought very close to the object being viewed; the object would have to be lit from behind (as there would not be room between the object and the lens). This meant that the object must be transparent or semitransparent. Dissection tools could not be used beneath the lens, again because of how close to the lens the object would be. And, because of the need for backlighting, there would be diminishing illumination at higher magnification, which often resulted in a “dark and gloomy” image. In the seventeenth century many natural philosophers would make Hooke’s choice—Nehemiah Grew in England, and Francesco Redi, Giorgio Baglivi, and Marcello Malpighi in Italy, all used compound microscopes.

<sup>12</sup> La técnica de grabado por aguafuerte consiste en el trazo de diseños en negativo (*i.e.* trazo claro sobre fondo oscuro), con punzones afilados, sobre una capa de cera o barniz aplicada a una placa de cobre o alguna aleación metálica. Ésta se sumerge en una mezcla de agua y ácido nítrico (el ‘aguafuerte’ propiamente dicho), que corroe y crea surcos sobre la placa, excepto en las zonas donde permanece el barniz. Al retirar el barniz con aguarrás (trementina), la placa resultante posee el diseño original en relieve negativo; así, la placa puede entintarse y limpiarse con un paño, de modo que la tinta quede solo en los surcos del diseño original. El cual, puede entonces ser estampado sobre papel, por presión, para la obtención del diseño original en positivo (*i.e.* trazo oscuro sobre fondo claro).



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

Hooke (1665: *Schema XXV*, Fig. 2) incluyó solo una ilustración, sumamente detallada, de un huevo del ‘gusano’ de la seda (*silk-worm*) (Fig. I.5). De su descripción,<sup>13</sup> destacan los siguientes aspectos:

<sup>13</sup> Dice Hook (1665: *Observ. XLI*):

The Eggs of Silk-worms (one of which I have describ'd in the second Figure of 25. *Scheme*) [...] the whole surface of the Shell may be perceiv'd all cover'd over with exceeding small pits or cavities with interposed edges, almost in the manner of the surface of a Poppy-seed, but that these holes are not an hundredth part scarce of their bigness [...] The shape of the Egg itself, the Figure pretty well represents [...] that is, it was for the most part pretty oval endways, somewhat like an Egg, but the other way it was a little flatted on two opposite sides. [...] The Eggs of other kinds of Oviparous Insects I have found to be perfectly round every way, like so many Globules, of this sort I have observ'd some sorts of Spiders Eggs [and a] Butterfly in a Box, [...] found within a day or two after I inclos'd her, almost all the inner surface of the Box cover'd over with an infinite of exactly round Eggs, which were stuck very fast to the sides of it, and in so exactly regular and close an order, that made me call to mind my *Hypothesis*, [...] for here I found all of them rang'd into a most exact *triagonal* order, much after the manner as the Hemispheres are place on the eye of a Fly [...] And indeed, there is as great a variety in the shape of the Eggs of Oviparous Insects as among those of Birds.

i) cobertura total de la superficie del huevo por cientos de 'cavidades' (*cavities*), que forman 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 'triagonal', 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 sistema de caracteres, con fines taxonómicos.

Según Neri (*op. cit.* 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 funcionan 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;<sup>14</sup> iv) completación, 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, constituye un punto central del presente estudio y será desarrollado a lo largo del mismo (en particular, ver secciones II.2.2.1.1.3, II.2.2.1.1.4, II.3.3 y II.3.4).

---

<sup>14</sup> Una escala o 'testigo', como suele llamarse en botánica, es una indicación gráfica, normalmente una línea metrizada o una regleta real (en el caso de fotografías), que se coloca en la cercanía de un objeto y sirve para dar una idea de su tamaño real. Llorente-Bousquets y cols, por norma, incluyen un segmento de línea con la leyenda '0.5 mm' bajo cada huevo ilustrado en sus publicaciones; la cual, se obtiene de mediciones promedio de ejemplares de la misma especie, tomadas bajo el microscopio estereoscópico. Esta es la práctica contemporánea usual, pero no fue la estrategia que siguió Hooke; sus líneas, o puntos aislados, representan el tamaño real del ejemplar, cualquiera que sea su valor en unidades métricas, para acompañar sus dibujos en gran formato. Con ello, no ofrece medidas exactas de los ejemplares (aún inobtenibles); pero refuerza retóricamente el asombro en el público ante las nuevas posibilidades observacionales y epistémicas que posibilitó el uso del microscopio.



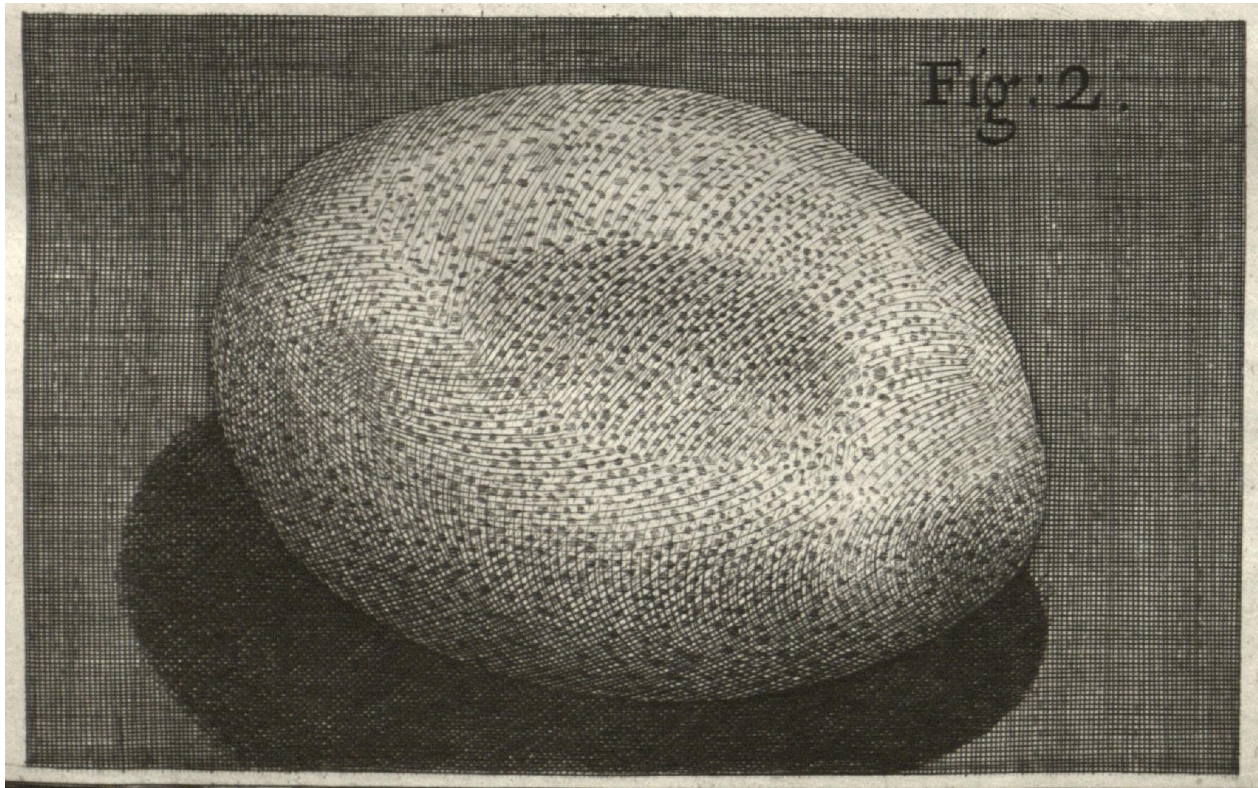


Figura I.5. Aguafuerte del huevo del ‘gusano’ de la seda, incluido en *Micrographia*. Modificado de Hooke (1665: *Schema 25, Figure 2*).

### I.1.1.3. 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 adaptadas a 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 (Figs. I.6, I.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.<sup>15</sup> 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 los huevos en las ovariolas.

---

<sup>15</sup> Dice Malphigi (*op. cit.* 82—83):

Papilionis fœminæ, quæ mafculi concubitu fœcundata, ovorum fœturam incœperat, ventrem aperui, & Ovarium una cum contentis ovis, reliquifque adjacentibus vifceribus extraxi, ut præefftoefent pro eliciendo Icone. Singula igitur Ova, in tubis contenta, parum compreffa, fulphureique coloris, & confequenter infœcunda permanfere; ovum autem, quod in Ovarij trunco prope Uteri hiatum hærebat, turgidum & violaceum ftato tempore redditum permanfit, utpote fœcundum. Quid fimile etiam miratus fum in fponte diu defuncta papilione, cujus ventrem, cum plus jufto turgidum intuerer, diffecui, & tota ovis copiofe faciebat : Non longé ab ano, in extremo ovarij trunco, quædam aderant ova violaceo perfufa colore, qui tanfacto certo temporis fpatio indui ab his folet tantum, quæ fœcundata jam funt : Interior continuatus Ovarij truncus in tumorem affurgebat. Dum igitur fœcunda abftuli ova, en fuceffit inteftinulum, farciminis infar, ex concreto quodam fucco, in quo occludebantur quædam ova violacei pariter coloris, affufum veró corpus., ex fubftantiæ modo, colore, cæterifque accidentibus, femem ab utero eructatum, ibique præter naturæœ legem concretum conject, cum in exteriori Vulvæ orificio eundem deprehenderim ficcum ; & in Mafculis etiam ab extremitate uretræœ, in fpiram circumvolutum perfimile femem pendere viderim.

"De una hembra de mariposa, que fue fertilizada luego del apareamiento con machos y comenzó a incubar huevos, abrí el vientre y saqué el ovario junto con los huevos y otros órganos adyacentes, para presentarlos como ejemplo. Cada huevo, contenido en los tubos, estaba achatado, de color amarillo claro y por lo tanto sin fecundar. Sin embargo, el huevo que estaba alojado en la parte del tronco del ovario, cerca de la abertura del útero, estaba hinchado y de color violeta, lo que indicaba que estaba fecundado. Me asombró encontrar algo similar en una mariposa muerta hace mucho tiempo, cuyo abdomen, al parecer, estaba hinchado de manera anormal. Lo abrí y encontré muchos huevos: cerca del extremo del tronco del ovario, algunos teñidos de violeta, lo cual ocurre solo en aquellos que ya han sido fecundados. El tronco interno del ovario estaba hinchado. Cuando saqué los huevos fertilizados, encontré una tripa similar a un embutido, llena de una sustancia sólida en la que se ocultaban algunos huevos del mismo color violeta. También encontré esta sustancia expulsada del útero, contra la ley de la naturaleza, en la abertura exterior de la vulva; en los machos, observé algo similar a semen enrollado en espiral, en la extremidad de la uretra."



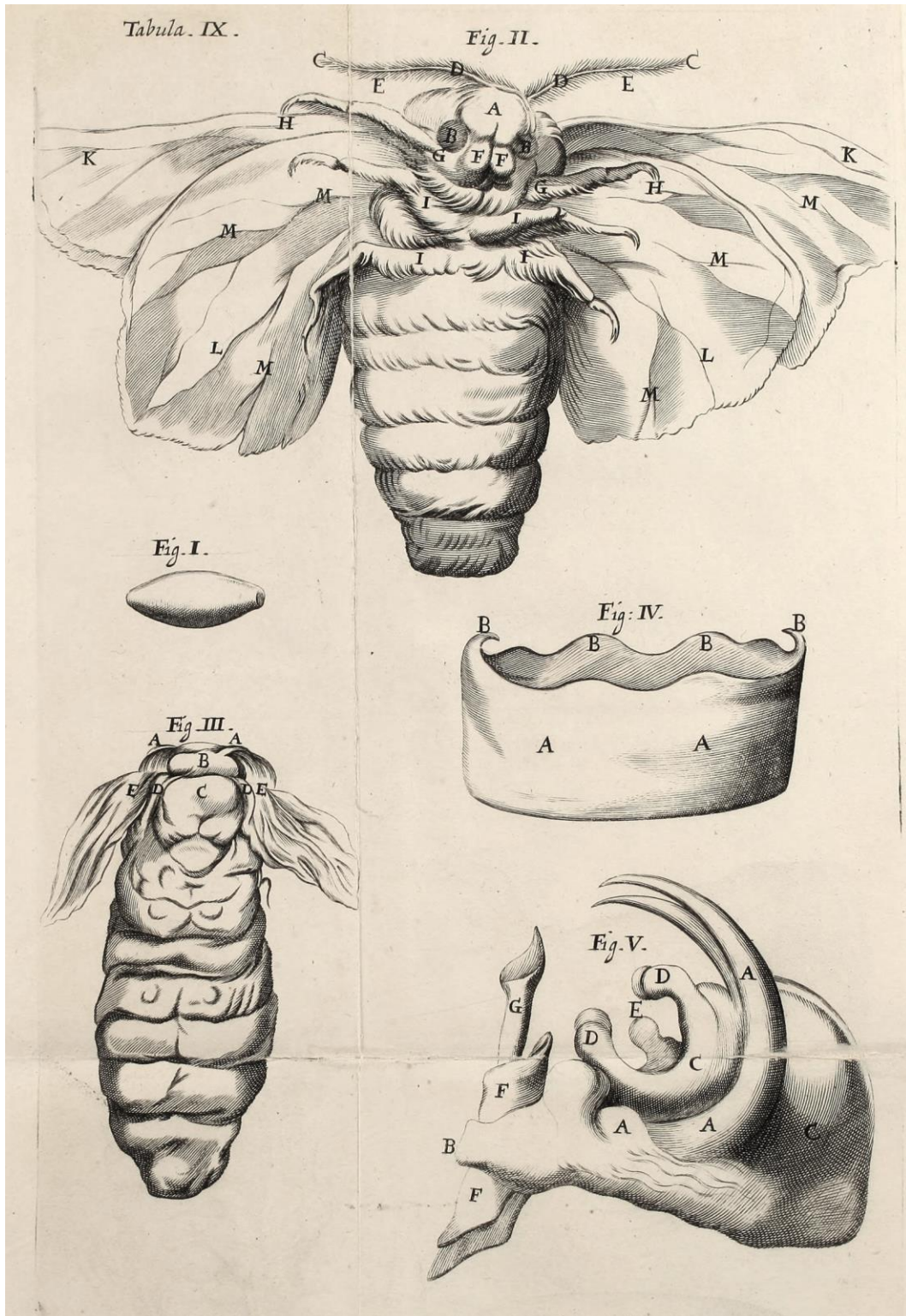


Figura I.6. Aguafuerte del imago hembra del 'gusano' de la seda, con el abdomen seccionado. Tomado de Malpighi (1669: *Tabula IX Figura 2*).

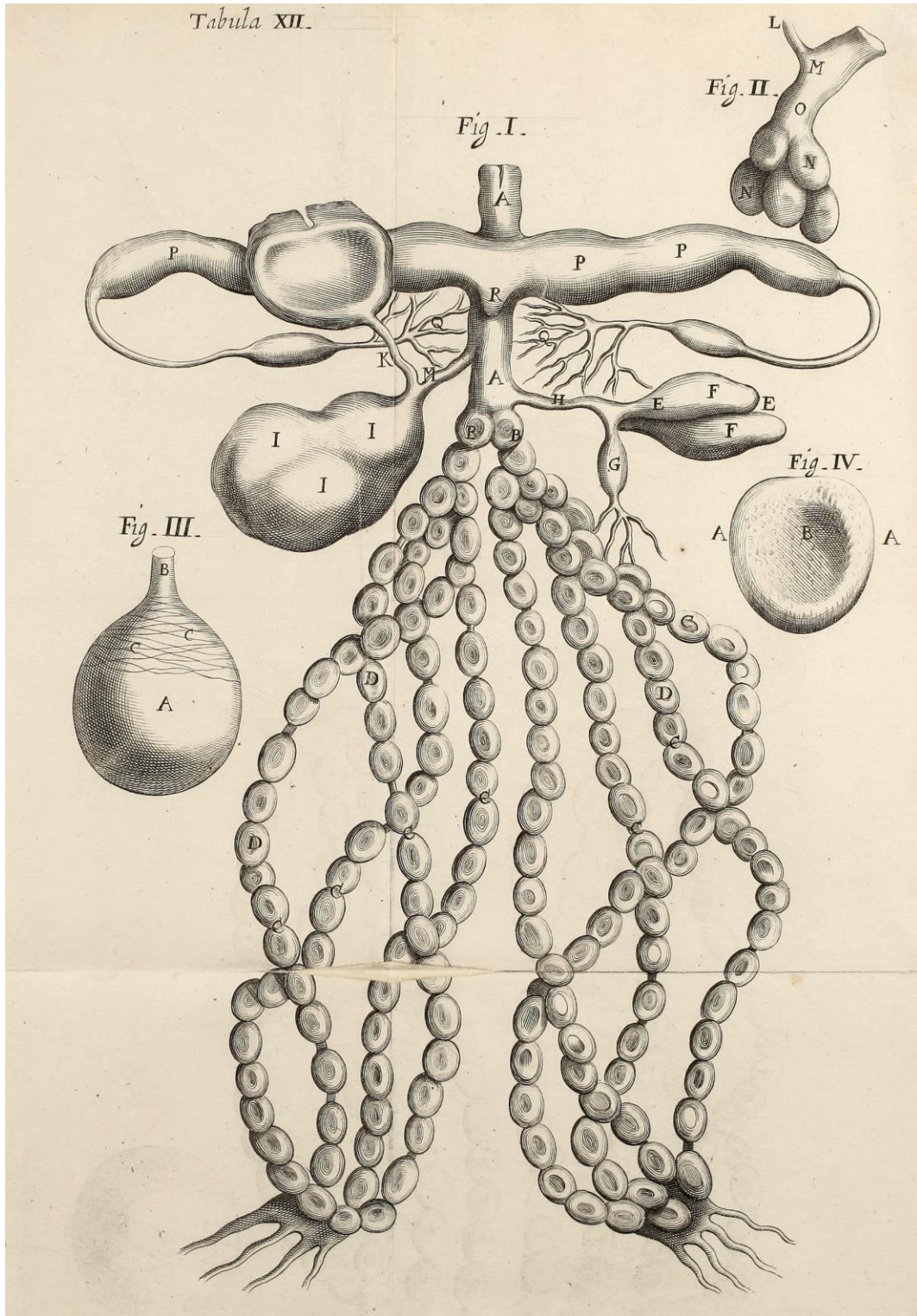


Figura I.7. Aguafuerte de partes del aparato reproductor de la hembra del ‘gusano’ de la seda; pueden apreciarse los huevos dispuestos en la ovariolas. Tomado de Malpighi (1669: *Tabula IX Figura 2*).



#### I.1.1.4. Merian y Albin

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 plantas huésped u otras. En su publicación más célebre, *Metamorphosis insectorum surinamensis*, Merian (1705) ofreció un catálogo ilustrado de artrópodos notables de la región. A pesar de 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 (Fig. I.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*).<sup>16</sup> 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 (Fig. I.9) dedicada a *Thysania agrippina*, Merian (1705: 20, XX. *Afbeelding*) incluyó una forma pendular adherida al tronco de la planta, repleta 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 videos 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. Merian afirma que encontró orugas como la representada, las cuidó y alimentó, hasta que formaron capullos; de los cuales, emergieron los imagos

---

<sup>16</sup> Dice Merian (*op. cit.* 23):

De blauwe Hagadis met haare eyers vertoone ik voornamentlyk hier by , om het blad te vercierren, fy had haar neft in myn huis in de grond gemaakt , in het neft lagen vier eyeren , wit en rond , zo als op den feel drie te zien zyn , deze heb ik op myn reize naar Holland mede fcheep genomen , daar my den jonge Hagadiffen op Zee uitkwamen , zo klein als op den feel een te zien is , maar uit gebrek van haar moeder en voetzel, zyn fy geftorven.

"Muestro principalmente aquí la Hagadis azul con sus huevos, para adornar la página. Construyó su nido en el suelo de mi casa, donde puso cuatro huevos blancos y redondos, como los tres que pueden verse en la rama. Los llevé conmigo en mi viaje de regreso a Holanda; los jóvenes Hagadis nacieron en el mar, tan pequeños como se pueden ver en la rama. Pero, debido a la falta de su madre y de alimento, murieron."

representados en su lámina.<sup>17</sup> 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 se torna de un color rojo intenso en su etapa terminal, tal como lo describe Merian.

En principio, esto es coherente con su estilo: Merian 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 cual reduce la fiabilidad epistémica<sup>18</sup> de sus métodos e imágenes resultantes, 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 imagen, por ‘realista’ o fotorrealista que parezca. En el presente estudio, se propondrán y discutirán criterios para un uso coherente y colaborativo de técnicas y estilos diferentes, en la representación científica de exocoriones de Papilionoidea (ver, sobre todo, secciones 1.2.2.6 y II.3.4.).

---

<sup>17</sup> Dice Merian (*op. cit.* 20):

Op dezen boom vond ik defe groote Rups van groene en fwarte ftreepen , met defe Gummi Guttæ bladen heb ik fe gefpyt tot aan het einde van April , wanneer fy een groot houtverwig gefpinft gemaakt hebben , en in dezelve tot Poppetjes geworden zyn, uit de welke den 3. Juny fchoone Cappellen voort kwamen , als hier vliegend en zittend vertoonnd werden. Eer de Rups verandert was, is het groene in rood verandert , te weten eer fy een Poppetjen wierd, na dat fy haarvolle grootheid had.

“En este árbol encontré grandes orugas, con rayas verdes y negras. Las alimenté con hojas de gummi-gutta hasta finales de abril, cuando construyeron capullos grandes y marrones y se convirtieron en crisálidas. El 3 de junio emergieron hermosas mariposas, como las que se muestran aquí volando y en reposo. Su color verde se tornó rojo antes de transformarse, es decir, antes de convertirse en crisálida, después de haber alcanzado su tamaño completo [como orugas].”

<sup>18</sup> Dicen García-Campos & Vázquez-Gutiérrez (2012: 4,5; énfasis añadido):

En un sentido amplio, el fiabilismo puede entenderse como aquella teoría de la justificación o del conocimiento que enfatiza propiedades que conducen a la verdad. En un sentido más estrecho, el fiabilismo se reduce a aquellas teorías de la justificación y del conocimiento que enfatizan el papel de los procesos y/o métodos de formación de creencias fiables. [...] Una teoría fiabilista particularmente importante es la desarrollada y defendida por Alvin Goldman (1979, 1986, 1992). Este filósofo sostiene, *grosso modo*, que una creencia *p* está justificada para un sujeto *S* en un tiempo *t* si y solo si la formación de *p* en *t* se debe a un proceso (o conjunto de procesos) fiable de formación de creencias. [...] Goldman (1979, 1986) ha sostenido que la justificación de una creencia *p* depende de la fiabilidad de los procesos cognitivos y no de que el sujeto crea que tiene razones para sostener *p* o crea (justificadamente) que el proceso que causó *p* sea fiable.

En el presente estudio, la ‘fiabilidad epistémica’ de una imagen, en tanto herramienta epistémica (*sensu* Barceló 2016), se refiere al grado de confianza justificada en que ésta cumpla sus fines epistémicos, en función de los métodos involucrados en su producción, transformación y aplicación. Esta noción se asemeja al fiabilismo epistemológico, en que ambos supeditan la fiabilidad de un producto epistémico a la de sus métodos de producción y uso. Sin embargo, el segundo se refiere a métodos o procesos cognitivos en la generación de creencias, lo que aquí no es el caso. En el presente estudio y en línea con el enfoque de Bredekamp *et al.* (2015), se analizan métodos y procesos materiales y tecnológicos en la generación de imágenes técnicas, para evaluarlos en términos de virtudes epistémicas como herramientas generadoras y transmisoras de conocimiento.

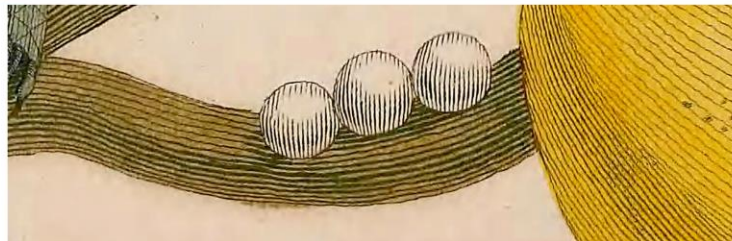


Figura I.8. Lámina decorativa con acercamiento, posiblemente de *Caligo memnon* (Nymphalidae: Brassolinae), en la que se incluyen tres huevos de la especie sobre una rama. Modificado de Merian (1705: *Afbeelding XXIII*).





Figura I.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).

Entre los contemporáneos a Merian, la obra del naturalista y artista inglés Eleazar Albin (fl. 1690–c. 1742), *A natural history of English insects : illustrated with a hundred copper plates, curiously engraven from the life: and (for those who desire it) exactly coloured by the autor* (Albin 1720), constituye un ejemplo relevante del mismo estilo de ilustración entomológica, enfocada en la representación simultánea de metamorfosis de mariposas y polillas junto con sus plantas huésped. Ball (2004: 15, 17) enfatiza que las láminas de Albin proveen conocimiento más general que el obtenible de sus partes por separado, al representar: i) relaciones generativas entre sus partes, como estadios de un proceso metamórfico detallado; ii) relaciones ecológicas o ‘de dependencia’, e.g. entre orugas, sus parásitos y sus plantas de alimentación, con los organismos representados en su hábitat.<sup>19</sup>

En contraste con los relatos cortos y anecdóticos de Merian, Albin complementa sus láminas con descripciones extensas sobre aspectos etológicos y morfológicos de cada uno de los estadios representados, incluido el dimorfismo sexual en imagos, en vistas dorsal y ventral. A primera vista, las ilustraciones de huevos de Albin parecen demasiado pequeñas, al mantener una escala relativa más unificada con el resto de estadios. Sin embargo, al conjuntarse con sus descripciones, aportan datos de relevancia entomológica y taxonómica, que incluyen: coloración, hábitos de oviposición y morfología exocoriónica general; e.g. huevos amarillentos, estriados y alargados en el caso de ‘mariposas’ (*Butter-fly*) blancas y amarillas, i.e. especies de Pieridae, vs. huevos blanquecinos, redondos, aplanados y con una mancha central verde, en el caso de algunas ‘polillas’ (*Moth*) (Albin 1720: PLATES I, XVII) (Fig. I.10).<sup>20</sup>

---

<sup>19</sup> Dice Ball (2004: 15, 17):

Working along a line similar to Merian [...] Albin published *A natural history of English insects*. The text, organized by species, describes with elegant clarity and simplicity the life history of each species treated, (principally moths and butterflies). [...] An adult ichneumon wasp parasite (f) that emerged from one of the larvae is depicted. The plate, then is more than a series of pretty pictures in isolation, because the latter are related to one another through development (the insect life stages), or by dependence on the plant (the larvae) or on the hawk moth larvae (the wasp) for sustenance, with all ultimately dependent upon the general environment, as represented by the pond in which the plant is growing. Thus, through context, the images gain a level of generality they would not have in isolation.

<sup>20</sup> Dice Albin (1720: PLATES I, XVII):

The great white *Butter-fly* [...] The *Female* hath commonly two black Spots in each upper Wing, and the *Male's* Wings only tipped with black. [...] They are commonly found under the Copings of Garden-Walls, Pales, or any Place a little sheltered ; and likewise their Eggs which are of deep yellow Colour, longish, elegantly striated, and standing upright. You will commonly find many of them together, and for the most part on the under Side of the Leaves. [...] Two of the *Moths* within a few Days after their Change coupled, and the *Female* laid Eggs of a lattifh round form, and Whitish Colour, with a circle and spot of Green on each. They hatched towards the latter end of *July*, and the CATERPILLARS lived all Winter.



Figura I.10. Láminas de metamorfosis de dos especies de Lepidoptera, una mariposa y una polilla, con acercamientos de sus oviposiciones respectivas. En la primera, según la descripción del autor, se muestra también una avispa adulta (*Ichneumon Fly*) emerger de uno de los huevos parasitados de la mariposa. Modificado de Albin (1720: PLATES I, XVII; Fig. I.10)



Las similitudes y diferencias entre las láminas sobre metamorfosis de Merian y de Albin, muestran la necesidad de una relación especial y colaborativa entre texto e imágenes en tratados entomológicos. Con independencia de su valor estético, las imágenes deben supeditarse al cumplimiento de ‘virtudes epistémicas’ para poseer valor científico (ver sección II.3). En contraste con los aguafuertes de Merian, de gran valor artístico y ornamental, los de Ball presentan composiciones y un coloreado manual mucho más sobrios, de atractivo menor. Sin embargo, como productos de una labor de observación y descripción disciplinadas, las ilustraciones de Albin aventajan a las de Merian en fiabilidad epistémica y valor entomológico.

#### **I.1.1.5. 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.* 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*), solo 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 (Fig. I.11). Por otro lado, en su descripción de la segunda lámina (*op. cit.* 24–25, Plate XXXVII Figure I) de una 'mariposa' (*butterfly*, posiblemente algún pierino), dedica dos párrafos extensos al huevo. 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 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 (Fig. I.12); dichas proyecciones fueron 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).

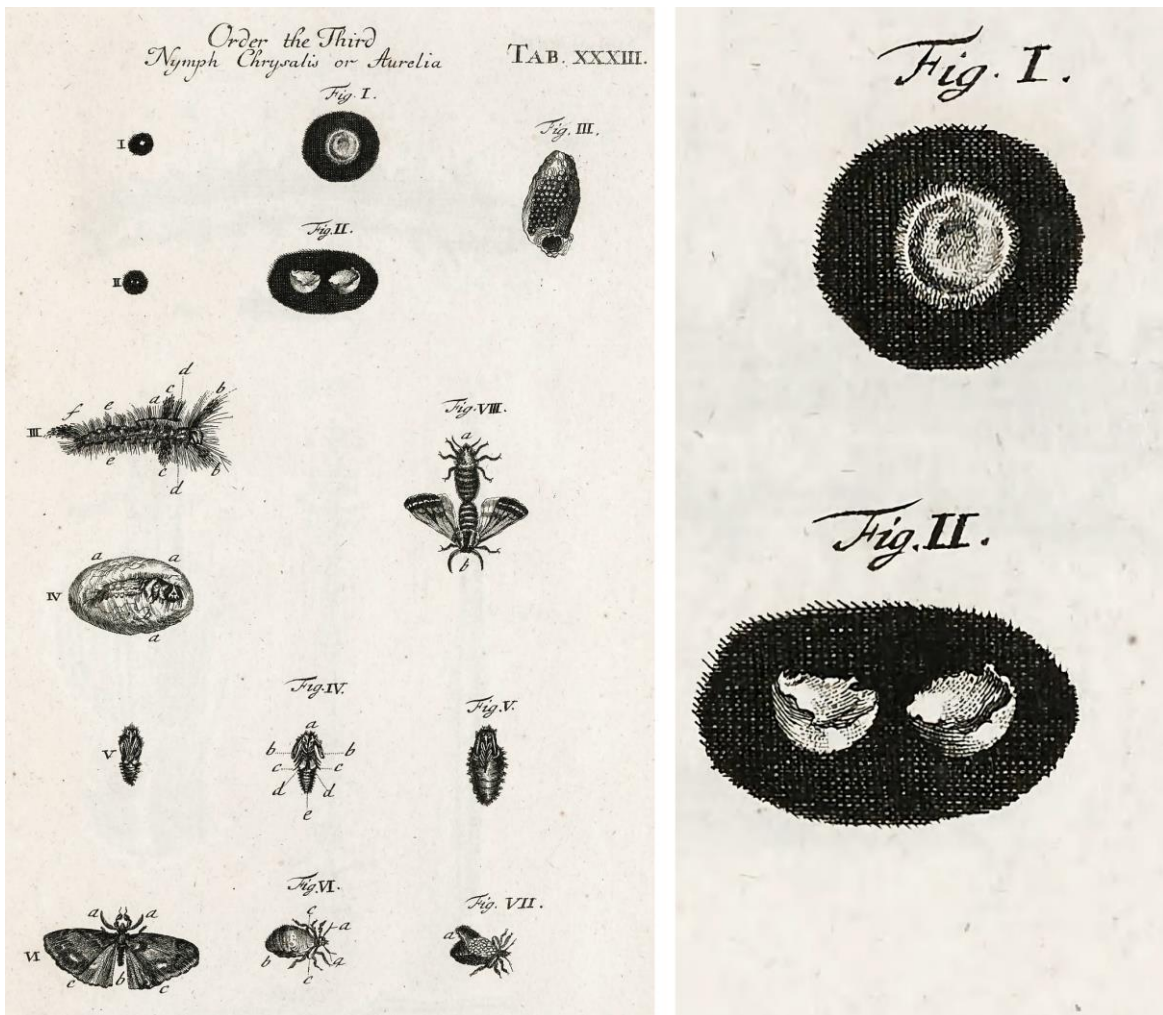


Figura I.11. Lámina sobre metamorfosis y acercamiento del huevo de una polilla, antes y después de la eclosión. Modificado de Swammerdam (1758: *Plate XXXIII*).



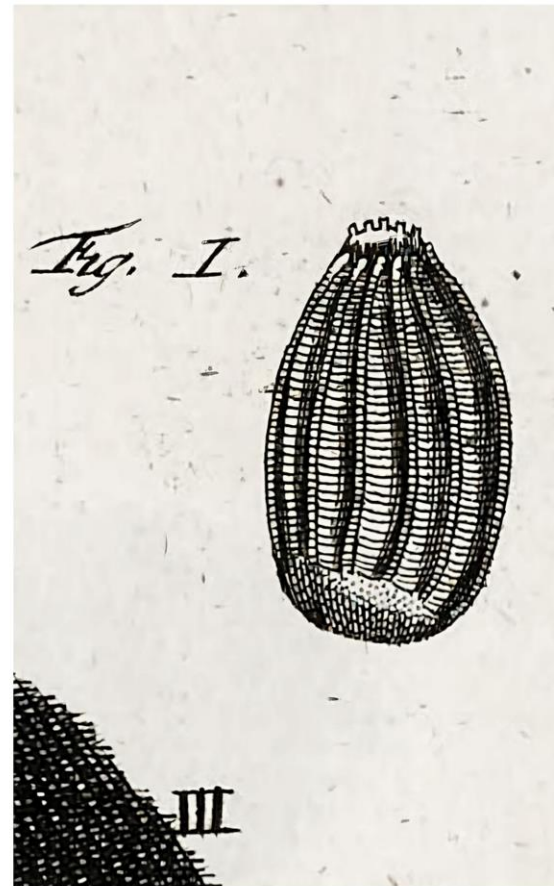
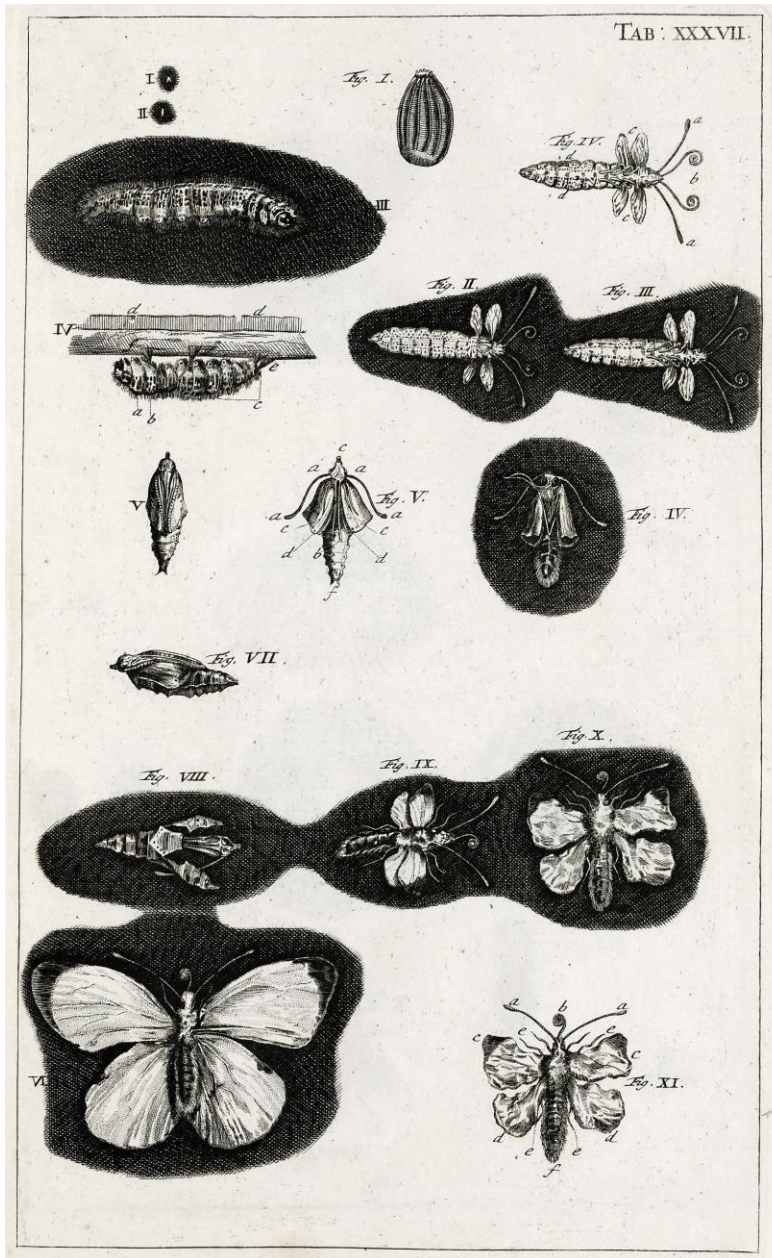


Figura I.12. Lámina sobre metamorfosis y acercamiento del huevo de una mariposa; puede apreciarse con claridad la presencia de ejes, costillas y proyecciones periapicales. Modificado de Swammerdam (1758: *Plate XXXVII*).

### I.1.1.6. 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 numerosos huevos de Lepidoptera, en oviposición, y 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 solo 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.<sup>21</sup> 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 I.13). 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 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 ediciones faccímiles 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 (Figs. I.14, I.15); 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 motivos encontrados: i) su avance en la incorporación decidida de huevos representados *in situ*, mediante ilustraciones descriptivo-realistas que devendrán típicas de guías de identificación en campo; ii)

---

<sup>21</sup> Dice Neri (*op. cit.* 189):

The system for naming and classifying species established by Linnaeus that would come to dominate the study of nature into the modern period was founded on narrowing the scope of inquiry to the anatomical structures involved in reproduction. The illustrations accompanying editions of Linnaeus’s research on insects depicted only those parts of insects’ bodies that were relevant to this system of classification, and thus left out other parts or rendered them only in general, schematic outline. [...] It is in the eighteenth century that natural history texts would catch up with visual images, notably in their very narrow focus on a restricted number and type of structures.

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’ (ver sección II.2.2.1.1.4) constituye un paso decisivo.

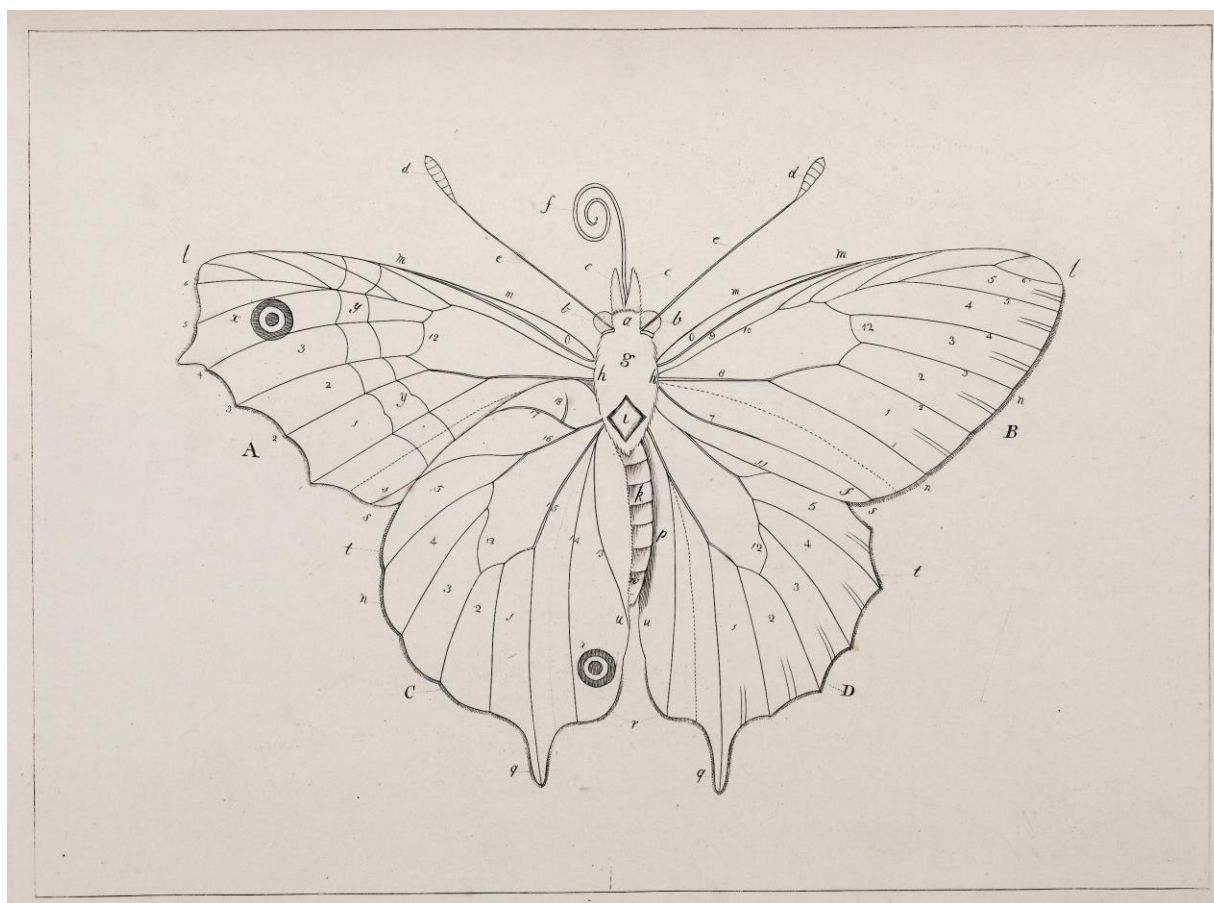


Figura I.13. Esquema general de venación alar. Tomado de Harris (1766: xiii).





Figura I.14. 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*).



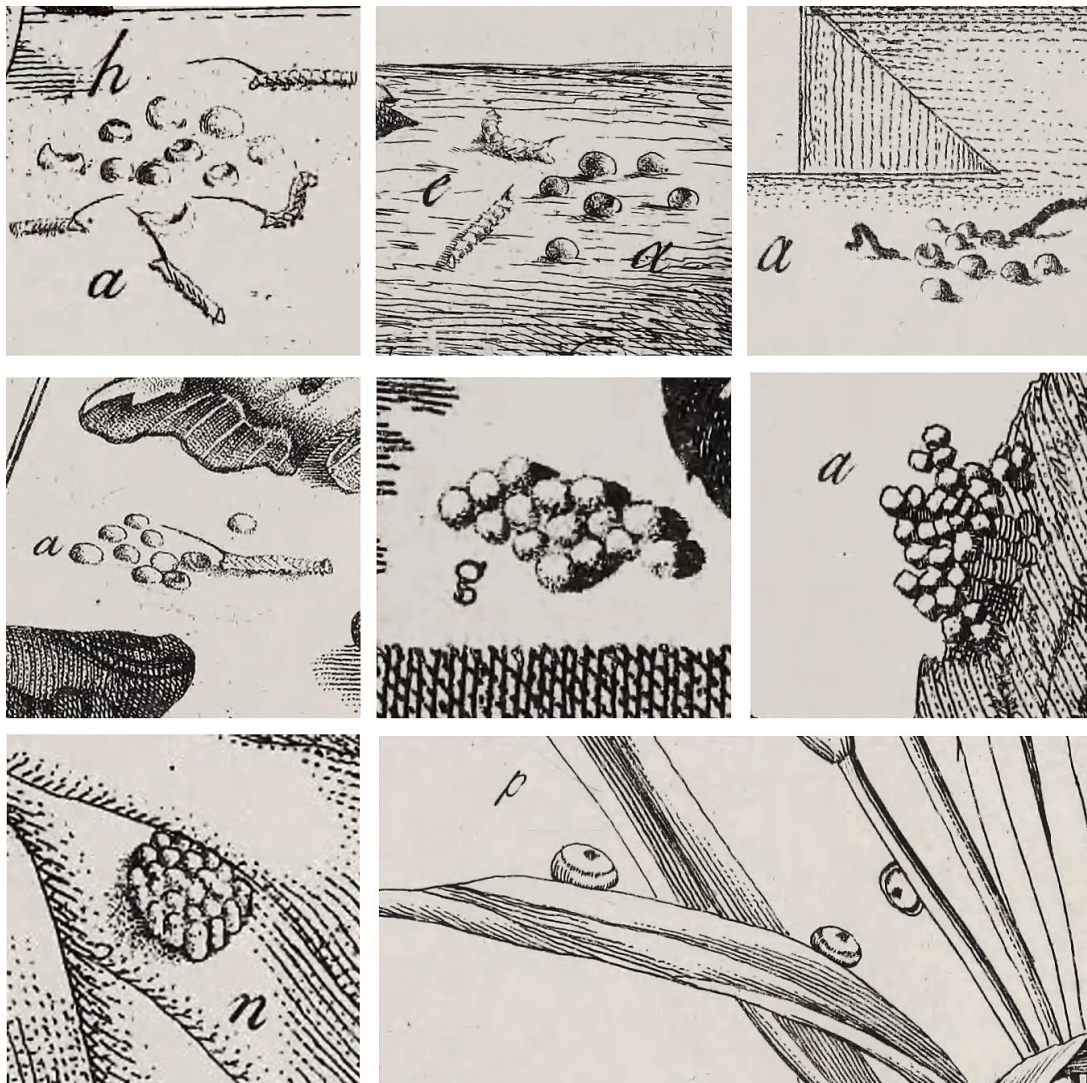


Figura I.15. Compendio de oviposiciones y eclosiones pertenecientes a varias especies. Modificado de Harris (1776: *Plates II, V, IX, XIII, XX, XXII, XXIII, XLII*).

### I.1.1.7. Scudder

La presente revisión histórica, sobre representación y descripción exocoriónica en la obra de autores principalmente prelinneanos, 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 morfo-fisiológicas de numerosas mariposas neárticas, a lo largo de todo su ciclo de vida.

En el prefacio, 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 los resultados, predice que sus descubrimientos mantendrán su valor por largo tiempo.<sup>22</sup> 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, hemiesférica, 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.* 51). En 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; *e.g.* la forma de barril ocurre en especies de todas las familias, excepto en Lycaenidae; los huevos globulares ocurren solo 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.* 114, 121, 227). De manera global, los estudios

---

<sup>22</sup> Dice Scudder (1889: viii):

Particular attention and just criticism is therefore invited to the use that has been made of the early stages of the insect, egg, caterpillar at birth and at maturity, and chrysalis, in the definition of the various categories of structure among butterflies, whether families, subfamilies, tribes, or genera. This is a feature never before attempted on any scale at all commensurate with that found here ; and though the characteristics have very largely been drawn from a limited fauna, such survey as has been made of the fields beyond warrants the belief that these definitions will not require correction except in minor details or to a slight degree.

ovocíticos de Scudder constituyen un *tour de force* hacia la incorporación de caracteres exocoriónicos en 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 microplar y perimicropilar, *sensu* Llorente-Bousquets y cols.). Esta organización 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.<sup>23</sup> 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 I.16). 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 I.17–I.19). Las láminas de huevos completos apenas 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 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 (ver sección II.1.2.1.3). 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 un valor enorme en estudios de morfología exocoriónica de Papilionoidea, con aplicación en sistemática.

---

<sup>23</sup> La litografía (gr. λίθος, *lithos*, 'piedra', y γράφειν, *graphein*, 'escribir'), introducida por Senfeldr en 1796, consiste en la impresión sobre papel de un diseño hecho con lápiz graso, sobre una piedra calcárea lisa. La piedra dibujada recibe un tratamiento con ácido nítrico, goma arábiga y sales hidrófilas, de modo que la superficie de la piedra repele la tinta oleosa y ésta solo se fija en el diseño de manera precisa, para luego transferirse a presión sobre el soporte final. Esta técnica posibilitó la impresión masiva de diseños mucho más finos y complejos que los obtenidos con técnicas previas de grabado, basadas en diseños tallados en relieve sobre madera, linóleo, cobre u otro material excavado.

La cromolitografía, patentada por Godefroy Engelmann en 1837, consiste en el uso alternado de varias piedras, una por cada tinta de color relevante, que en conjunto aportan los patrones cromáticos deseados a un mismo diseño multicolor. Por ejemplo, según William B. Ashworth, Jr. (consultor de Historia de la Ciencia en Linda Hall Library y profesor asociado del Departamento de Historia, Universidad de Missouri-Kansas City), la cromolitografía de Scudder del imago de *Papilio multicaudata* (*Tiger Swallowtail*) requirió el uso de 15 piedras. Ashworth considera las láminas de Scudder una de las mayores cimas en la historia de la cromolitografía; atribuye buena parte de su mérito a la firma litográfica Thomas Sinclair & Son, a quienes acudió Scudder a finales del siglo XIX.



Figura I.16. Cromolitografía fotorrealista de imagos, pertenecientes a varias especies del género *Polygonia* y una del género *Eugonia* (Nymphalidae). Tomado de Scudder (1889: *Plate 3*).



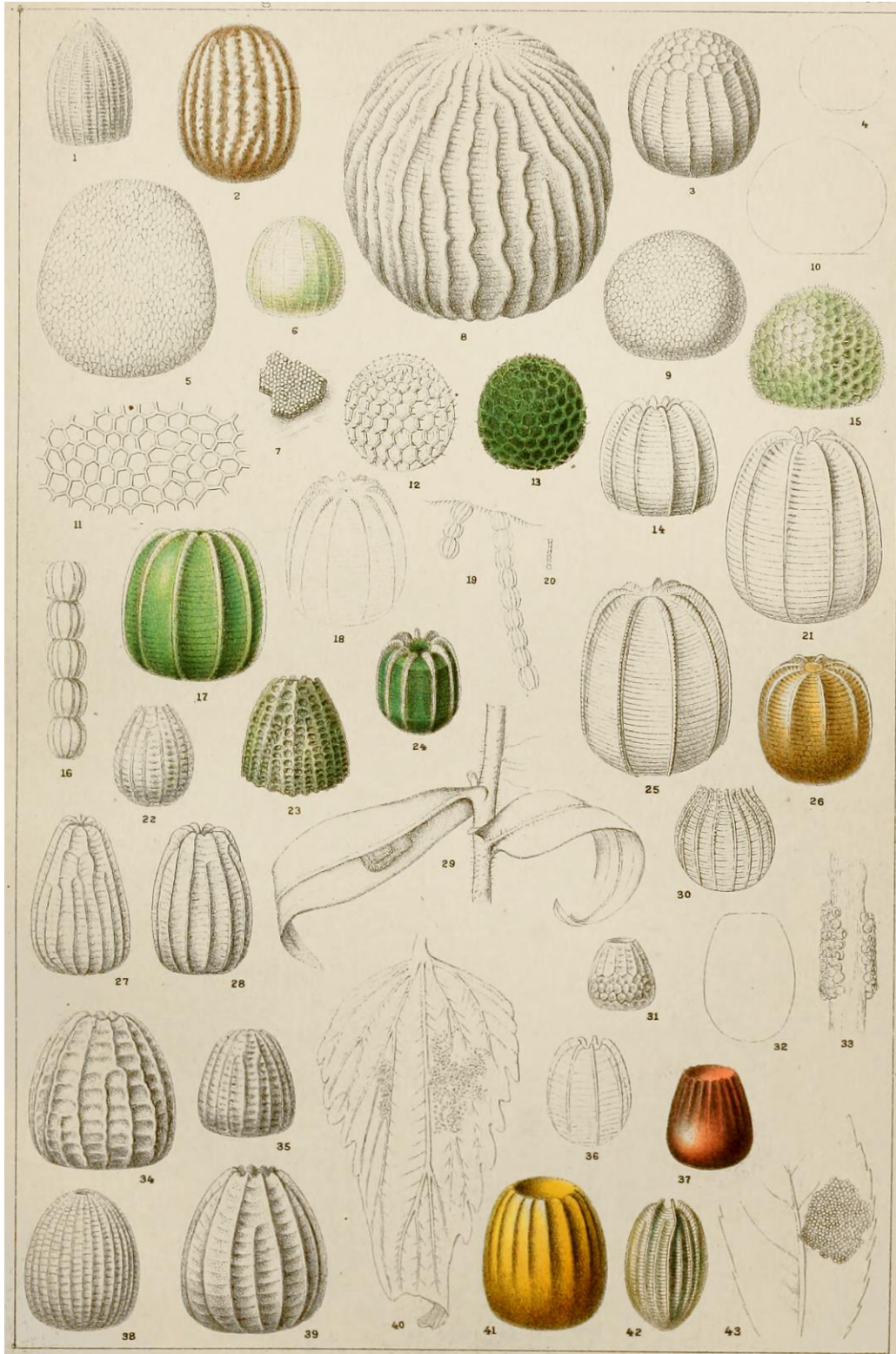


Figura 1.17. Cromolitografía cuasi-esquemática de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista lateral. Tomado de Scudder (1889: *Plate 64*).

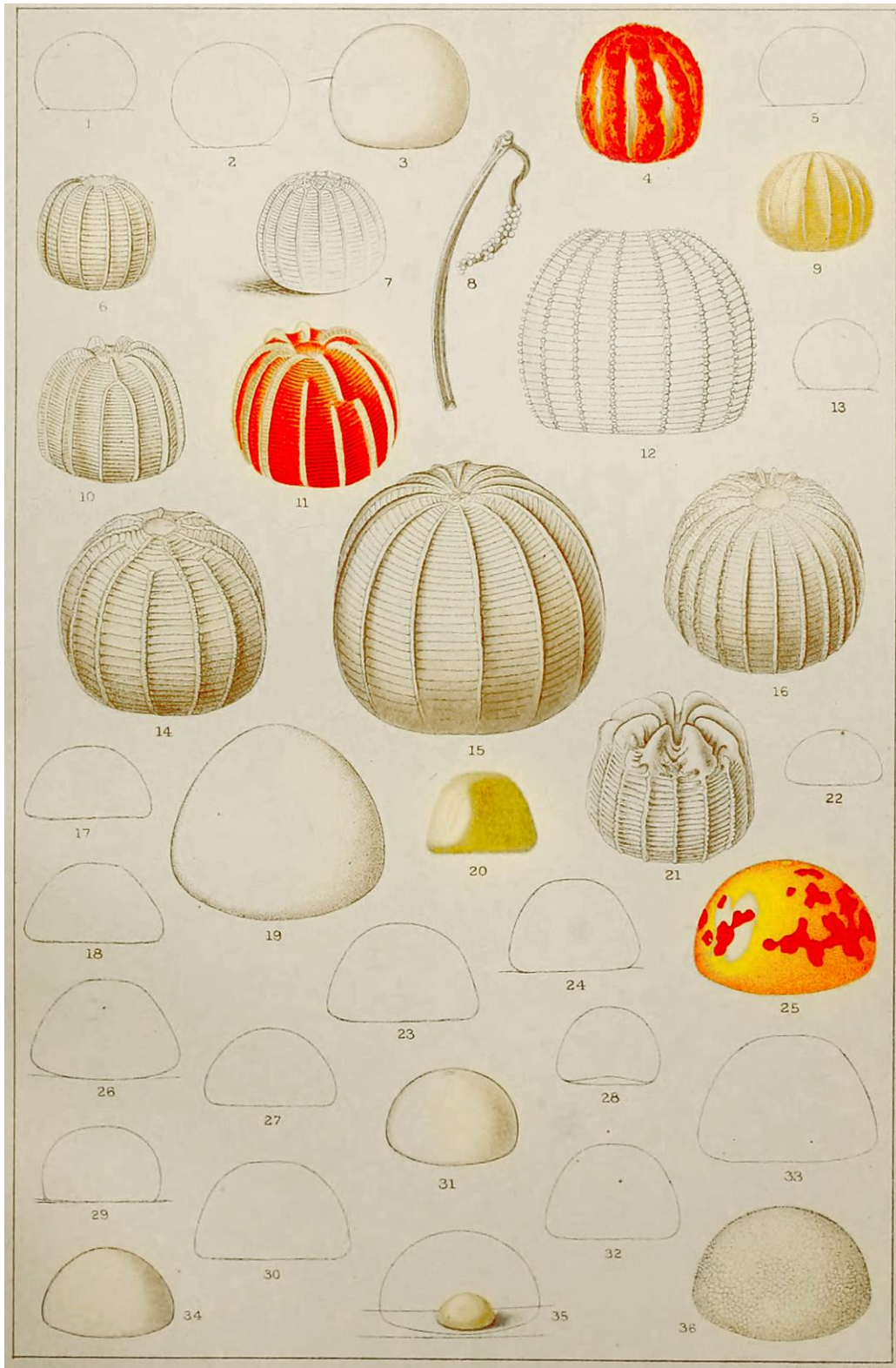


Figura 1.18. Cromolitografía cuasi-esquemática y esquemática de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista lateral. Tomado de Scudder (1889: *Plate 66*).



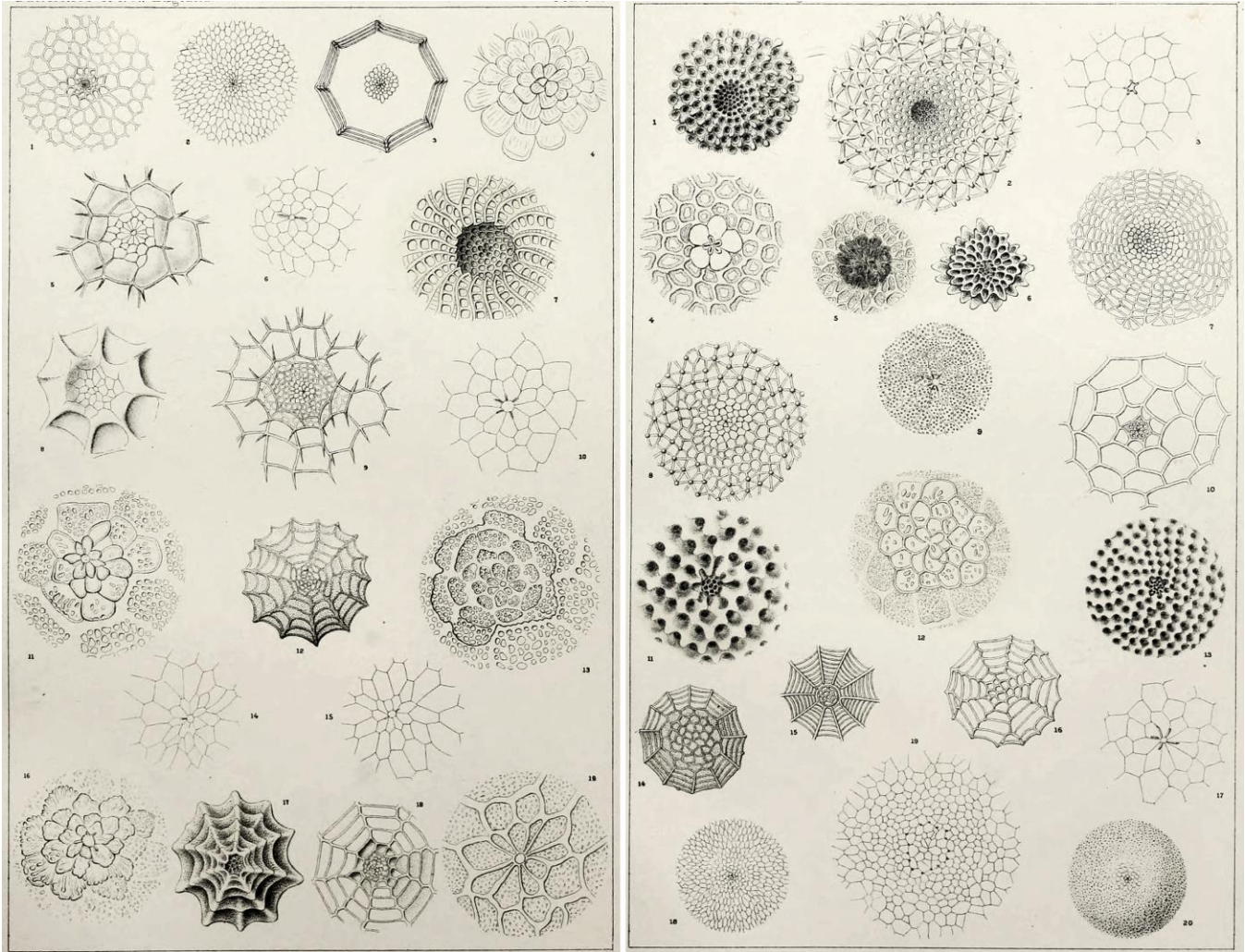


Figura 1.19. Cromolitografías cuasi-esquemáticas de las zonas micropilar y perimicropilar, de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista apical. Modificado de Scudder (1889: *Plates* 67, 68).

Con esto concluye la revisión histórica del presente estudio, sobre ilustración y descripción exocoriónica principalmente prelinneana. En la sección de discusión (ver sección II.3.4), 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.

### I.1.2. 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 ‘cascarón’ 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 & Davies 1977, Trougakos & 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, solo en años recientes ha sido revalorado por su utilidad en sistemática filogenética de Lepidoptera. A continuación, se muestran y discuten obras de dos autores clave en esta transición.

#### I.1.2.1. 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-haeckeliano y pre-hennigiano (ver sección II.1.5).<sup>24</sup>

---

<sup>24</sup> Dice Chapman (1896b: 575, 579):

It seems very probable that the eggs of Lepidoptera should give characters useful for classification, not only for the simple reason that every structure and habit does so, but because it is not merely a structure, but the whole individual at one stage of its existence, and because the circumstances of its environment being different from those of the later stages, it cannot have responded in the same manner as they have, and may, therefore, afford us differences and resemblances when they do not do so, or have them overlaid by various characters of more modern acqumement and less fundamental significance. [...] It is therefore obvious that the two forms of eggs, as we find them in the *Macro-heterocera*, must have been derived the one from the other, or both from some other form, at some much lower point in the phylogenetic series.

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 superficies 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-Uribe *et al.* 2021b). 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.* 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.* 287, 288). Así, Chapman dota de función evidencial 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) infiere 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* (ver sección II.1.2). 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.

### I.1.2.2. Döring

El trabajo de síntesis de Ewald Döring (1955), *Zur Morphologie der Schmetterlingseier*, constituyó el primer proyecto en ofrecer tabulaciones taxonómicas y representaciones estructurales comprensivas 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 ocupan, sobre todo, de grupos de distribución neotropical (Nieves-Uribe *et al.* 2019a). 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 supragénicos. 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 (Figs. I.20, I.21).

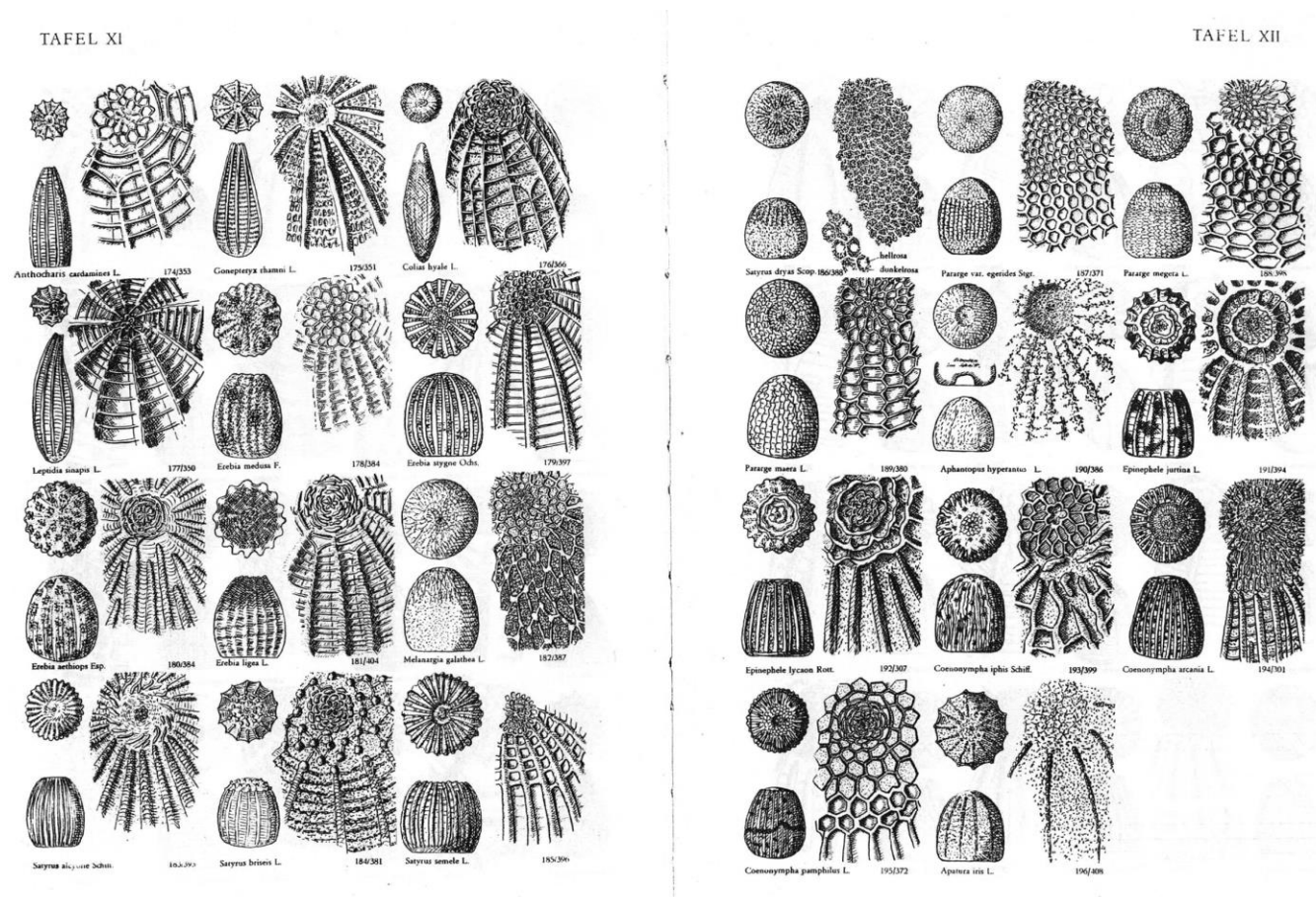


Figura I.20. Ejemplos de láminas en que se muestran distintas vistas y detalles de morfología exocoriónica en múltiples especies. Pueden apreciarse, a simple vista, las diferencias marcadas que existen entre especies y grupos superiores más alejados entre sí, lo cual expresa en el texto, al destacar similitudes y diferencias en gran diversidad de rasgos. Modificado de Döring (1955: XI, LX).



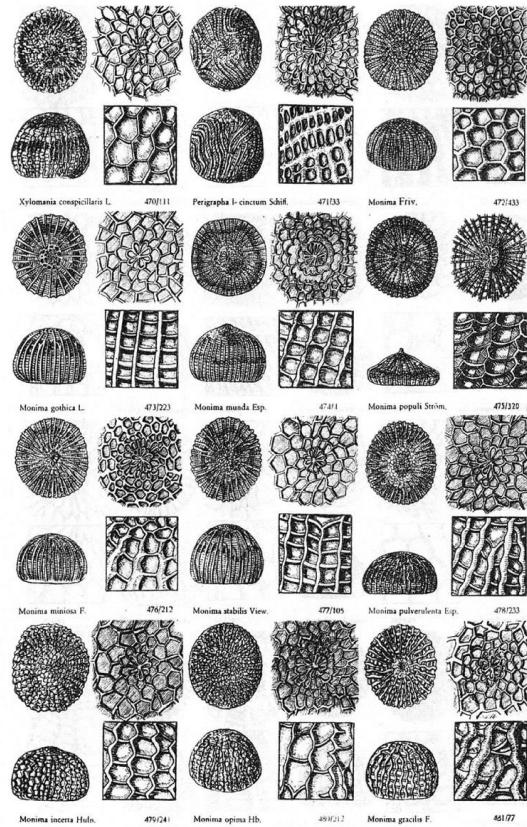
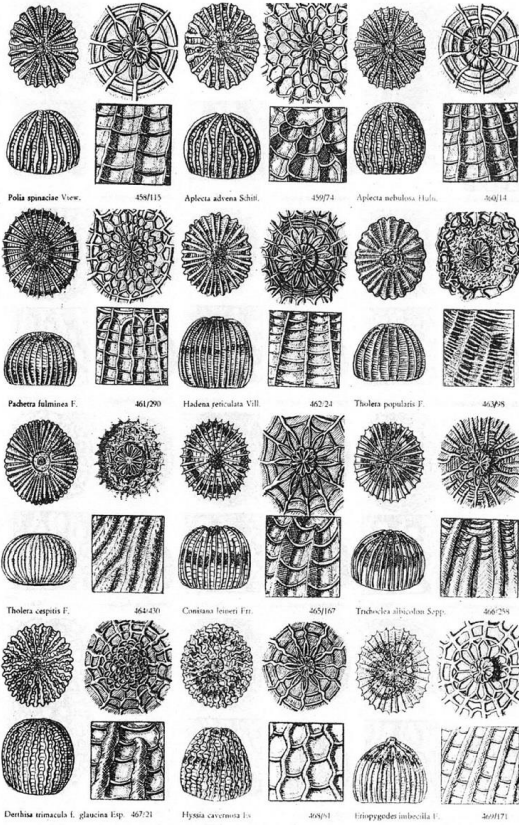


Figura I.21. Ejemplos de láminas en que se privilegian detalles de morfología exocoriónica en vista apical y con acercamientos de la retícula lateral, mediante una representación estandarizada. Modificado de Döring (1955: XXXV, XXXVI),

En sus 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 presentes en las especies que estudió. Debido a esta gran variación 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 (Fig. I.22).

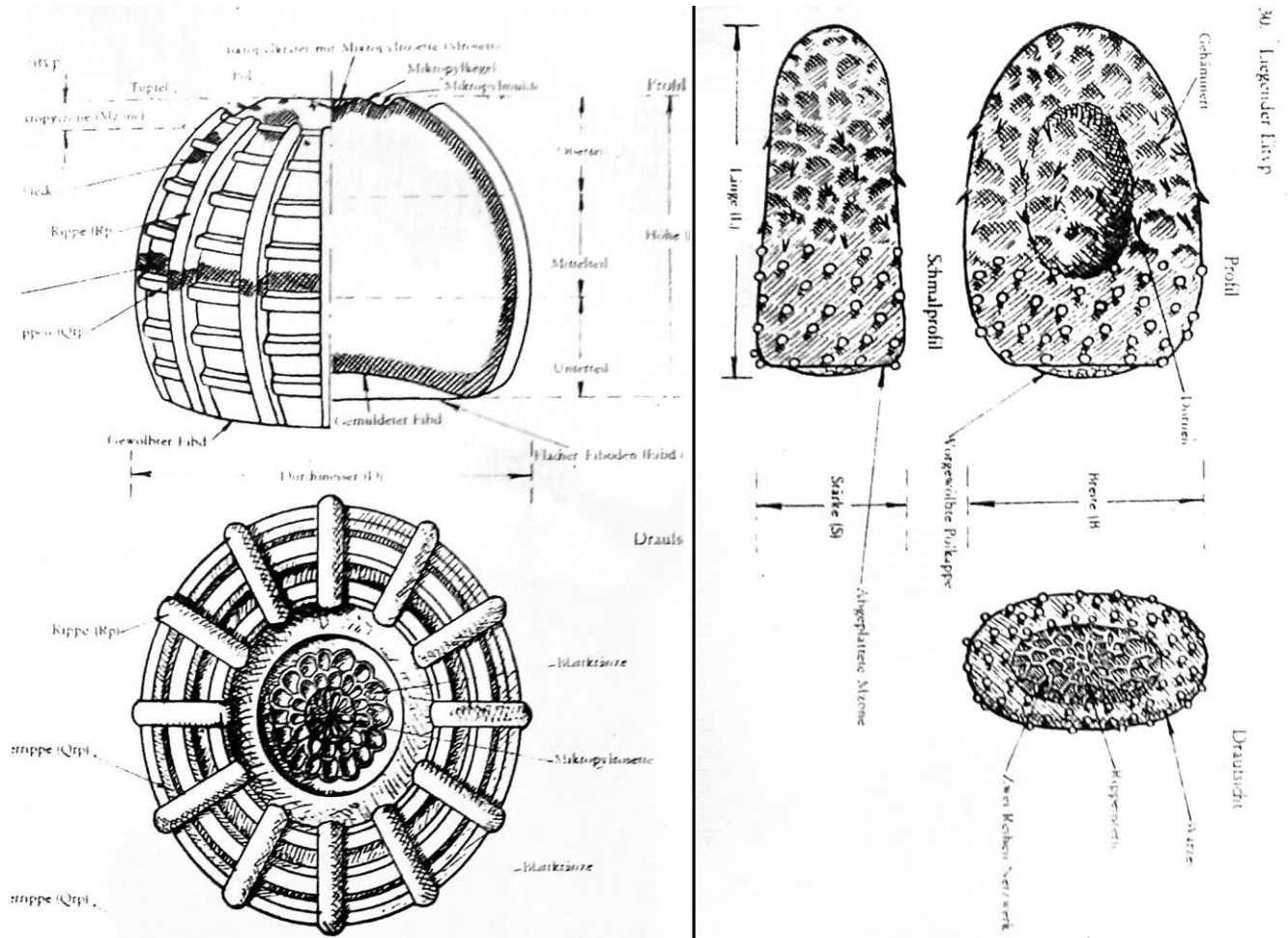


Figura I.22. Dos ejemplos de láminas esquemáticas, en las que rasgos selectos son idealizados y exagerados para facilitar su inspección, acotación terminológica, descripción y caracterización. Modificado de Döring (1955: III).

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 estrategia para presentar comparaciones 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 clara; 4) la propuesta de una terminología adecuada para la identificación de estructuras importantes y comparables entre sí, de manera cualitativa y cuantitativa. Al inicio, Llorente-Bousquets y cols. desconocían la obra de Döring y solo 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 (ver sección I.2).

Pese a su gran calidad, el trabajo de Döring no estimuló la formación inmediata de equipos nuevos de investigación en sistemática basada en caracteres exocoriónicos. 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 & 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-Uribe *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 fiable; 2) carencia –u olvido– de tradición y estilos de representación estandarizados en estudios de morfología ovocítica; 3) el giro en biología hacia otro tipo estudios, como los genéticos, mediante el análisis de secuencias moleculares, como estrategia teórica y metodológica privilegiada en sistemática filogenética. La discusión del punto (3) se dejará para más adelante. Sobre los puntos (1) y (2), el advenimiento de nuevas tecnologías, 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 desaprovechados en lo conceptual y en lo comparativo.

### **I.1.3. 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 & 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 y estudio. El

reconocimiento *in situ* de estos organismos, supone así una necesidad pragmática importante; por lo cual, en ocasiones, dichos estudios incluyen imágenes de estados inmaduros.

Para los fines del presente estudio, podemos clasificar las publicaciones abordadas en tres grandes grupos, según el tipo de imágenes utilizadas: quirografías<sup>25</sup> (*i.e.* dibujos hechos ‘a mano’; ver sección II.2.2.1), 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 denominará aquí ‘esquema letrado’ (ver sección II.2.2.1.1.4). 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 representación pictórica 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.

### **I.1.3.1. Quirografías exocoriónicas**

El primer grupo, compuesto por ilustraciones artesanales, quirográficas o hechas ‘a mano’, posee una importante heterogeneidad 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 diferentes grados de 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 estados inmaduros y plantas huésped. Las ilustraciones son en color, realizadas mediante una mezcla de acuarela y acrílico. Estados como el de oruga, crisálida e imago son quirografiados 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

---

<sup>25</sup> Gubern (2017) llama imágenes *quirográficas* a aquellas de producción manual o artesanal, en oposición a las imágenes *digitales*, de producción mecánica o automatizada. Más que una distinción categórica, el autor propone que la imagen digital surge de la maximización de principios constructivos heredados de la imagen quirográfica, pero liberados de su compromiso mimético con lo representado. Esta tipología de imágenes, según sus modos de producción, corresponde con la distinción de Pauwels (2008: 154) entre imágenes *no-algorítmicas* y *algorítmicas*. Se retomarán estas definiciones en la sección II.2.1.1., para discutir sus particularidades en la producción de imágenes científicas.

la coloración de los huevos, aunque sin estándares numéricos ni catálogo de referencia; 2) representación aproximada de la forma general de los huevos, su retícula exocoriónica y 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 posibilita aspectos en su interpretación, por estas disposiciones grupales (Fig. I.23).

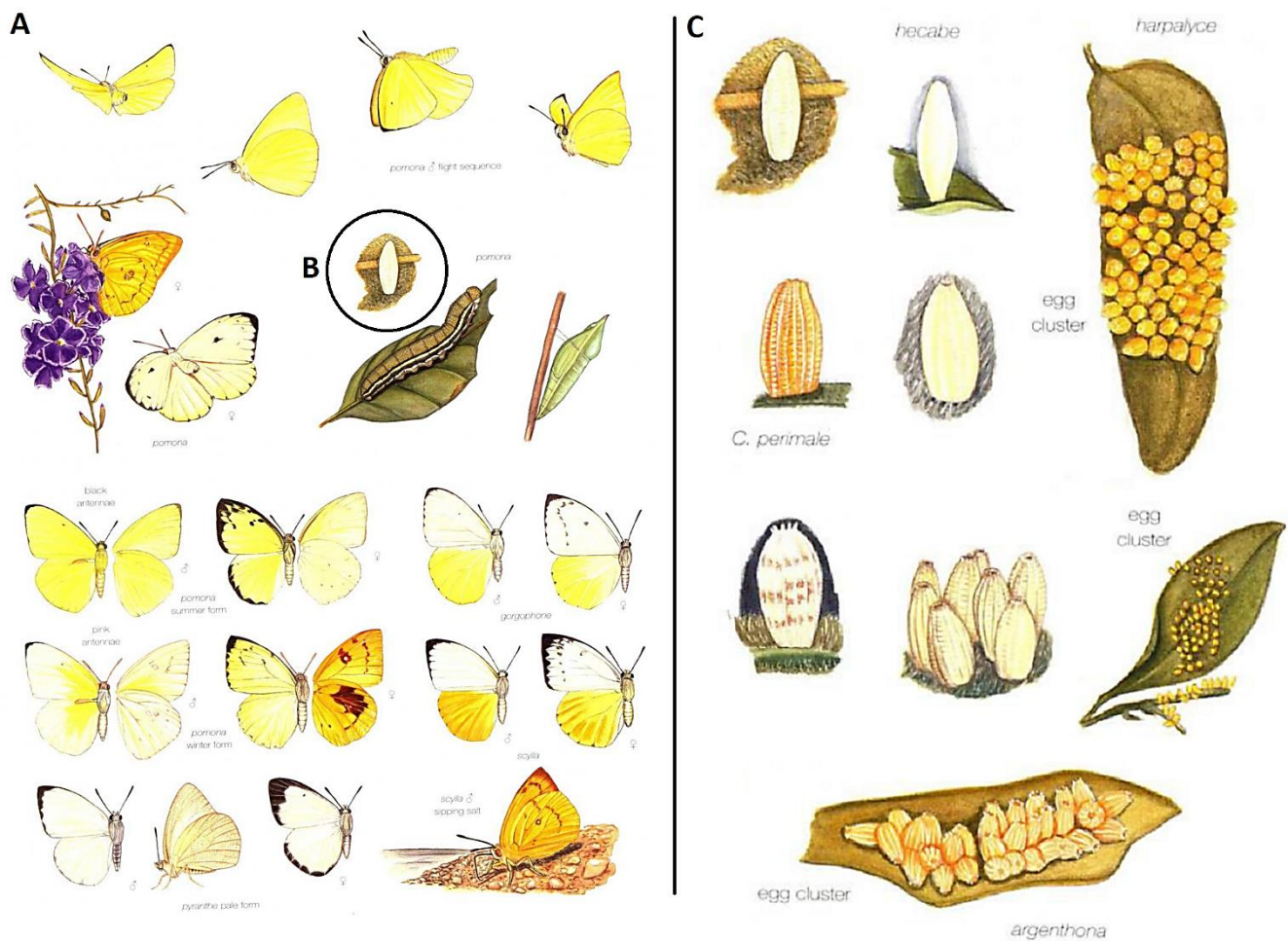


Figura I.23. Ejemplos de: A) imagos acompañadas de estados inmaduros. B) representaciones del huevo como aparece en la lámina original. C) compendio de huevos presentes en la guía, tanto de oviposiciones individuales como agrupados. Modificado de Orr & Kitching (2010: 143, 145, 149, 151, 153, 155, 157, 161).

El artículo de Greeney & Gerardo (2001), *Descriptions of the Immature Stages and Oviposition Behaviour of Pyrrhogyra otolais (Nymphaidae)*, utiliza caracteres morfológicos y etológicos, de oviposición, de la oruga 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, *e.g.* ejes y costillas (Fig. I.24). 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.

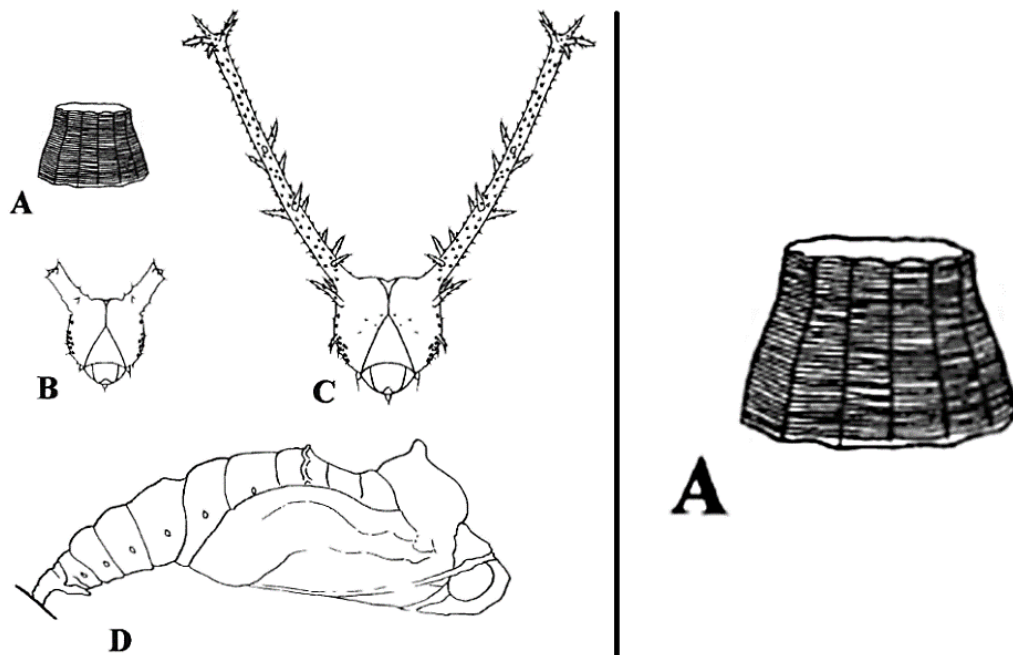


FIG. 1. Egg and larval head capsules of *P. otolais*. (a) egg: not drawn to scale (b) Second instar (c) Fourth instar (d) Pupa: not drawn to scale.

Figura I.24. Lámina y detalle del huevo de *Pyrrhogyra otolais*. Modificado de Greeney & Gerardo (2001: 89).



El artículo de Otero (1994), *Early Stages and Natural History of Sea siphonia (Lepidoptera: Nymphalidae: Eurytelinae)*, presenta una distribución similar de estilos de representación: fotografías en color para mostrar la oruga completa y la crisálida, y quirografías a tinta para mostrar rasgos destacados de fases de oruga 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 (ver sección II.2.2.2.). 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 diagnóstico, dada su invarianza. No fue así para el huevo, del que solo 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 (Fig. I.25). En retrospectiva, la ilustración de Otero tiene el mérito de mostrar especializaciones en los ejes longitudinales; a saber, proyecciones periapicales y estrías. Éstas también fueron estudiadas con mayor atención y escrutinio, cualitativa y cuantitativamente, en trabajos de Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Uribe et al. 2015, 2016c).

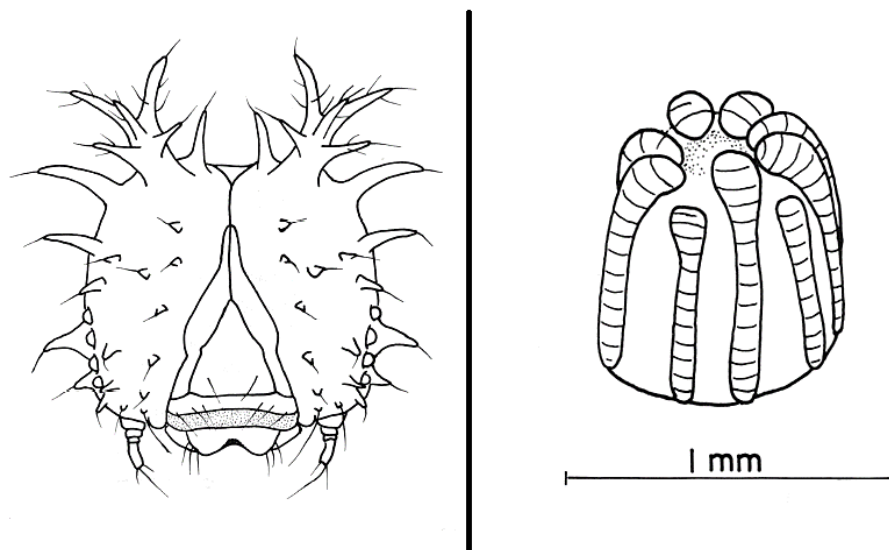


Figura I.25. Cabeza de la oruga y del huevo de *Sea siphonia*. Modificado de Otero (1994: 25).

Algo similar ocurre con el artículo de Freitas & 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 & 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 I.26). Freitas & 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 & 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 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 (ver sección II.1), 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 (ver sección II.1.3.1.3).

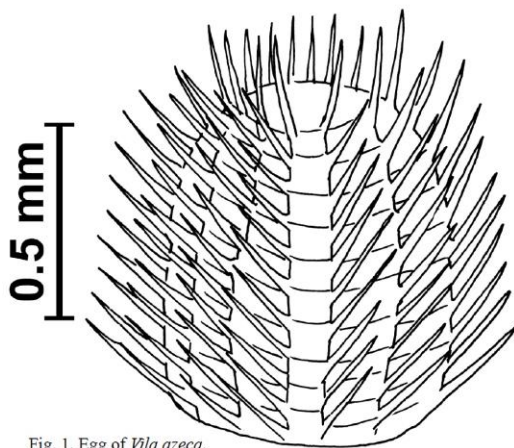


Fig. 1. Egg of *Vila azeca*.

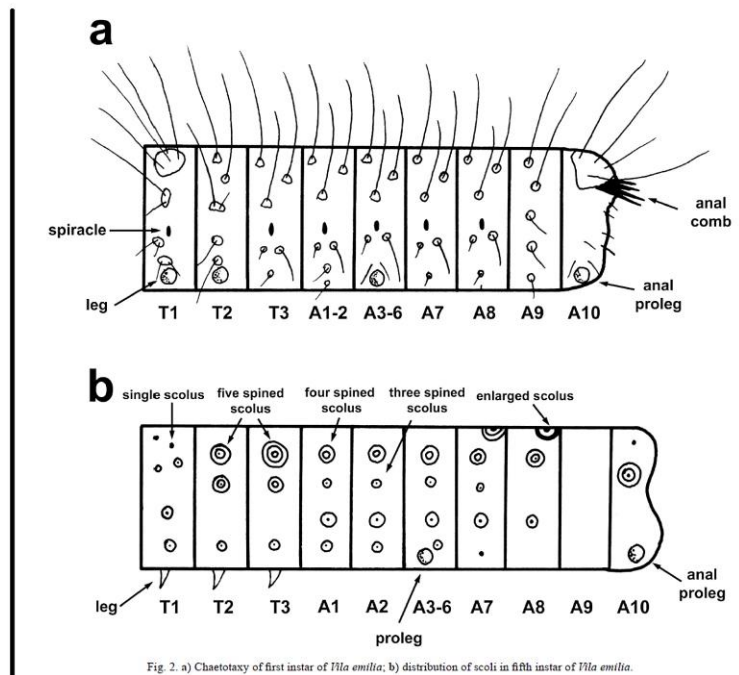
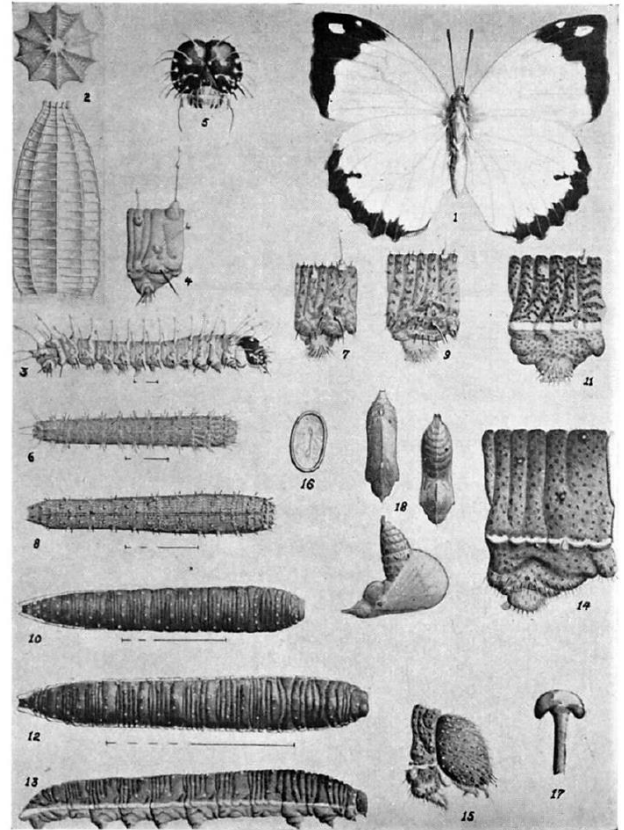
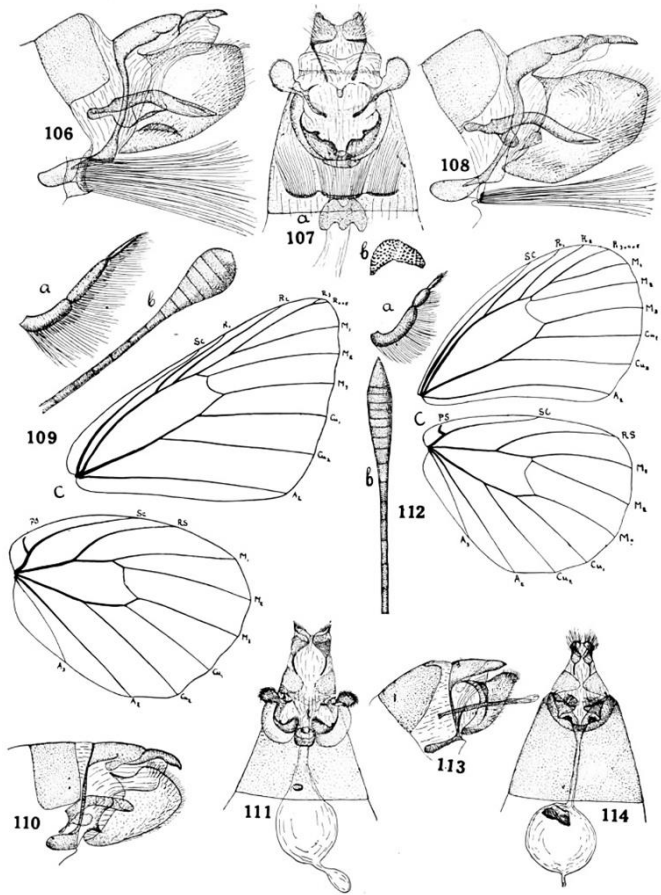


Fig. 2. a) Chaetotaxy of first instar of *Vila emilia*; b) distribution of scoli in fifth instar of *Vila emilia*.

Figura I.26. Huevo y oruga de *Vila Emilia*. Modificado de Freitas & Brown (2008: 74).

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 artículos breves 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, se 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 quirografiados 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) (Figs. I.27, I.28).



Goswan C. Clark del.

Figura I.27. 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).

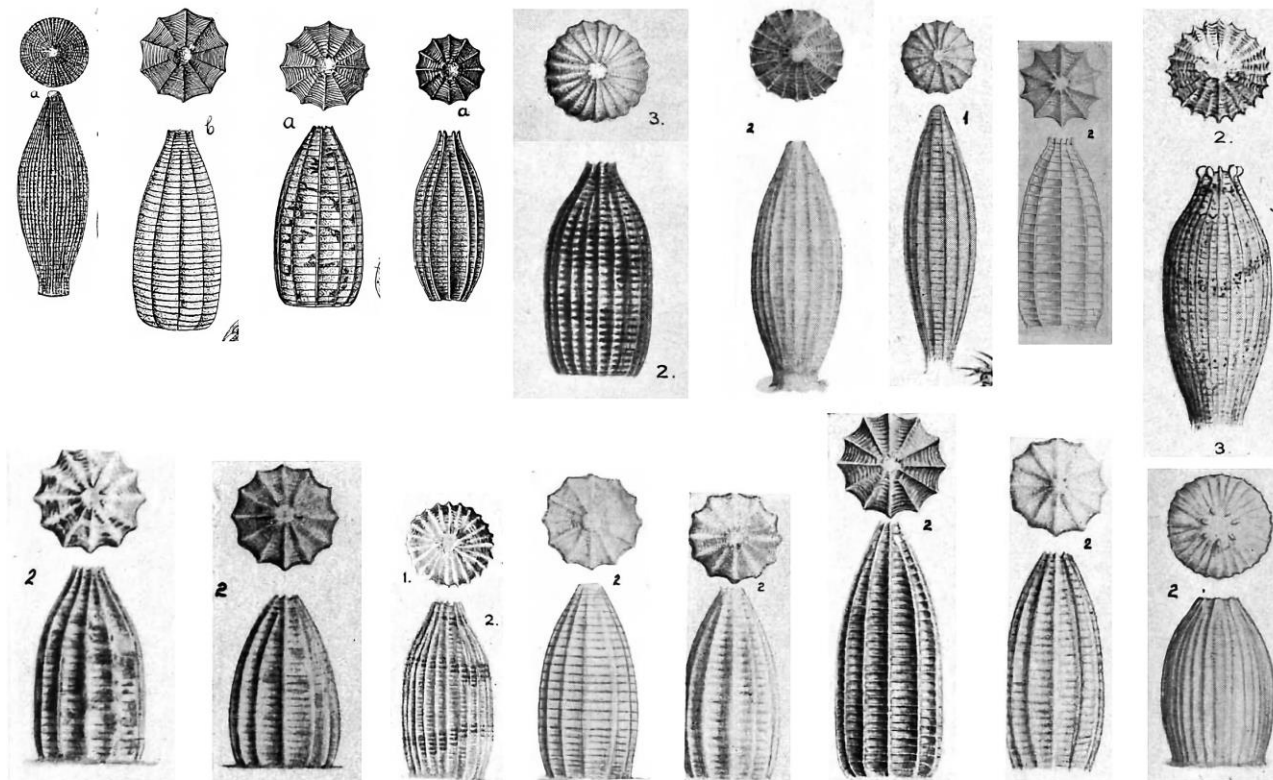


Figura I.28. Compendio de ilustraciones de huevos de varias especies. Su estilo realista selectivo, en vistas lateral y apical estandarizadas, permite una extracción de información comparable a la de fotografías, pero sin el ruido cognitivo presente en las mismas. Modificado de Van Son (1949: 231, 232, XXV–XL).

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 fiables 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 fiabilidad 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 (ver sección II.2.1.1). Más adelante se discutirá el principal problema implícito de este estilo pictórico; a saber, la posibilidad que ofrece de ‘mentir’ convincentemente, al representar de manera realista (y hasta fotorrealista) cosas que, de hecho,



no están ahí o difieren de manera importante del modelo (sección I.2.2.6). Por ahora, basta decir que este estilo cada vez más en desuso, de representación quirográfica realista y selectiva, acompañada de descripciones minuciosas, es retomado y expandido en los trabajos de Llorente-Bousquets y cols.

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 el micrópilo en 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. (ver sección I.2.1).

### **I.1.3.2. 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 cual, en principio, parece proveer de imágenes preteóricas y mecánicamente objetivas, dotadas de fiabilidad epistémica mayor. 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 & Galison, 2007). Más adelante (secciones I.2.2.6, II.1.2) se discutirán en detalle las desventajas de ésta y otras técnicas

algorítmicas de representación pictórica, sus sesgos propios y el tipo de aberraciones visuales que pueden producir en estudios del exocorion, tanto en campo como bajo el microscopio. También se abordará el problema general del uso de métodos algorítmicos en la producción de hipótesis filogenéticas (ver sección II.1.3). La presente sección se enfoca en dos aspectos interrelacionados y comunes a varios de los ejemplos de fotografía exocoriónica ofrecidos: representación inalterada de los huevos ovipuestos en campo o en el laboratorio, así como su desaprovechamiento taxonómico relativo.

El breve artículo de F. Noad Clark (1900), *Photographing the eggs of Lepidoptera*, goza el 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 I.29), 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 generales de forma y patrones reticulares; *e.g.* *Chrysophanus phlaeas* (sin. *Lycaena phlaeas*) presenta un huevo esferoidal de retícula penta-hexagonal, rasgos similares a los observados por Llorente-Bousquets y cols. en otras especies de Lycaenidae (en prep.). Clark enumera 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 2 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 adecuado para fotografiar objetos esféricos micrométricos, 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 fotomicrografía, impide obtener una sola imagen volumétrica enfocada en todos los planos. Llorente-Bousquets y cols. desarrollaron 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 el presente estudio (ver sección I.2.2.3).

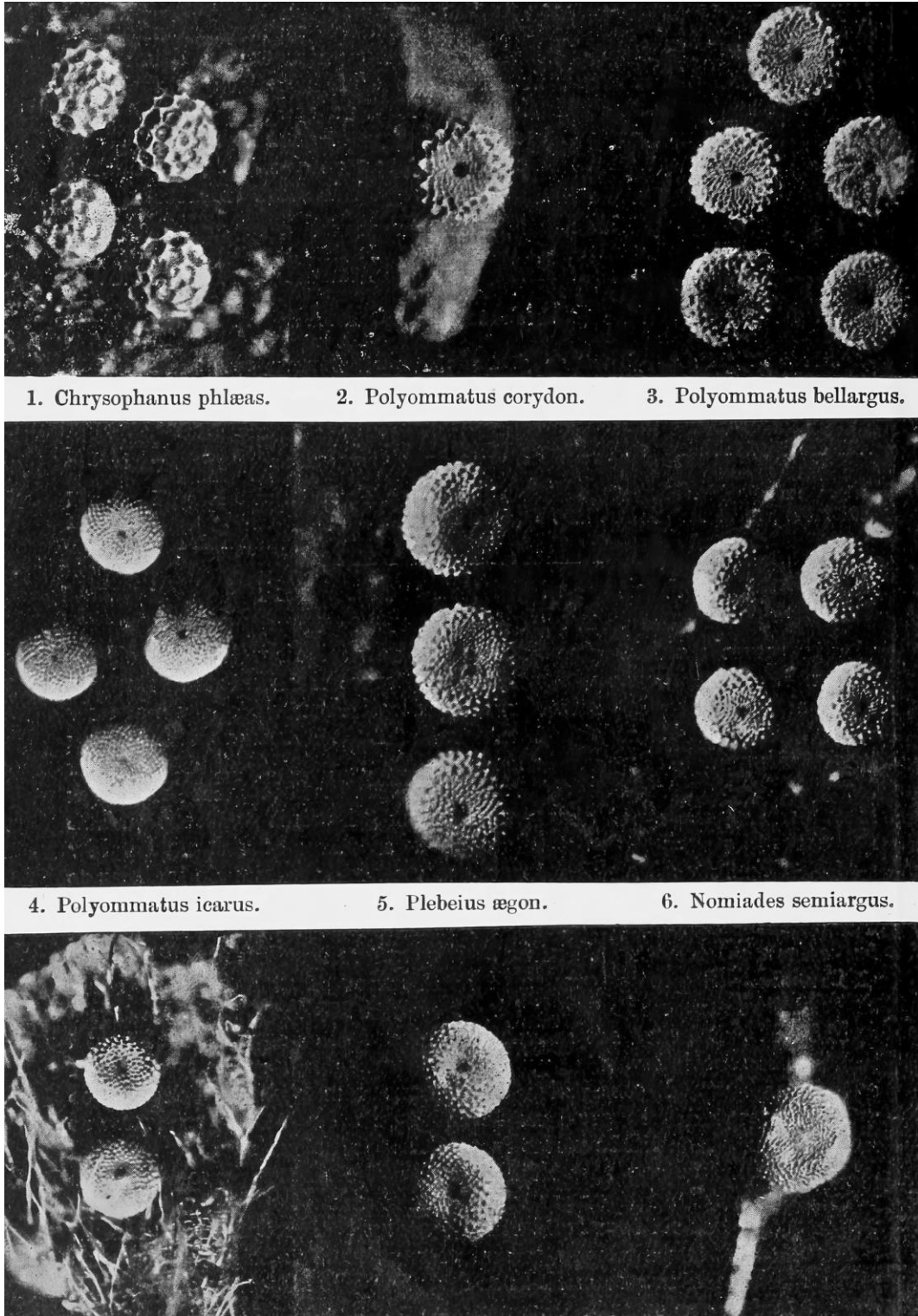


Figura I.29. Fotografías de exocoriones de especies de la familia Lycaenidae. Tomado de Clark (1900: *Plate XI*)

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 fotomicrografía en campo (de 3 a 25 aumentos), para la obtención de los mejores resultados posibles. Las versiones de sus artículos accesibles hoy día, solo 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. (Fig. I.30). Las descripciones verbales del autor son muy breves, a veces de apenas tres líneas por especie, pero valiosas y certeras; pese a las limitaciones de sus técnicas fotográficas, Peterson consiguió distinguir y tipificar algunos rasgos de morfología exocoriónica que después devinieron 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.<sup>26</sup>

---

<sup>26</sup> Dice Peterson (1961: 114):

Many eggs of moths possess parallel ridges on their exterior. These may be vertical or horizontal depending upon the position of the eggs on their substrate. So far as known distinct parallel ridges on moth eggs are always more or less parallel with a line that is perpendicular to the micropylar area of the egg. [...] The number of ridges present on the eggs of a given species is more or less constant. Among species seen to date 10 to 56 may be present. [...] If the ridges and adjacent grooves are conspicuous, the number per egg is apt to be small (25).

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. Aún 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 fotomicrografía 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.

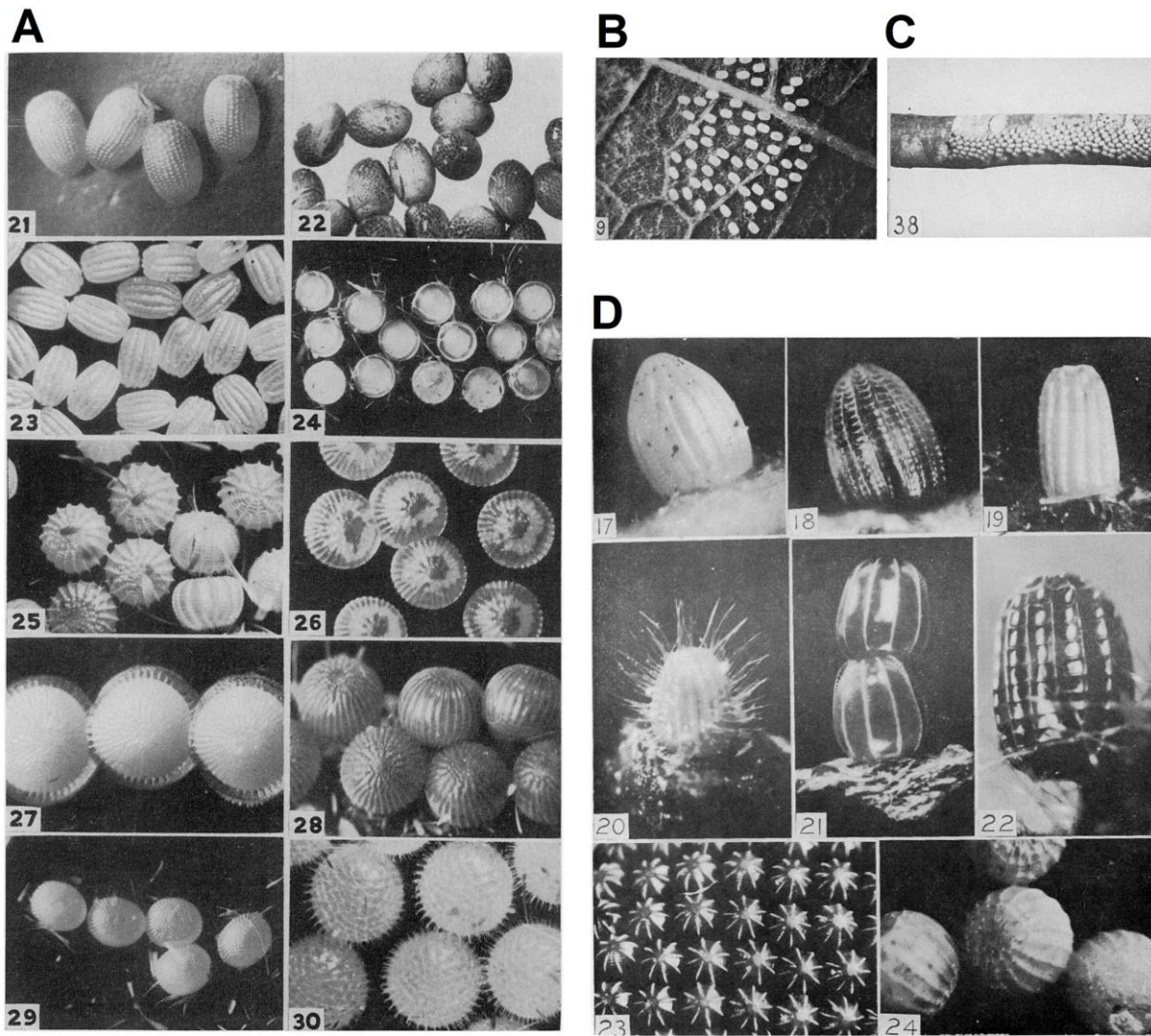


Figura I.30. Ejemplos de fotografías: A) variedad de huevos de Heterocera [sic] en oviposición (Peterson 1961: III); B & C) oviposición en hoja (Peterson 1967: 129) y en tallo (Peterson 1968: 90); D) variedad de huevos de Rhopalocera [sic] (Peterson 1970: 70).



El artículo de Freitas & 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.<sup>27</sup> Los autores utilizaron quirografías esquemáticas y estilizadas solo 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 & Oliveira no pretendían usar los huevos para su discusión taxonómica, basada en el estudio etológico y morfológico de orugas y crisálidas.<sup>28</sup> 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 (e.g. Shirozu & Hara 1962, 1968, Folino 1982, Freitas *et al.* 1997, Barbosa *et al.* 2010, Van Der Poorten & Van Der Poorten 2016). Parece que, en lugar de aprovechar las ventajas asequibles mediante el uso de mejores fotografías de huevos, su inclusión es solo requisitoria para obtener cierta compleción en la presentación visual de estados inmaduros. Puesto que los autores no consideran los huevos de 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 (Figs. I.31, I.32).

Debe advertirse que las fotografías exhiben color 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) (ver sección I.2.1, Fig. I.45). 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, solo se aprecian lo suficiente al teñirlos o con el uso del MEB (ver sección I.2.2). 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.* 2021b).

---

<sup>27</sup> Immature stages are still undescribed for many genera and species of Nymphalidae; studies of their morphology and behavior could help to understand the relationship among members of this family of butterflies. (Freitas & Brown, 1992: 1, 2)

<sup>28</sup> The pupae of *Eunica* suggest that the genus is among the Callicorini, as stated by Otero (1990), who places *Eunica* in the most advanced branch of Callicorini, paraphyletic with *Temenis* and *Nica* (*op. cit.* 8).

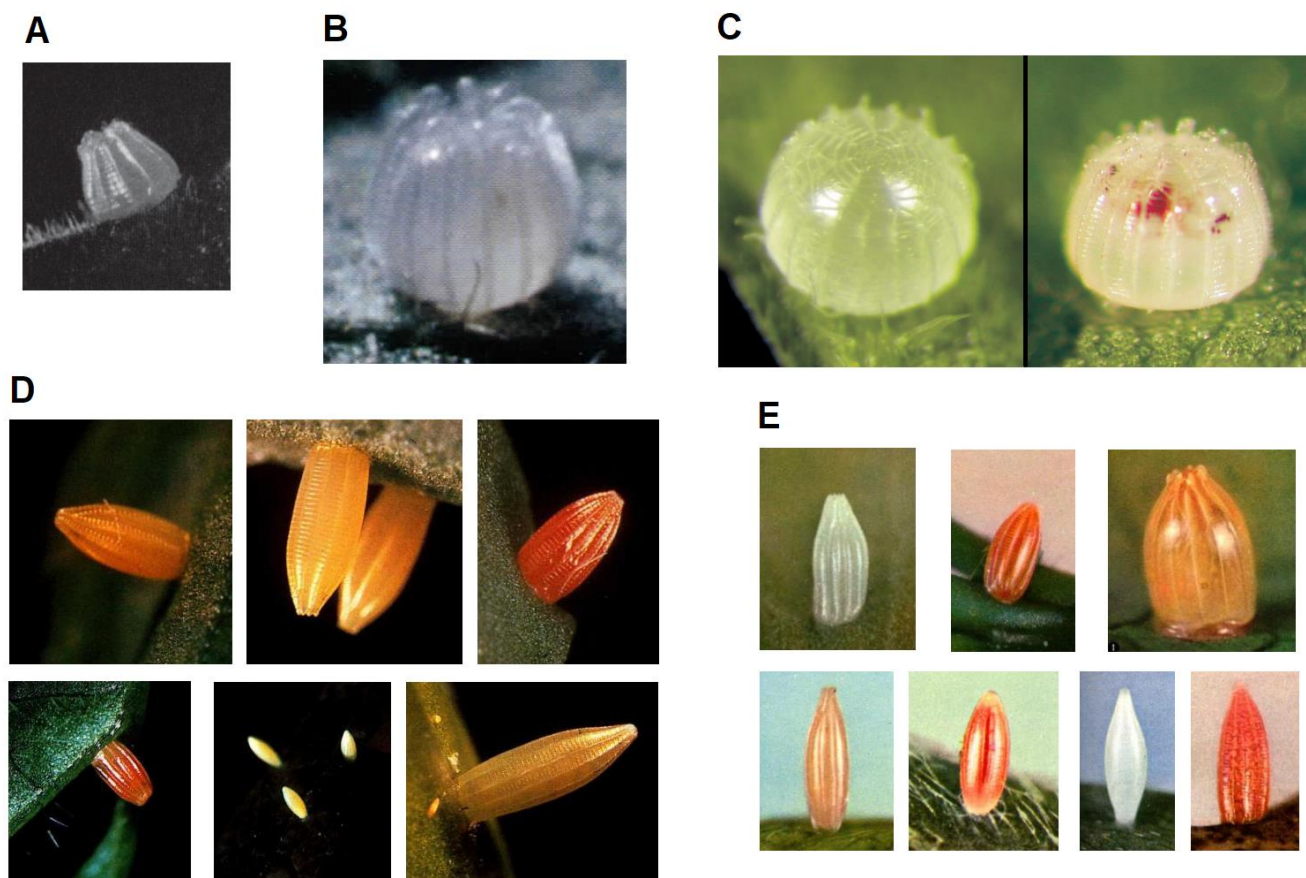


Figura I.31. Fotografías de huevos de especies de Pieridae y Nymphalidae. Modificados de: A) Freitas & Oliveira (1992: 3); B) Freitas & Brown (1997: 30); C) Barbosa *et al.* (2010: 698); D) Folino (1982: 17, 19, 21, 23, 27, 35); E) Shirozu & Hara (1962: 67, 68, 69, 70; 1968: 9, 10, 11). Las fotografías fueron tomadas *in situ*, de oviposiciones, en vistas lateral, ‘de pájaro’ (o aérea oblicua) y con encuadre y acercamiento variables. Se acompañan con descripciones morfológicas y etológicas escuetas, sin aplicación taxonómica en sus publicaciones respectivas.

# 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: Hesperiiidae (Fig. F-1)



Fig. F-1. Eggs. Hesperiiidae. 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 I.32. Fotográfica de huevos de especies de Hesperiiidae y Lycaenidae. Las fotografías son de buena calidad y se presentan 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. Tomado de Van Der Poorten & Van Der Poorten (2016: 370)

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 por los autores de línea fotográfica de manera casi sintomática. 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 que a menudo requiere su quirografado. En principio, han obtenido imágenes más ‘objetivas’, en el sentido de intervención mínima de la subjetividad del usuario en su producción (ver sección II.2.1.2.); 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 requiere la elaboración de quirografías satisfactorias. 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-Bousquet 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 sinonimia de estructuras distintas, enmascara diferencias morfo-fisiológicas que pueden resultar relevantes para la propuesta de hipótesis filogenéticas (ver sección II.1).

Es importante notar que toda vez que autores del grupo fotográfico dotan de importancia taxonómica a rasgos presentes en 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; solo hacer notar que las fotografías de huevos han permanecido desaprovechadas en estudios morfológicos y taxonómicos de Lepidoptera. El propósito final del presente estudio no es entronizar tal o cual sistema de caracteres, técnica o estilo de representación, sino proponer un ejemplo de uso coherente y colaborativo entre los mismos, con estándares más riguroso en la representación y conceptualización de caracteres exocoriónicos. 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 (ver sección I.2.2). 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.

### **I.1.3.3. Imágenes exocoriónicas por microscopio electrónico de barrido (MEB)**

En esta sección se analiza el tercer y último grupo de imágenes exocoriónicas, obtenidas con microscopio electrónico de barrido (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 en varias escalas, a niveles desde micro hasta nanométrico, cuyas vistas pueden guardarse como archivos de imagen monocromática en 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 el par de décadas siguientes a la comercialización del instrumento.

E.H. Salked fue quizá de los primeros en aprovechar la nueva tecnología 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 pasar 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 (Fig. I.33). 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 utilizó el MEB Stereoscan MKIIA (Fig. I.34). Los resultados satisfactorios 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)*.



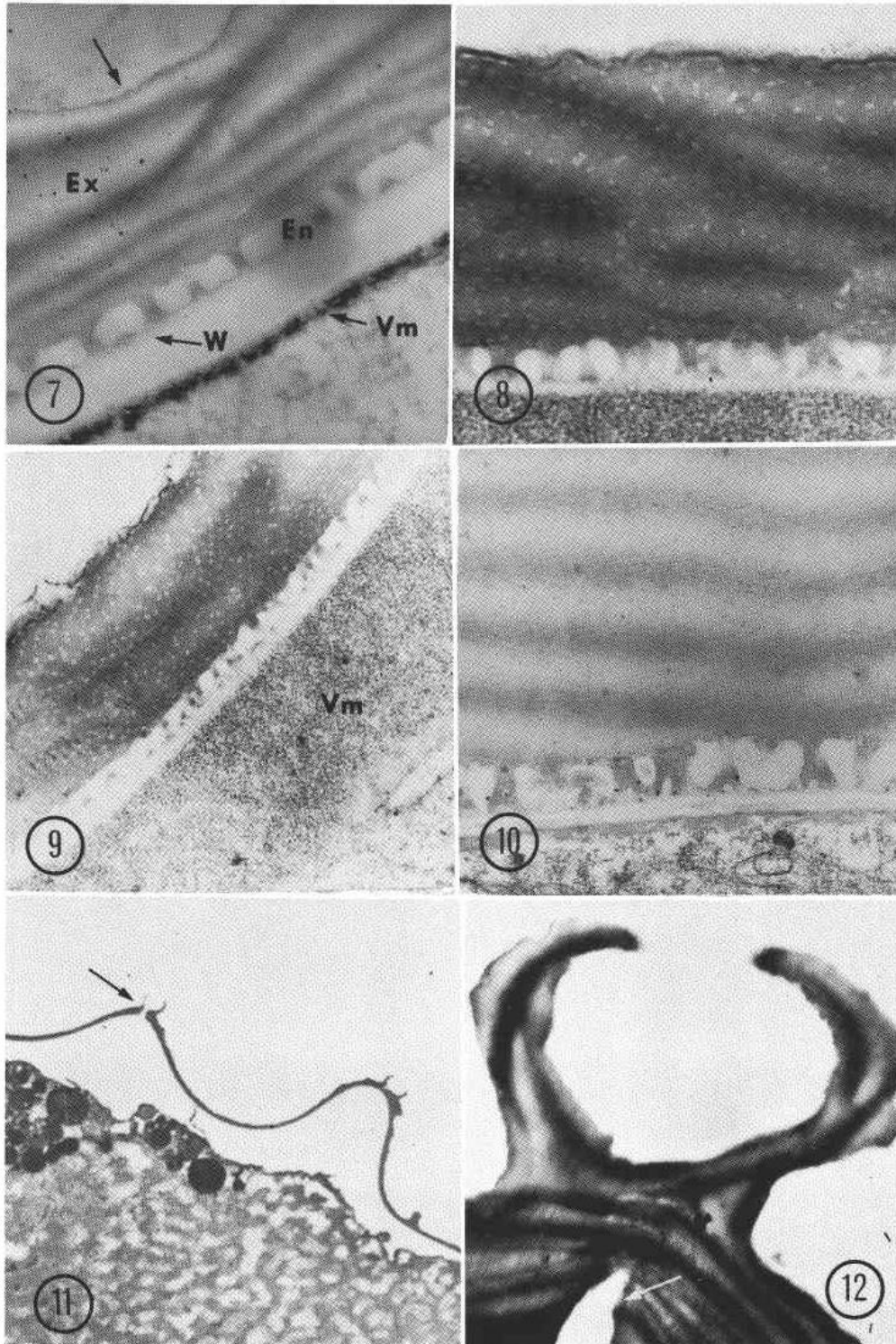


Figura I.33. Imágenes del interior del corion y su capa más interna (endocorion) de *Amathes c-nigrum*, obtenidas con microscopio electrónico de transmisión (MET). Tomado de Salkeld (1973: *Figures 7–12*).

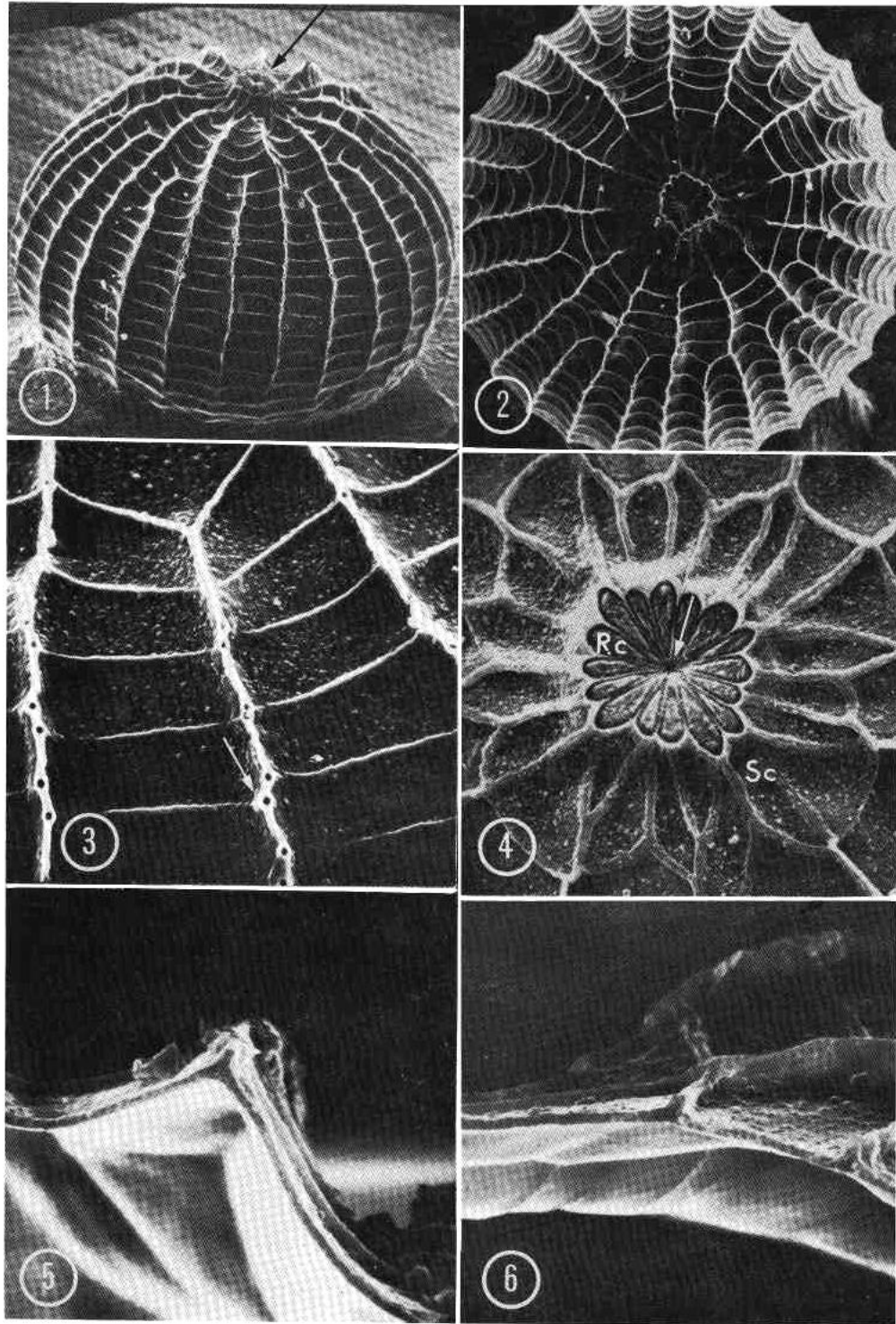


Figura I.34. Imágenes del exocorion de *Amathes c-nigrum* obtenidas con microscopio electrónico de barrido (MEB). Tomado de Salkeld (1973: *Figures 1–6*).

En su artículo exploratorio, Salked (1973) complementa sus imágenes del MEB 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 (*crossribs*, *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 Salkeld (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 (Fig. I.35); 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 (éstos últimos no obtenidos mediante el MEB).<sup>29</sup> De manera global, su trabajo posee gran calidad descriptiva; lo cual posteriormente cayó en desuso, en artículos de exploración exocoriónica a través del MEB.

---

<sup>29</sup> Ejemplo de descripción de Salkeld (1984: 96):

**Eutolype electilis (Morrison)**

Oviposition. 8.V.78; singly.

Size. W 0.59; H 0.38.

Colour. Rosy pink becoming dark taupe.

Caption. **a**, top view; 13-15 of the 29-30 zig-zag longitudinal ridges radiate from micropylar area; rosette and secondary cells elevated dome-like at center of depressed ring of tertiary and quaternary cells; ridges on upper half of egg herringbone-patterned with anterior portions of longest ridges overlaid by shallow reticulum; ridges on lower half of egg steeply elevated and humped; transverse walls prominent, 80x. **b**, side view; egg flattened and tam-shaped; columnar cells cratered on lower half of egg, 80 x . **c**, apical view; rosette and secondary cells heavily walled and clearly delineated; secondary cells short, broad, and usually rounded; transverse walls of adjacent first and second series of columnar cells often abut to form concentric rings encircling egg, 155 x . **d**, micropylar area; 10 rosette cells, 395 X . **e**, small, inconspicuous aeropylar openings (arrows) at wall junctions of columnar cells; aeropyles confined to 1- to 2-cell-wide band around egg near equator; ridges herringbone-patterned on left of arrows and steeply elevated and humped on right, 395 x . **f**, an aeropyle; chorion roughly pebbled, 1575x .

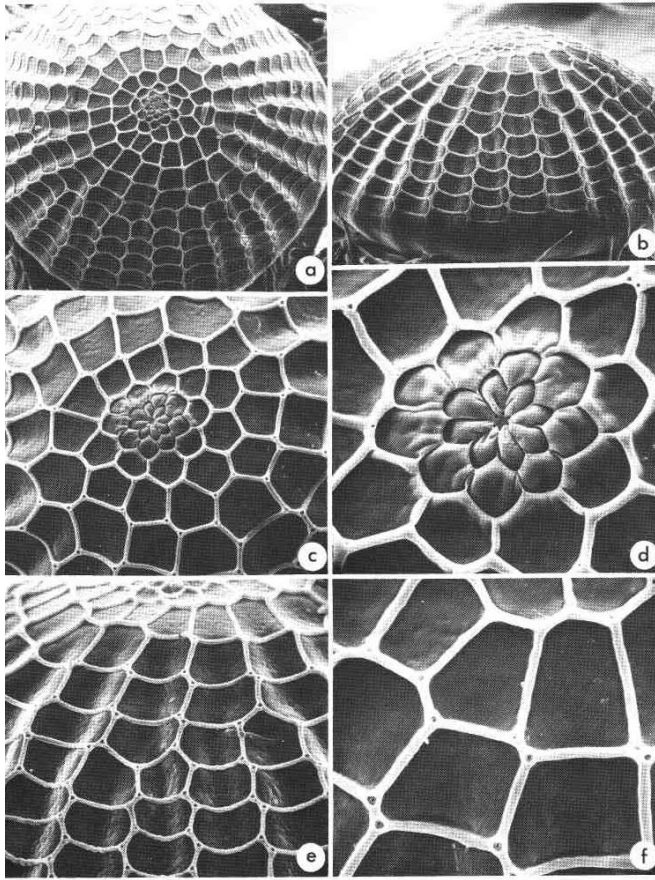


FIG. 4.

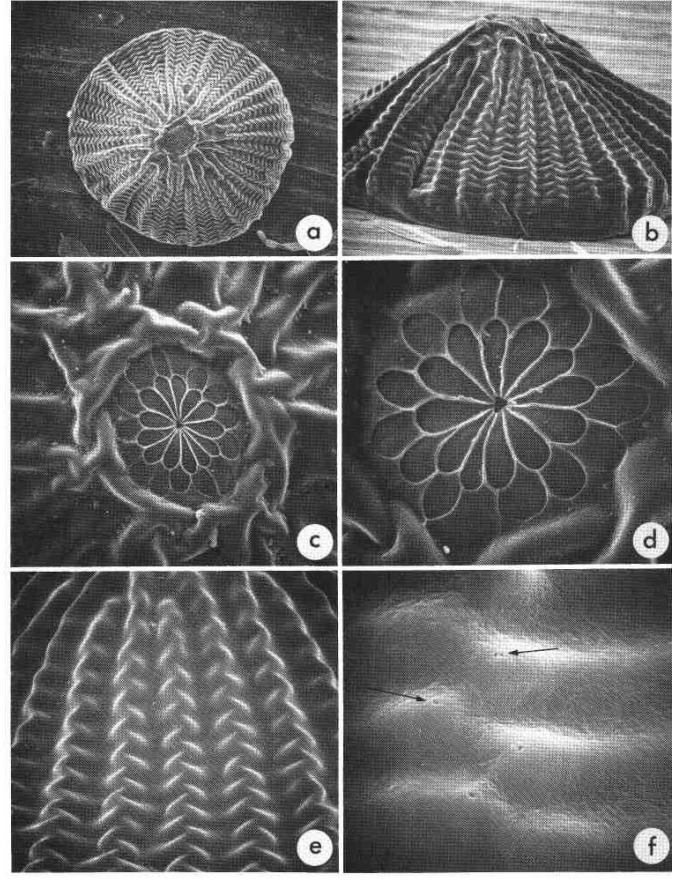


FIG. 10.

Figura I.35. Imágenes excoriónicas tomadas con MEB, pertenecientes a especies de la familia Noctuidae. Modificado de Salkeld (1984: *Figures 4, 10*).

Otro ejemplo destacable de exploración temprana 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 aporta y describe imágenes por MEB de seis especies de seis géneros de Argynninae (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, detectar invarianza o variación intragenérica. Sin embargo, con independencia del *ranking* de los grupos bajo estudio, sus observaciones permiten hacer comparaciones interespecíficas entre

caracteres y posibles estados de un mismo carácter; lo cual, constituye la base metodológica del análisis filogenético, *i.e.* la búsqueda de *sinapomorfías* (ver sección II.1).

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 / quaternary 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 zigzagueantes (*zig-zag shaped*), aunque sin inferir una relación transformacional entre ambos, como hicieron posteriormente Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Urbe *et al.* 2016c: 720, 726; ver sección I.2.2.8, Fig. I.71).

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 su ergonomía (*sensu* Barceló 2016). 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 (Fig. 36), se resiente la falta de esquemas letrados (ver sección II.2.2.1.1.4) que clarifiquen, sintetizen y faciliten la comunicación y valoración de sus avances en morfología exocoriónica, aplicada a sistemática de Papilonoidea.



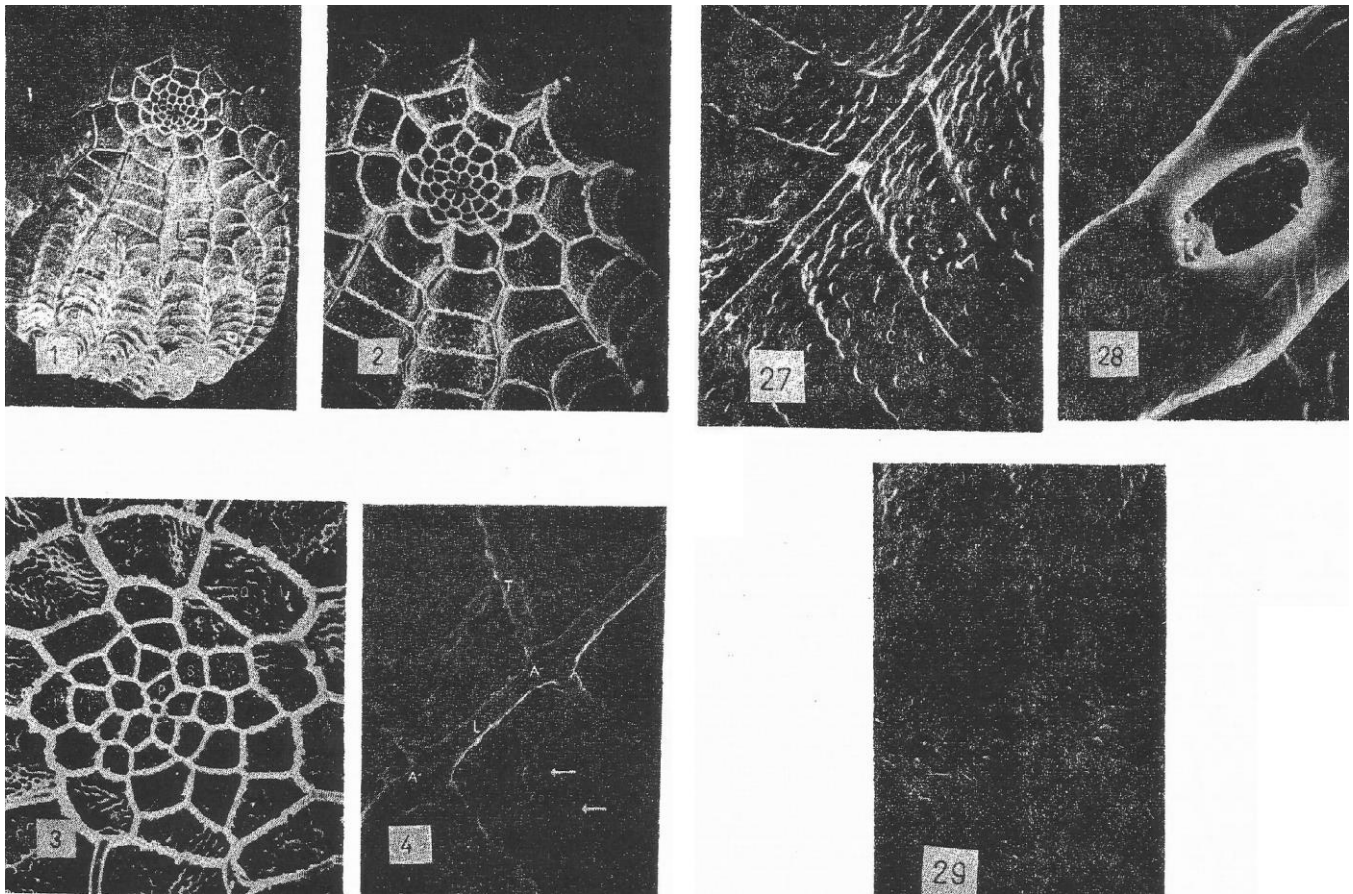


Figura I.36. Imágenes digitales de calidad reducida (probablemente escaneadas de fotocopias), de las obtenidas por MEB de exocoriones de especies de la subfamilia Argynninae. Modificado de Suludere (1988; 12, 21).

En su artículo, *Immature stages of the Neotropical cracker butterfly, Hamadryas epinome*, Leite *et al.* (2012) 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.<sup>30</sup> 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 (Figs. I.37, I.38).

<sup>30</sup> Despite the previous publication of many descriptions of immature Nymphalidae, knowledge of systematically relevant morphological information remains scarce. This scarcity of knowledge is partly because the first descriptive works are old, and their illustrations and descriptions are scarce, superficial, and incomplete. (Leite *et al.* 2012: 6).

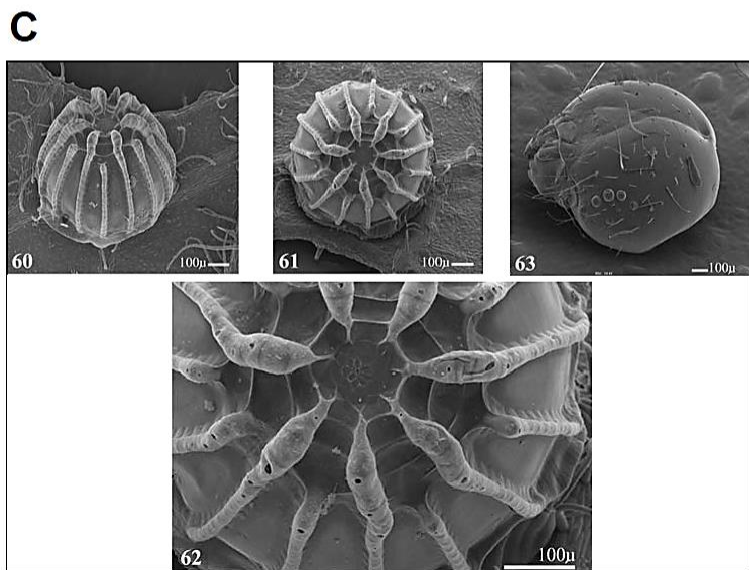
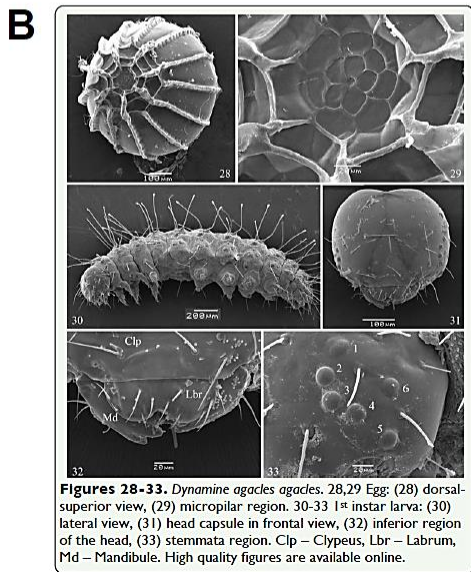
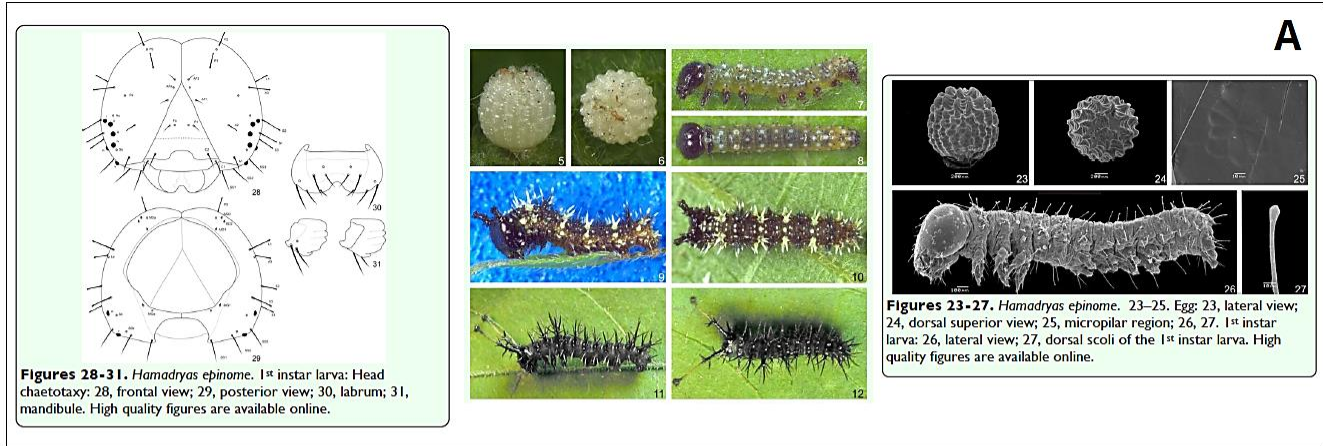


Figura I.37. Imágenes modificadas de: A) Leite *et al.* (2012a: 11); B) Leite *et al.* (2012b: 11); Leite *et al.* (2014: 45). La calidad creciente de las imágenes, por lo general, no tiene un correlato verbal correspondiente.

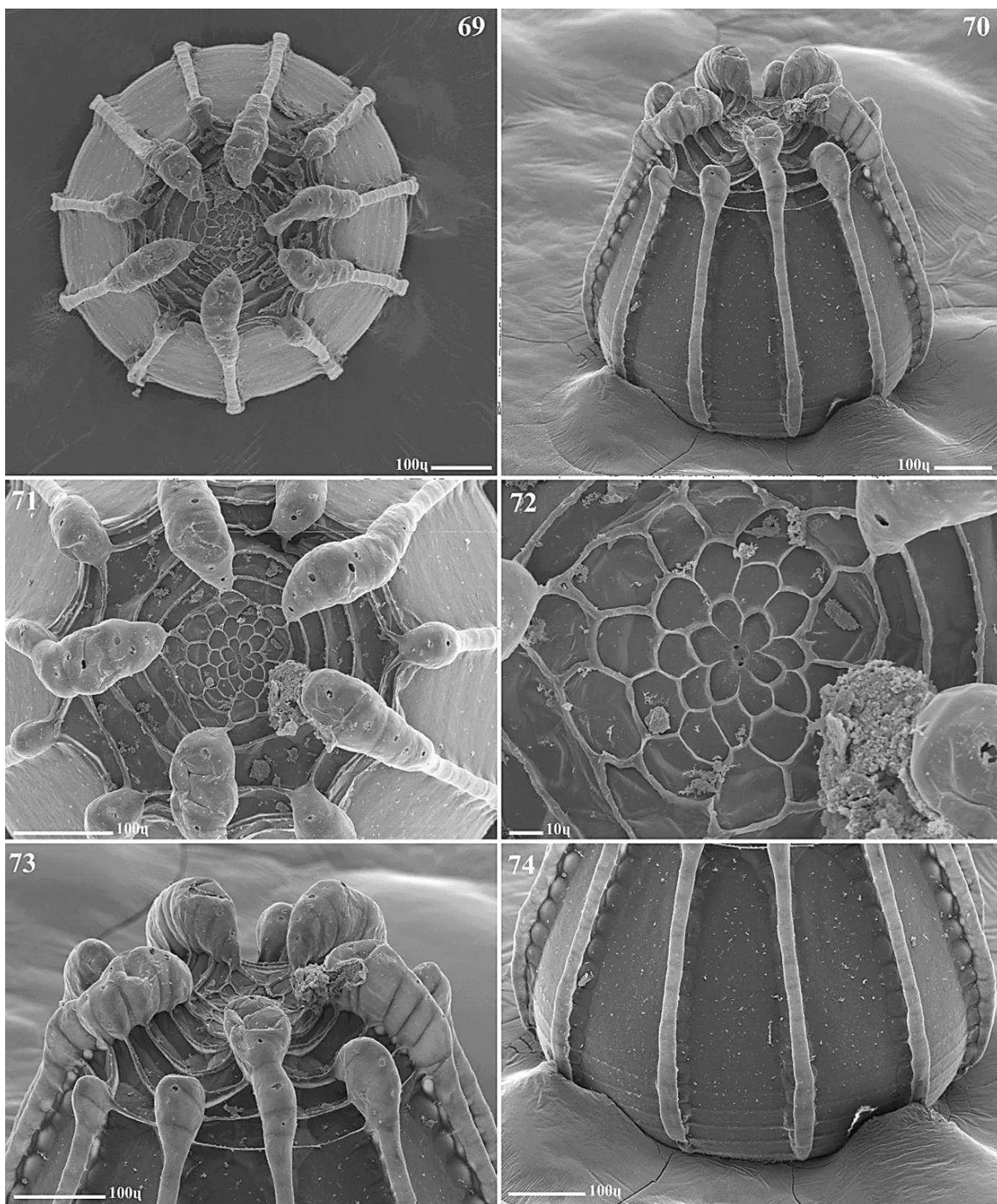
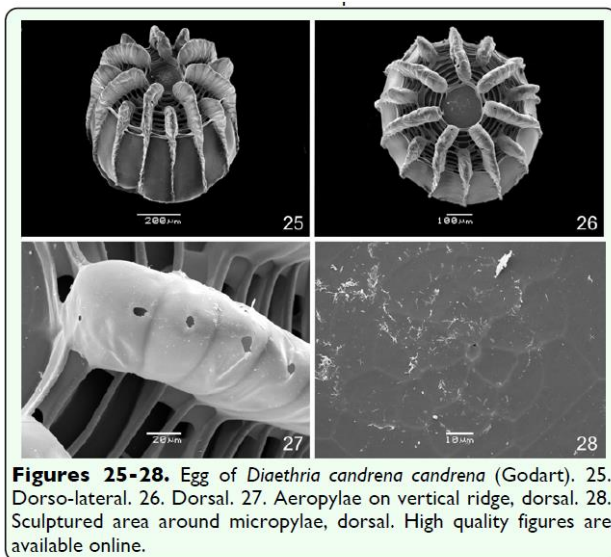


Figura 1.38. Lámina completa con imágenes obtenidas del MEB. Tomado de Leite (2014: 46).



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 el apartado verbal, 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 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.<sup>31</sup> La imagen de MEB incluida es 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 (Fig. I.39); pero esto demerita aún más la descripción, pues sus descripciones ovocíticas son escuetas, a veces de solo un par de líneas de texto.<sup>32</sup> Así, se vuelven vulnerables a su propia crítica, sobre la ausencia de descripciones detalladas en la literatura.

**A**



**B**

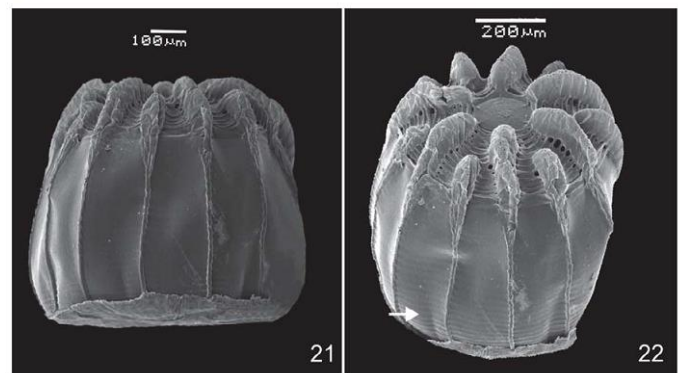


Figura I.39. Imágenes exocoriónicas, modificado de Dias *et al.* (2012: 10 (A), 2014: 13 (B)). Algunas fueron reelaboradas quirográficamente, analizadas y aprovechadas en mayor medida por Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Uribe *et al.* 2015).

<sup>31</sup> The irregular ornamentation of the chorion on the eggs appears to be common among *Hamadryas* species. In contrast, the eggs of *Panacea* Godman & Salvin, 1883 and *Batesia* C. Felder & R. Felder, 1862 have defined crests, such as are found in other Biblidinae, which normally present well defined carenae. [...] the diversity of characteristics found in the immature stages suggests that the integration of adult stage and immature stage information is fundamental to the understanding of the systematics of this genus. (*op. cit.*: 7).

<sup>32</sup> *Dynamine aerata aerata* (Butler, 1877) (Figs 9, 10, 19-32). Egg: 0.80 mm high x 0.54 mm in diameter; pale greenish yellow, truncated, conspicuous longitudinal ridges and inconspicuous transverse ridges (n = 1). (Leite *et al.*, 2014: 29).

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 & Allyn (1980, 1981, 1984), complementan imágenes del MEB con descripciones detalladas y terminología especializada (Fig. I.40).<sup>33</sup> Estudios como los de Dolinskaya & 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; morfología exocoriónica y patrones reticulares con terminología especializada; plantas de alimentación y distribución geográfica<sup>34</sup> (Fig. I.41). 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 propuesta y discusión de relaciones filogenéticas entre grupos (ver sección II.1).

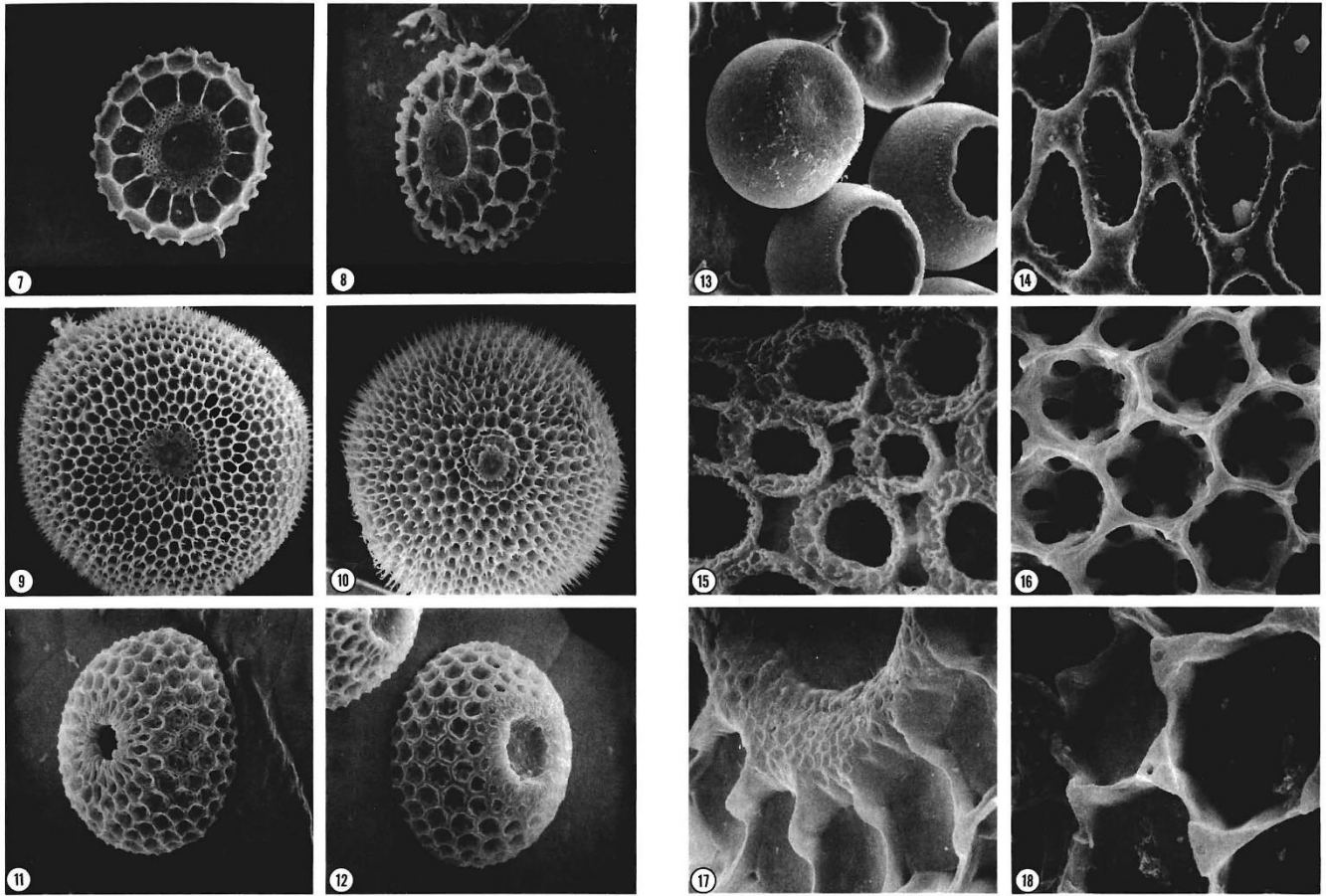
Trabajos como el de Salik *et al.* (2015) ofrecen un excelente balance entre estilos pictóricos, al incluir fotografías de campo y bajo microscopio óptico, imágenes del MEB y esquemas del ciclo de vida completo de los ejemplares (huevos, orugas, pupas e imagos de ambos sexos); pero aún son superficiales en la descripción, tipificación, conteo y tabulación de rasgos exocoriónicos diagnósticos (Fig. I.42). En estos y otros trabajos, basados en fotografía y observaciones bajo el MEB y enfocados en el exocorion como sistema de caracteres en sistemática filogenética (Thomson 1992, García-Barros & Martin 1995, Dell’Erba *et al.* 2005, Srivastava *et al.* 2011, Hernández-Roldán *et al.* 2012, Giannopoulos *et al.* 2013, Munguira *et al.* 2015, Srivastava & 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.

---

<sup>33</sup> It has long been thought that the egg stage of butterflies has both an actual and a potential value in determining or understanding the phylogeny and evolution of members of the order (Scudder, 1889; Chapman, 1896a, 1896b). (Downey & Alley 1981: 1)

<sup>34</sup> It is shown that the egg characteristics are of great taxonomic value at species and generic levels. Some characters are useful for grouping genera. In general, a complex of characters should be used, because different species or genera often share the same characters. Possible apomorphic and plesiomorphic states of the different characters are discussed in relation to the different taxa. [...] Characters including egg shape, egg and chorion colour, the shape of gnawed holes in eggs when caterpillars hatched, chorionic sculpture, the type of oviposition, foodplants, and geographic distribution of the genera and species were applied. (Dolinskaya 2019: 201)





FIGS. 7-12. SEM photos of eggs of Riiodinidae, 60 $\times$ . 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 Riiodinidae and Lycaenidae. 13, *Euselasia hieronymi* hatched and unhatched eggs, 60 $\times$ ; 14, Porous plastron in *Brephidium pseudofea*, 600 $\times$ ; 15, Rib surfaces in transition zone of *Emesis emisea*, 1800 $\times$ ; 16, Inverted funnel-shaped meshwork and aeropyles in *Emesis tegula*, 360 $\times$ ; 17, Flying buttress ribs near collar of *Calephelis rawsoni*, 300 $\times$ ; 18, Aeropyles on rib junctures, lateral area of *C. rawsoni*, 360 $\times$ . Photographs reduced to 0.58 or original size.

Figura I.40. Láminas de exocrións obtidas con MEB. Modificado de Downey y Allyn (1980: Figures 7—18).

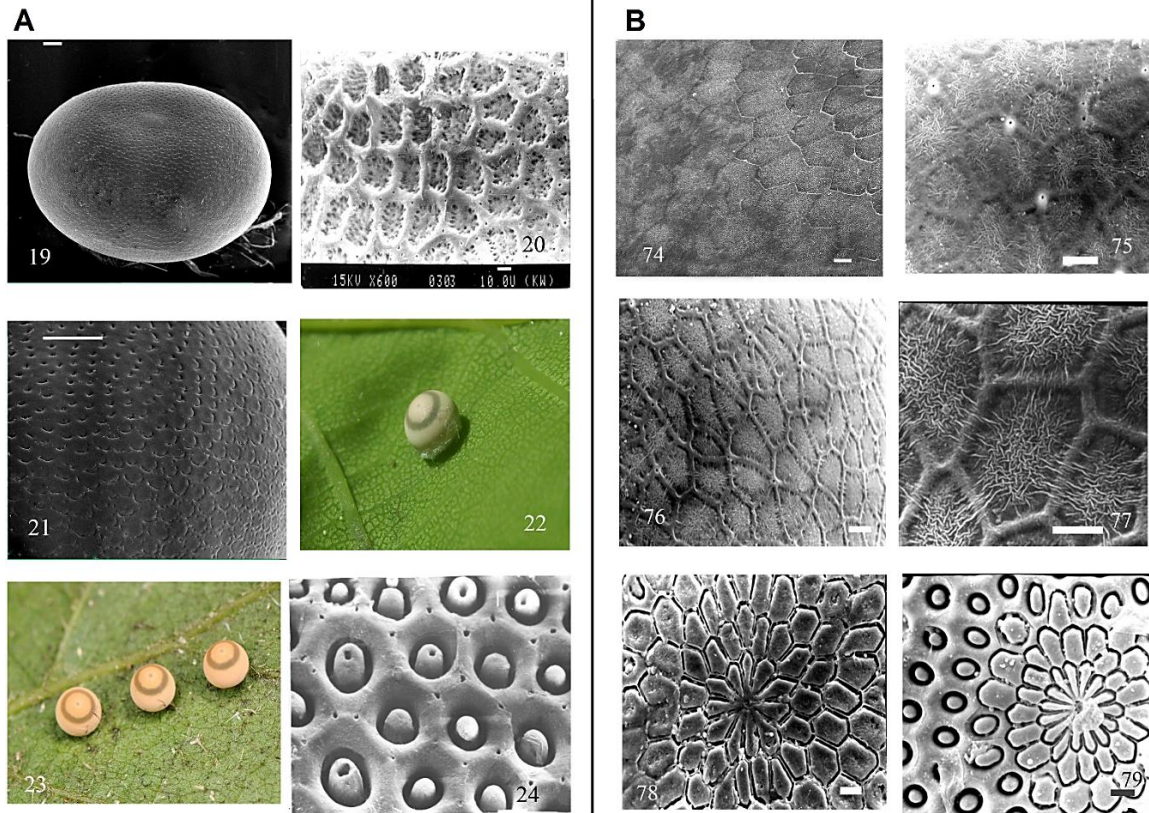
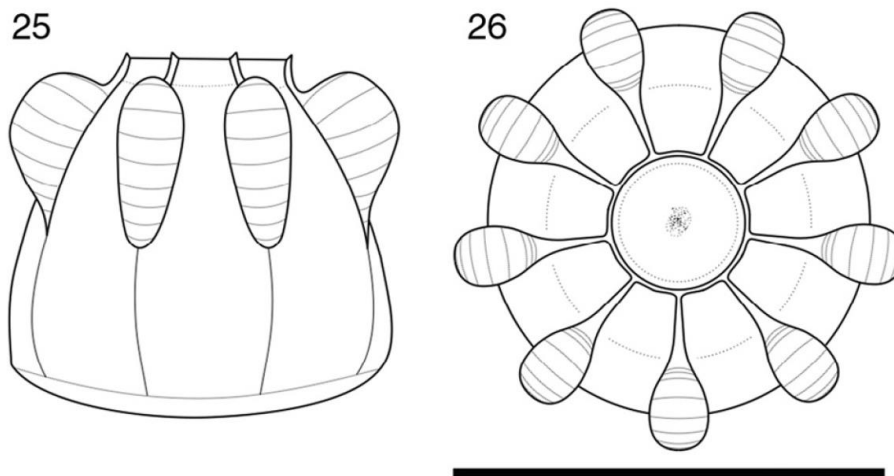


Figura I.41. Ejemplos de láminas en que se combinan fotografías con imágenes del MEB (A), acompañadas de acercamientos y descripciones de retículas exocoriónicas (B). Modificado de Dolinskaya (2019: 212, 225).



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

Figura I.42. Esquema de *Temenis laothoe meridionalis*, que acompaña y complementa fotografías e imágenes del MEB de la especie. Tomado de García-Salik *et al.* (2016: 20).

Como ocurrió con el grupo de imágenes fotográficas, parece asumirse que la mayoría de la información queda implícita y suficientemente expuesta mediante la inclusión de imágenes de buena calidad; sin necesidad de demasiados complementos textuales y conceptuales (diagnosis, descripciones, definiciones o comparaciones). O bien, la parte textual corresponde adecuadamente con la imagen; pero, a falta de *esquemas letrados*<sup>35</sup> u otros complementos similares, se requiere de un esfuerzo mayor por parte del lector para ordenar y vincular la información vertida en cada medio. Los rasgos exocoriónicos visibles en representaciones cada vez más detalladas, no consiguen devenir caracteres diagnósticos a falta de una conceptualización adecuada, tanto pictórica como verbal; además del muestreo aún escaso de taxones.

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* (Daston & Galison 2007; ver sección II.2.1.4). 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 de sus usuarios (Barceló 2016; ver sección II.2.2.2). En la parte de discusión filosófica de esta disertación (sección II), se expondrán en detalle las virtudes representacionales, epistémicas y ergonómicas que operan en la producción y uso de imágenes exocoriónicas por parte de Llorente-Bousquets y cols.

Llorente-Bousquets y cols. tuvieron acceso al MEB solo hasta una fase relativamente reciente (aproximadamente hace ocho años). Pero incluso antes de producir sus propias imágenes de este tipo, reutilizaron algunas disponibles en la literatura; con ayuda de las cuales, produjeron quirografías a lápiz de estilo coherente con sus estándares de representación en cada momento (Nieves-Uribe *et al.* 2015). Describieron profusamente las imágenes obtenidas, e incluyeron en esquemas letrados las estructuras tipificadas (Fig. I.43). 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

---

<sup>35</sup> Un ‘diagrama letrado’ (*lettered diagram*) *sensu* Giardino (2011) es una combinación de elementos pictóricos y textuales, que permite hacer una generalización a partir de un ejemplo ofrecido. La autora retoma este término de Netz (1999), quien lo propuso para referirse a una invención original de la cultura griega, manifiesta en las construcciones geométricas de los *Elementos* de Euclides. En concierto de ideas con Netz y Giardino, se propone aquí el término *esquema letrado* para referir a lo que usualmente se llama ‘esquemas’ sin más, *i.e.* quirografías que representan caracteres morfológicos de manera idealizada y geométrica, acompañadas de texto y señalizaciones (*e.g.* flechas, escalas, terminología, medidas). En la sección II.1.2.1.1.2 del presente estudio, se justifica y discute la pertinencia de introducir este término.

hipotetizar posibles tendencias de transformación evolutiva entre las mismas (Nieves-Urbe *et al.* 2016b, 2020, 2021a). 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. A continuación, se describen en detalle las técnicas de representación visual *sui generis* en la propuesta de Llorente-Bousquets y cols.

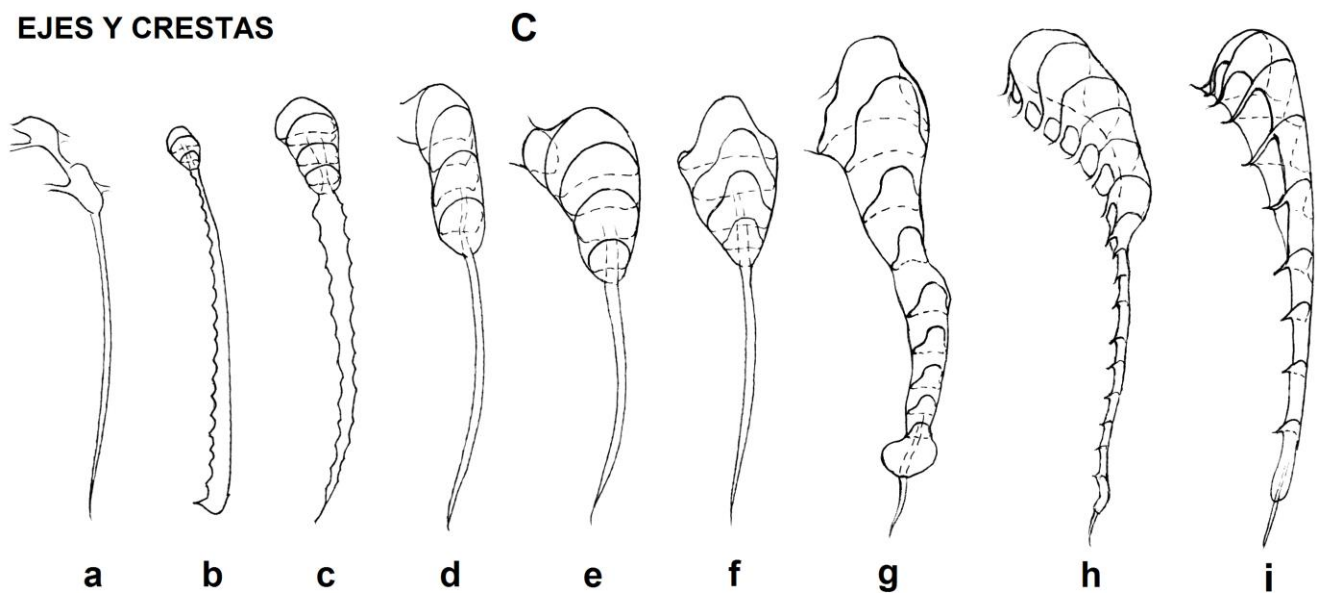


Figura I.43. Esquema de tipos de estructuras exocoriónicas longitudinales en el grupo ‘crestado’ de Biblidinae; algunas obtenidas a partir del MEB. Su tipificación, ordenamiento, polarización e identificación de posibles tendencias, permiten promover una interpretación filogenética de la distribución de caracteres observados. Tomado de Nieves-Urbe *et al.*, (2016c: 589)

## **I.2. Caracteres exocoriónicos en la propuesta de Llorente-Bousquets y colaboradores**

En esta sección se expone la línea de investigación exocoriónica en curso, conducida por Llorente-Bousquets y cols., en que se entra el presente estudio. Se presenta un breve resumen de su historia, para luego describir en extenso sus técnicas de producción y uso de imágenes. Esta sección servirá como parte descriptiva para la parte evaluativa del estudio (sección II), en que se discutirá la científicidad de sus técnicas *sui generis* de representación exocoriónica.

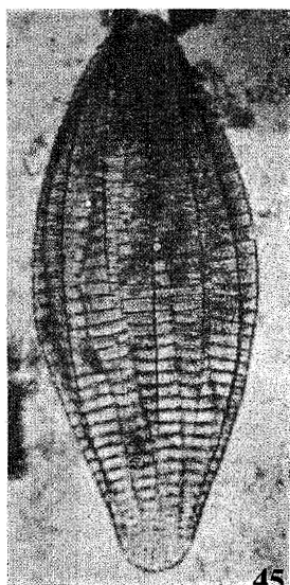
### **I.2.1. Llorente-Bousquets y su interés taxonómico en estructuras ovocíticas: breve historia**

El interés taxonómico de Llorente-Bousquets en huevos de Lepidoptera, se remonta a sus últimos años como estudiante de licenciatura. En su tesis (Llorente-Bousquets 1980), luego publicada en *Folia Entomológica Mexicana* (Llorente-Bousquets 1984), el autor ofreció una taxonomía comprehensiva de las Dismorphiinae de México, al estudiar sus caracteres alares, genitales masculinos, distribución geográfica y algunos caracteres ovocíticos. En particular, propuso una especie nueva, *Enantia mazai* Llorente, 1984, con base en diferencias en la forma general de los huevos, así como en la coloración del *yolk*, diferente a la de otras especies del complejo 'Jethys' al que pertenece (Figs. I.44, I.45). Este primer descubrimiento cimentó su interés en estructuras ovocíticas como sistemas de caracteres; así también, llevó a advertir el enorme valor de contar con hembras recién recolectadas, para luego diseccionarlas y estudiar el exocorion de sus huevos, pues la obtención de oviposiciones a menudo es mucho más rara o difícil. Siempre debe tenerse en cuenta esta dificultad en obtención de las muestras, en especial si uno reconoce que con frecuencia hay diez o más machos por hembra en las colecciones y recolectas. Para consultar en extenso las técnicas detalladas de obtención de ejemplares y disección de abdómenes, véase el trabajo de Nieves-Urbe *et al.* (2021b); se incluye un resumen en el presente estudio (sección I.2.2.1).





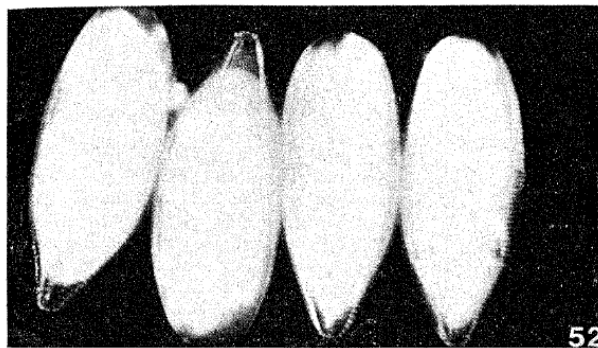
44



45

Fig. 44. La fotografía es de un huevecillo de *Enantia jethys*, nótese la diferencia en forma con el de la figura siguiente; aunque no se advierte color, éste es lila mientras que en *E. albania* es morado.

Fig. 45. Fotografía de un huevo de *Enantia mazai* sp. nov. bajo microscopio, éste es de color verde y de forma distinta al de las otras especies del denominado "Complejo *jethys*".



52

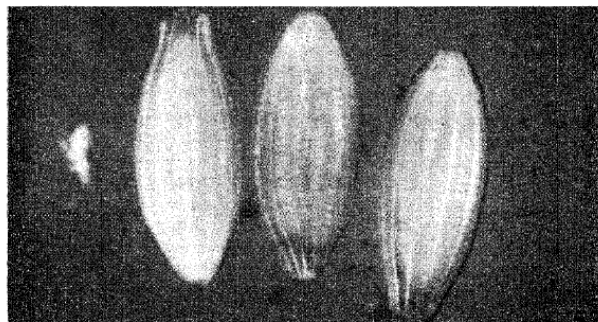


Fig. 52. Esta fotografía muestra 4 huevos de *Licinix nemesis atthis*, vistos bajo el microscopio; nótese la constancia en su forma y tamaño. El color de estos huevecillos es verde pálido.

Fig. 53. Conjunto de huevos de *Enantia jethys* que exhiben su constancia en tamaño y forma. Se advierte algo del aspecto ahujado que a manera de ornamentaciones les dan las líneas longitudinales y transversales, que corren a lo largo y a lo ancho del huevo sobre su superficie.

Figura I.44. Fotografías para mostrar las diferencias de forma (referidas en el texto) en los huevos del complejo 'Jethys' del género *Enantia*. Modificado de Llorente-Bousquets (1984: 65, 82).



Figura I.45. Diferencias entre huevos de tres especies del complejo 'Jethys' descubiertas por Llorente-Bousquets (1980, 1984). Se aprecian diferencias de forma y coloración del *yolk* respecto a una clave de color propuesta por el autor. El complejo 'Jethys' presenta una coloración 'lila' o rosada más uniforme, mientras que la nueva especie presenta una coloración amarillenta o 'verde claro', similar a la descrita para especies del género *Lieinix* (Llorente-Bousquets 1980: 177, 1984: 65-68, 82). Modificado de Macías-González (2006).

Junto con su trabajo en investigación taxonómica por otras vías, Llorente-Bousquets continuó con el estudio de caracteres exocoriónicos en años siguientes, con un creciente refinamiento en técnicas de representación, propuestas de conceptualización y terminología. En su primer artículo comprehensivo sobre el exocorion de Dismorphiini (Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino 2007), los autores se alejaron parcialmente del estudio de la coloración natural del *yolk* en los huevos, al investigar la tinción del corion con una dilución de azul de metileno en agua destilada. La intervención del material por tinción reveló estructuras presentes en el corion con nitidez, lo cual posibilitó descripciones y comparaciones, seguidas de un análisis más fino de las mismas. Propusieron un sistema general para el estudio de la arquitectura exocoriónica basado en el número y distribución topológico-espacial de ejes cortos, ejes largos y costillas. Mostraron que dicha distribución podía expresarse a través de fórmulas en distintas versiones: ampliada, condensada y sintética. Esta propuesta permite hacer caracterizaciones y distinciones taxonómicas, basadas en la forma general del huevo, en sus modos de simetría (radial o bilateral) o asimetría, y en un conteo y ordenamiento general de estructuras tipificadas. Para este estudio, los autores optaron por quirografías altamente estilizadas, realizadas a tinta; las cuales, más a manera de esquemas letrados que dibujos realistas, solo reproducían los rasgos más relevantes de la arquitectura exocoriónica, en ese momento suficientes para la exposición y defensa de su propuesta taxonómica <sup>36</sup> (Fig. I.46).

Dichos rasgos exocoriónicos ya habían sido aprovechados en sistemática de Papilionoidea por algunos pocos autores;<sup>37</sup> pero su propuesta de estudio mediante fórmulas es innovadora y constituirá uno de los logros más notables de Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino; esta innovación se mantendrá en sus trabajos posteriores. Junto con los esquemas letrados, la terminología y la inclusión de un glosario de estructuras, las fórmulas sirven como un refinamiento más de la relación que conecta imagen y texto. Las cualidades físico-geométricas de los huevos, presentadas mediante esquemas letrados, son vinculadas con las descripciones verbales a través de fórmulas, a la manera del álgebra. Este intento de conceptualizar estructuras exocoriónicas a través de un enfoque geométrico-algebraico, fue retomado y refinado para grupos concretos de Pieridae y Biblidinae en trabajos posteriores (Nieves-Uribe et al. 2015, 2016c, 2021b).

---

<sup>36</sup> Dicen Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino (2007), en la sección de agradecimientos: “Los dibujos de Edgar Palacio y el empeño por la precisión y exactitud de los rasgos de los huevos han sido cruciales en este trabajo.”

<sup>37</sup> Dicen Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino (*op cit.* p. 146):

Estudios de morfología de huevos de Pieridae, que ilustren y comparen a especies próximas, son realmente escasos y solo podemos ejemplificar con el de Eitschberger (1983), que integra los trabajos de Coolidge & Newcomer (1903), Coutsis (1970) y Henriksen & Kreutzer (1982) sobre especies de *Pieris* holárticas. Este trabajo prácticamente es el único que comprende el estudio de variación interespecífica de algunos de los caracteres morfológicos y cromáticos de los huevecillos (*v. gr.* ejes longitudinales, número de costillas y forma del huevo), así como la comparación en un grupo supragenérico de los Pieridae.

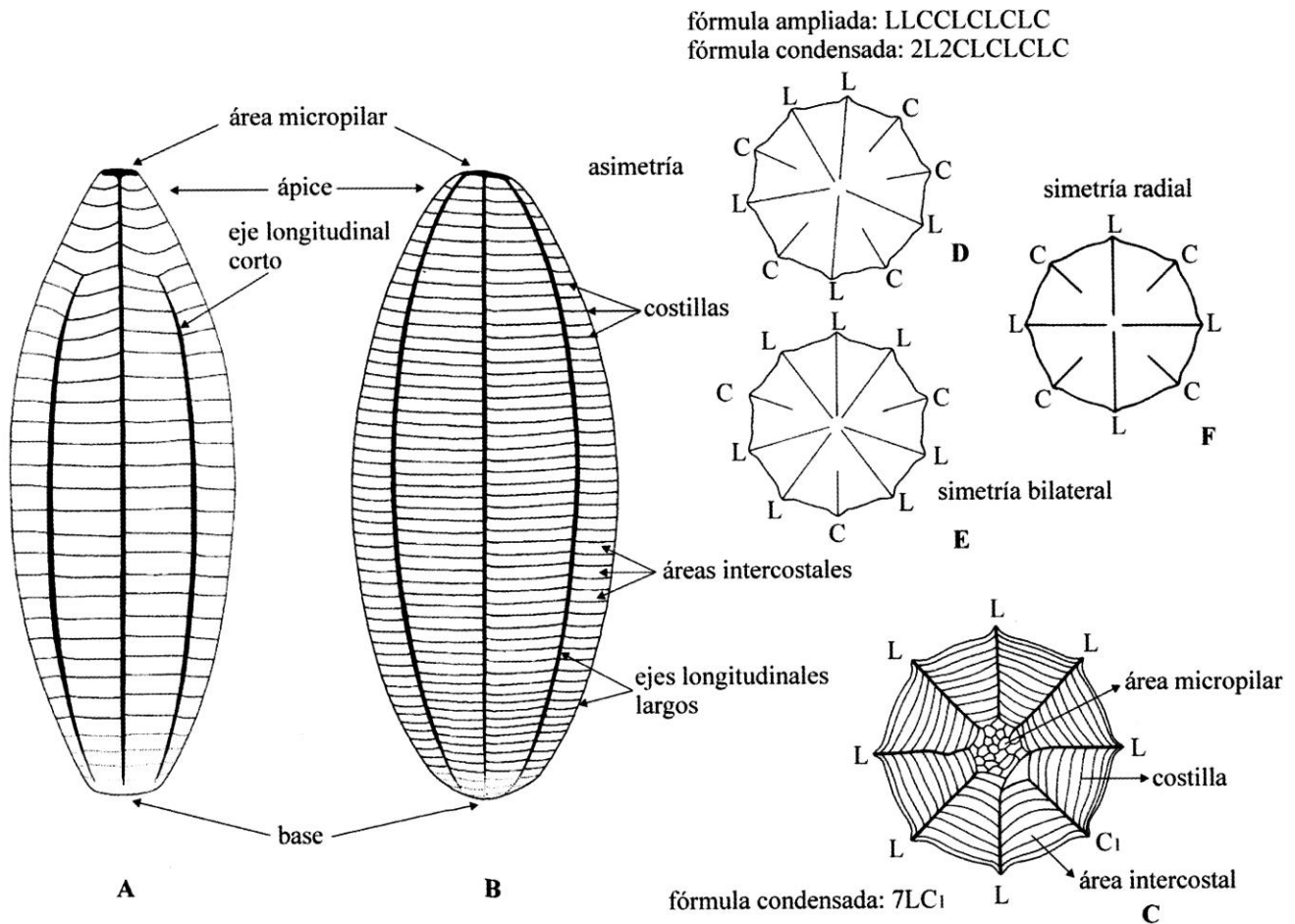


Figura I.46. Ejemplos de esquemas letrados. El ejemplo de ‘fórmula condensada’ en la parte inferior derecha (7LC<sub>1</sub>), corresponde con lo que después se denominará fórmula sintética o simple (Llorente-Bousquets *et al.* 2018: 216). Tomado de Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino (2007: 148)

En publicaciones de este tipo, las ilustraciones esquemáticas, *qua* síntesis de múltiples observaciones y descripciones con ayuda del microscopio, sirven de correlato pictórico y evidencia empírica para las relaciones taxonómicas establecidas en el texto. Su fiabilidad epistémica depende de una interpretación adecuada de las observaciones por parte del investigador, lo cual no está garantizado. Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino (2007: 154, 159) atribuyeron al huevo de *Dismorphia lua lua* una forma ‘globular, meloniforme o semiesférica’ (Fig. I.47), con posibles implicaciones taxonómicas. Sin embargo, en años siguientes se comprendió que la disección en que se basó esa ilustración correspondía con un huevo inmaduro, proveniente de una hembra recién emergida, y que estos cambian

de forma a lo largo de su desarrollo en las ovariolas. Ello conllevó la necesidad de una corrección pertinente, en un artículo posterior (Llorente-Bousquets *et al.* 2018: 291, 233); a lo largo de un trabajo de investigación científica, nuevos materiales de estudio y nuevas técnicas de observación, acompañadas de mejores técnicas de representación, devienen en refinamientos o correcciones teóricas. Actualmente, el estudio de huevos inmaduros y sus patrones de desarrollo secuencial en las ovariolas constituye una de las sublíneas de investigación más promisorias por parte de Llorente-Bousquets y cols. Los cambios en la morfología exocoriónica, asociados con la maduración de los huevos en las ovariolas, conllevan una sucesión temporal de estructuras; la cual también puede servir como estrategia de polarización de secuencias morfológicas similares en huevos maduros (ver sección II.1.3.3.1). Dicha polarización de caracteres, posibilita la inferencia de hipótesis filogenéticas entre los grupos caracterizados.

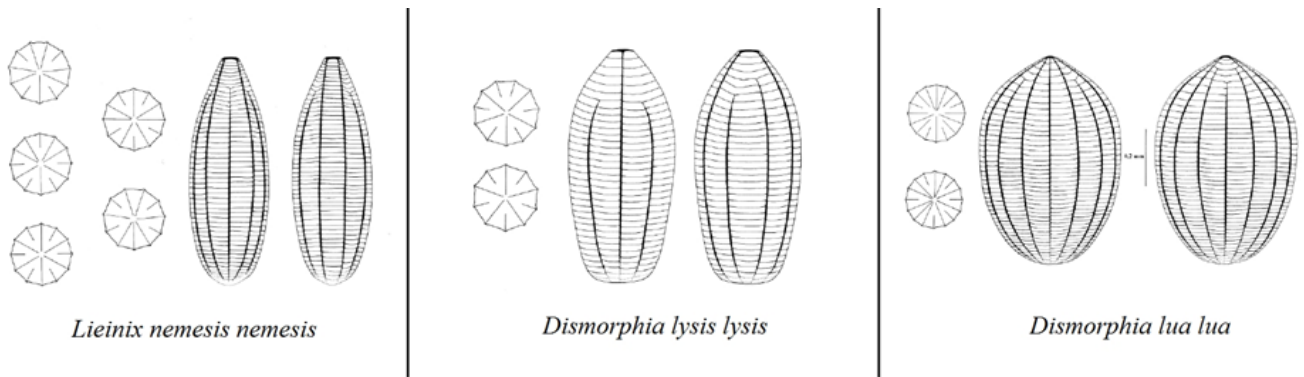


Figura I.47. Tres ejemplos de la variedad de formas en huevos de Dismorphiini. Se aprecia el huevo de *Dismorphia lua lua*, tipificado incorrectamente como ‘globular-meloniforme’ y corregido en un trabajo posterior (Llorente-Bousquets *et al.* 2018: 201, 233). Modificado de Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino (2007: 15, 155).

Luego de este trabajo sintético, las publicaciones en estudios exocoriónicos de Llorente-Bousquets y cols. atravesaron una segunda pausa, por razones logísticas. Esto cambió con la publicación de un estudio (Hernández-Mejía *et al.* 2013) sobre cinco especies de los géneros de Pierini: *Pieriballia* Klots, 1933, *Itaballia* Kaye, 1904, y *Perrhybris* Hübner, 1819 (Lepidoptera: Pieridae: Pierinae), con implicaciones filogenéticas. Este artículo dio inicio a la fase más reciente en investigación de estructuras exocoriónicas por parte de Llorente-Bousquets y cols., quienes desde entonces la han diversificado. La aportación clave de dicho estudio, fue el descubrimiento, descripción y tipificación de estructuras periapicales especializadas en los géneros referidos, ausentes en Dismorphiinae y Coliadinae. Dichas estructuras podían ya apreciarse en imágenes de algunos estudios anteriores de Pieridae (ver sección I.1);



pero no habían sido nombradas, caracterizadas, descritas ni dotadas de relevancia taxonómica suficiente. En este trabajo se retomó el uso de fórmulas presentado previamente, a la vez que se incorporó un factor de proporción ' $p$ ' en la forma general del huevo, dado por el diámetro máximo entre la longitud axial. De manera decisiva, se optó por una técnica nueva de ilustración, conformada por dibujos realistas a lápiz y basados en varios grupos de fotografías de huevos tratados con tinción; los cuales se discuten y construyen colectivamente, al ser escrutados, corregidos, retocados o reelaborados, conforme se avanza la preparación de los manuscritos (Figs. I.48, I.49). En ocasiones, la resolución de controversias asociadas a su producción e interpretación requiere el examen de más muestras, con nuevas disecciones. La contraparte textual de estos cambios, se refleja en las descripciones, tabulaciones y a veces en algunos resultados principales de la investigación (ver sección I.2.2.7).

Las técnicas de construcción de imagen fueron complementadas y refinadas a través de la incorporación del microscopio electrónico de barrido (MEB), junto con mejores herramientas de edición digital y la estandarización de sus procesos de producción. Estas técnicas han permitido realizar una inspección exocoriónica más precisa que con las ilustraciones anteriores, con fotografías o con imágenes del MEB de manera aislada. Las especificidades de su proceso de elaboración permitieron el descubrimiento de nuevas estructuras exocoriónicas, que son de gran valor en sistemática de Papilionoidea. Entre sus aportaciones más importantes, se encuentran: 1) tipificación más fina de formas generales en los huevos; 2) tipificación de especializaciones regionales: micropilares, perimicropilares, apicales, periapicales y basales; 3) distinción y tipología de macrorretícula (MR) y microrretícula (mR) exocoriónicas, con medidas precisas de sus componentes; 4) detección de posibles tendencias estructurales entre las distintas formas, que incluyen la ubicación y disposición precisa de micrópilos o aerópilos. Estos nuevos sistemas y subsistemas de caracteres han sido incorporados en esquemas letrados, tanto en solitario como dispuestos en secuencias lineales. Mediante el ordenamiento y polarización de estados de caracteres, según sus grados de similitud observados en las ilustraciones, se transita de una taxonomía morfológica (basada en diferencias de forma) a una filogenética, basada en posibles sinapomorfías exocoriónicas (ver sección II.1.4).

Las técnicas de producción de imágenes, objeto central de estudio en este ensayo, forman parte medular de los estudios exocoriónicos actuales conducidos por Llorente-Bousquets y cols. Su elaboración, discusión y revisión, son una guía principal sobre la que se erigen las hipótesis de trabajo a explorar y evaluar en los artículos de investigación en que se sitúan. Estas imágenes no son solo 'ilustraciones' en sentido tradicional, de acompañar de manera subsidiaria y supeditada a un texto, sino genuinas

herramientas epistémicas y de investigación conceptual (ver sección II.2.2.1.1.6). Éstas funciones epistémicas adicionales no se revelan en las imágenes finales y listas para publicarse; sino, principalmente, a través de su proceso de elaboración. En el estudio se muestra cómo la búsqueda de soluciones a problemas propios de la elaboración de imágenes exocoriónicas, ha tenido repercusiones en los resultados de la investigación en que se sitúan; con lo cual, estas imágenes han cumplido también funciones epistémicas, inferenciales y de exploración conceptual.

A continuación, se describen en detalle las técnicas de ilustración exocoriónica, como se elaboran y utilizan actualmente por Llorente-Bousquets y cols., acompañadas de menciones especiales a momentos o fases en que tuvieron mayor repercusión en los resultados de las investigaciones.

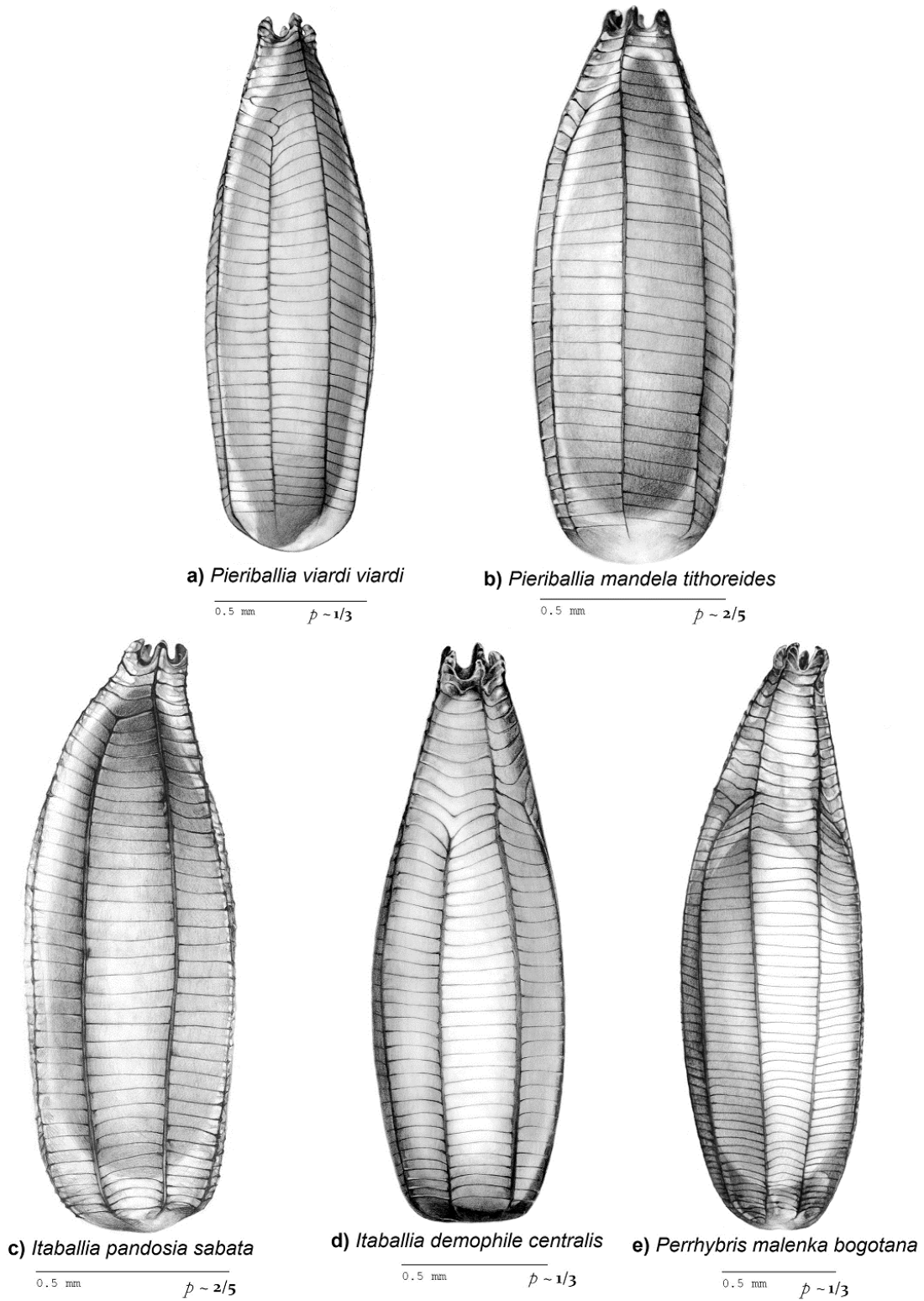
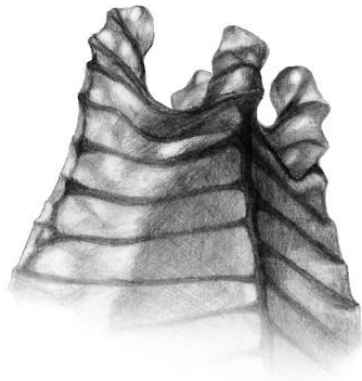
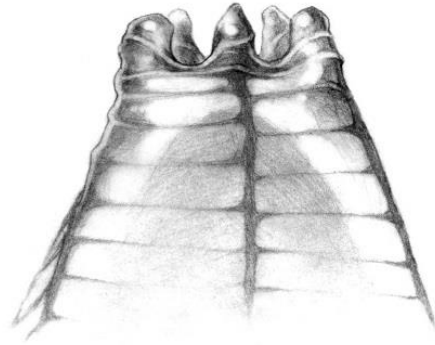


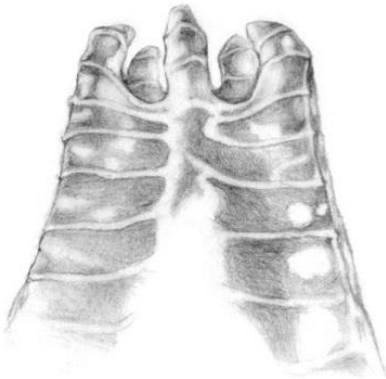
Figura I.48. Huevos completos de tres géneros de Pierini en vista lateral. Tomado de Hernández-Mejía *et al.* (2013: 282).



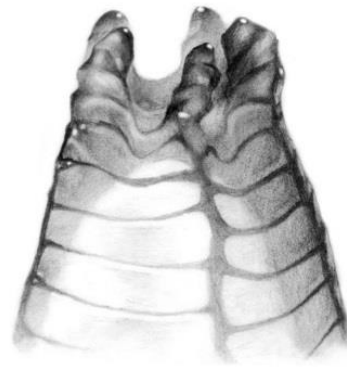
a) *Pieriballia viardi viardi*



b) *Pieriballia mandela tithoreides*



c) *Itaballia pandosia sabata*



d) *Itaballia demophile centralis*



e) *Perrhybris malenka bogotana*

Figura I.49. Especializaciones apicales en los huevos de tres géneros de Pierini. Tomado de Hernández-Mejía *et al.* 2013: 283).

## **I.2.2. Técnicas de representación exocoriónica propuestas por Llorente-Bousquets y colaboradores**

En esta sección, se exponen las técnicas actuales de ilustración exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols. Se describe en detalle el proceso de elaboración de las ilustraciones, con un resumen del mismo; como conclusión de la sección, se presentan dos diagramas de flujo que sintetizan los procesos de producción y uso de imágenes de estilos distintos, a lo largo de su investigación exocoriónica. Esta sección descriptiva servirá como base para el análisis filosófico (sección II) del estudio de caso. La línea de investigación en morfología exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols., se basa en el estudio de imágenes para levantar y estudiar caracteres, su distribución en especies y grupos supraespecíficos, y comparar sus resultados con hipótesis filogenéticas obtenidas de la literatura. El proceso de elaboración de dichas imágenes, así como las funciones inferenciales en que éstas participan a lo largo de la investigación, son clave para el estudio y evaluación filosófica de esta propuesta en taxonomía de insectos, así como de otros grupos posibles a estudiar de modo equivalente. El objetivo principal del presente estudio es evaluar la científicidad de esta práctica en particular, con conclusiones que puedan aplicarse a sistemática filogenética en general.

### **I.2.2.1. Obtención y preparación del material biológico: recolecta y disecciones**

La composición de imágenes comienza con la obtención, preservación e intervención del material biológico en que se basan. Este proceso es comúnmente descrito en los artículos del equipo de trabajo, en la sección de materiales y métodos (Hernández-Mejía *et al.* 2013, 2014a, 2014b, 2015; Llorente-Bousquets *et al.* 2018, 2019; Nieves-Urbe *et al.* 2015, 2016a, 2016b, 2016c, 2016d, 2017a, 2017b, 2018a, 2018b, 2019a, 2019b, 2020; Rivera-Galicia *et al.* 2020, Flores Gallardo *et al.* 2021). En dicha sección, se enumeran las fechas y lugares de recolecta, así como el número de hembras capturadas de cada especie que contenían huevos maduros; el número total de huevos maduros o inmaduros estudiados, se reserva para la sección de resultados. Luego, se detallan las técnicas de intervención y preservación de los huevos según sea el caso, *i.e.* si fueron estudiados bajo microscopio estereoscópico o mediante el MEB. Un ejemplo del primer caso es el siguiente:

Los abdómenes fueron diseccionados bajo la óptica de un microscopio estereoscópico Olympus SZX9, empleando un objetivo planar 1x con un intervalo de aumentos naturales de 7 a 90x. Las disecciones se realizaron empleando alfileres entomológicos de diversos grosores y tamaños, pinzas de punta fina marca Bioquip, portaobjetos, etanol al 70% y agua destilada. Los genitales femeninos fueron aislados de los ovarios y se limpiaron ambas estructuras de reservas de grasa, tejidos, órganos o adherencias. La bursa copulatrix y estructuras asociadas fueron almacenadas en etanol al 70%, para su descripción y comparación en estudios posteriores.



Los ovarios limpios se colocaron en un portaobjetos con agua destilada, las ovariolas fueron separadas y se contó el número de huevos maduros por cada una. Posteriormente, se sacaron los dos primeros huevos de cada ovariola (los más maduros) [...] El color se caracterizó con base en el catálogo de colores de Küppers (1996) bajo el microscopio y manteniendo condiciones de iluminación iguales en todos los casos [...] El estándar de iluminación utilizado fue el siguiente: luz transmitida (foco Philips FocusLine, modelo 5761 de 30 watts) y luz reflejada (lámparas externas Olympus Highlight 3100 con focos de 150 watts). Cada huevo fue aislado y teñido con azul de metileno de acuerdo con la técnica propuesta por Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino (2008). [...] Las fotografías de los huevos se realizaron con una cámara Olympus DP12 integrada a un microscopio SZX12. (Hernández-Mejía, 2013: 278, 281)

Las especificaciones sobre la concentración de agua destilada, etanol y azul de metileno en la solución de soporte, varían según el caso. Esto se debe a que los polipéptidos presentes en el exocorion reaccionan con el azul de metileno de modos distintos: según el huevo estudiado, son necesarias diferentes concentraciones del tinte, tiempos de exposición y absorción, para revelar su arquitectura exocoriónica. La vigilancia constante, comparativa y bien calibrada de los huevos durante esta primera fase de tinción, es de suma importancia por las razones siguientes:

- 1) Una tinción inadecuada puede devenir en falta de información suficiente para realizar las ilustraciones, *e.g.* cuando el huevo es subexpuesto al tinte y no todas las estructuras relevantes han sido develadas; o bien, puede producir aberraciones de forma que tergiversan las ilustraciones resultantes, *e.g.* cuando el huevo es sobreexpuesto a la solución, con una consecuente sobrehidratación e inflamación.
- 2) Los distintos grados de reactividad al tinte, son reveladores de distintas concentraciones de material polipeptídico en el exocorion; lo cual puede indicar una diferencia relevante entre estructuras semejantes y debe reflejarse en las ilustraciones, *e.g.* una pared exocoriónica lisa que se tiñe con fuerza y rapidez, es diferente a una pared lisa que se tiñe poco durante una exposición prolongada.

El segundo caso puede ser revelador de una pérdida secundaria de material polipeptídico, y constituir posible evidencia empírica de pertenencia a una especie más derivada, o a un huevo inmaduro. Esto se ha hipotetizado para el caso de *Eucheira socialis socialis* (Pieridae), dentro de la subtribu Aporiina Chapman 1895; su pared exocoriónica permanece casi transparente bajo tinción prolongada, a diferencia de las de otras especies con pared lisa estudiadas (*e.g.* *Anaea troglodita*). Se hipotetiza que esto es una pérdida secundaria, pues su oviposición contigua y muy ceñida permite que los huevos se sostengan y protejan entre sí; lo que reduce la necesidad de material polipeptídico de soporte para cada huevo (Fig. I.50; artículo en preparación). En este caso, la hipótesis explicativa es que producir una matriz extracelular proteínica puede ser costoso para los organismos, por lo que el material polipeptídico requiere ser optimizado.

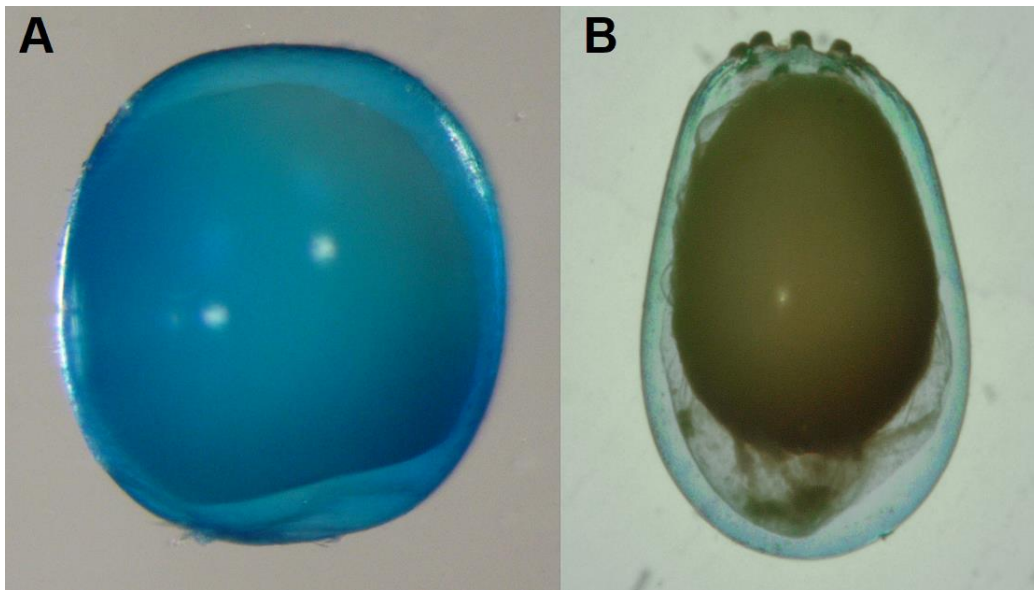


Figura I.50. Huevos de *Anaea troglodita* (A) y *Eucheira socialis socialis* (B), fotografiados bajo tinción. Estas especies pertenecen a distintas familias; puede apreciarse que, aunque en ambos casos las paredes coriónicas son lisas, el grado de tinción máxima con azul de metileno no es el mismo. Tales diferencias pueden ser taxonómicamente relevantes; por lo que deben recuperarse, tanto en las ilustraciones finales, como en el texto.

En el caso de huevos preparados para su escaneo mediante el MEB, considérese el siguiente ejemplo:

El montaje y las observaciones siguieron la técnica expuesta en Nieves-Urbe *et al.* (2016a): fijación del huevo con glutaraldehído al 1%; secado a punto crítico y montaje en un porta muestras con cinta conductiva de carbono. Las muestras se cubrieron con oro por medio de la ionizadora Quorum Q150R ES. Las observaciones y tomas fotográficas se efectuaron en el MEB Hitachi SU 3500 a un voltaje de 10 Kv. Los aumentos utilizados van desde x70 a 4.0k. Se tomaron fotografías en vista apical para la descripción de las zonas micropilar y perimicropilar; en vista lateral de la cúspide [...] La nomenclatura, así como el orden de las descripciones de fotografías en el MEB sigue a Nieves-Urbe *et al.* (2016a,c, 2018b) para especies de Colias. Las precisiones de la descripción de las regiones micropilar y perimicropilar se hicieron de acuerdo con la nomenclatura de Döring (1955) y los estándares propuestos por Llorente-Bousquets *et al.* (Nieves-Urbe 2020: 735)

Este tipo de descripciones metodológicas exhaustivas, son clave para la replicabilidad y revisión de las observaciones reportadas por parte de otros equipos de trabajo. Diferentes materiales, dispositivos y tecnologías disponibles pueden producir imágenes variadas; por ello, su referencia precisa forma parte necesaria de la sección de materiales y métodos. Llorente-Bousquets y cols. no abundan en las técnicas de ilustración quirográfica que luego proceden, pues ello ya no constituye parte indispensable del contenido replicable que se quiere comunicar en un artículo científico. Ya sea que se sirvan de métodos

mecánicas o artesanales para la producción de imágenes, o incluso prescindan de imágenes del todo, basta con que las observaciones de otros equipos de trabajo corroboren las reportadas por Llorente-Bousquets y cols. Sin embargo, para los fines del presente estudio, la descripción en extenso de dichas técnicas representacionales es un requisito necesario, pues de ello depende la evaluación filosófica de las imágenes exocoriónicas como herramientas epistémicas.

En años más recientes, Llorente-Bousquets *et al.* (2019) han experimentado con la obtención de exocoriones a partir de material seco. Los autores presentaron tres técnicas nuevas y estandarizadas: agua destilada, proteinasa K y KOH, que permiten la rehidratación de abdómenes y huevos de hembras conservadas en museos y colecciones alrededor del mundo. La técnica de proteinasa K permitió la obtención de los huevos mejor conservados, incluso a partir de material recolectado treinta y cinco años atrás, entre 1984 y 1986 (Llorente-Bousquets *et al.* 2019: 526). Este nuevo recurso permite la diversificación de sus grupos de estudio, antes limitados por la dificultad o imposibilidad de recolectar hembras de especies raras o crípticas, que habitan en zonas de difícil acceso, o bien en otros continentes. En la actualidad, hay razones bioéticas adicionales que justifican optimizar el material recolectado; en especial, al dar mayor y mejor uso a las colecciones preservadas en museos. Los huevos rehidratados fueron preparados para su estudio a través del MEB; aunque los primeros resultados son satisfactorios, las técnicas de rehidratación aún tienen un costo importante en la integridad de los huevos intervenidos. Al igual que con los huevos obtenidos de material fresco, pueden ser necesarias técnicas especiales de reconstrucción artesanal de las imágenes producidas, similares a las descritas a continuación, para su representación y estudio en tanto sistema de caracteres morfológicos.

#### **I.2.2.2. Obtención de fotografías e imágenes del MEB: técnicas complementarias**

Las técnicas descritas a continuación guardan mucho en común como un todo; pero tienen particularidades, según si fueron realizadas con base en fotografías de huevos teñidos, o a partir de escaneos bajo el MEB. La afirmación más importante es sobre la complementariedad de estas dos tecnologías de obtención de imágenes: la tinción y el MEB, en conjunción, se han vuelto tecnologías necesarias para la elaboración de las mejores representaciones posibles, pues develan mejor o peor aspectos variados de morfología exocoriónica.

En principio, la elección entre dichas se basa en una cuestión de escala: la tinción bajo microscopio estereoscópico de disección resulta suficiente, menos abrumadora en información y entonces más adecuada para aspectos generales de forma y estructura ovocítica; mientras que el uso del MEB se reserva

para aspectos de detalle más fino de la superficie exocoriónica y de su microestructura. Tal afirmación es *grosso modo* correcta: así es como en general se utiliza cada técnica a lo largo de la investigación; pero su interacción es más compleja. Podría pensarse que las fotografías bajo tinción son finalmente prescindibles, pues las imágenes del MEB ya contienen toda esa información, si bien de manera abigarrada; pero esto puede no ser el caso. El MEB produce imágenes muy detalladas; sin embargo, dada su especificidad de escanear superficies recubiertas por material electroconductor, solo puede proveer datos volumétricos de cuerpos, como si éstos fuesen opacos. Esto no es el caso de la pared exocoriónica, de cualidades semitransparentes o translúcidas; en general, el MEB es incapaz de revelar estructuras más profundas y asociadas a las superficies escaneadas. Para ilustrar este punto, considérese el caso de las especies del género *Hamadryas* (Bibliolinae); a través del MEB, su superficie parece abultada y con presencia de aerópilos en las macroceldas, pero mayormente lisa o negligiblemente rugosa. Sin embargo, bajo tinción, se revela una retícula poligonal fina en la misma superficie, a manera de una malla de recubrimiento, muy compleja y de gran valor como carácter específico (Fig. I.51). La técnica de tinción no es solo mucho más barata que el MEB, y entonces más asequible para otros grupos de trabajo, sino que provee de información inaccesible mediante el segundo. Hoy día, Llorente-Bousquets y cols. consideran ambas técnicas necesarias y complementarias para un estudio exocoriónico adecuado.

A continuación, se describe el proceso de ilustración exocoriónica artesanal, según las técnicas estandarizadas propuestas por Llorente-Bousquets y cols. Primero, se describe cómo ocurre a partir de fotografías de huevos teñidos; luego, cómo ocurre a partir de imágenes obtenidas mediante el MEB. Finalmente, se muestra cómo estas dos técnicas se complementan en la elaboración de esquemas y discusión de resultados, y se ofrecen dos diagramas de flujo que muestran de manera sinóptica el proceso en conjunto.

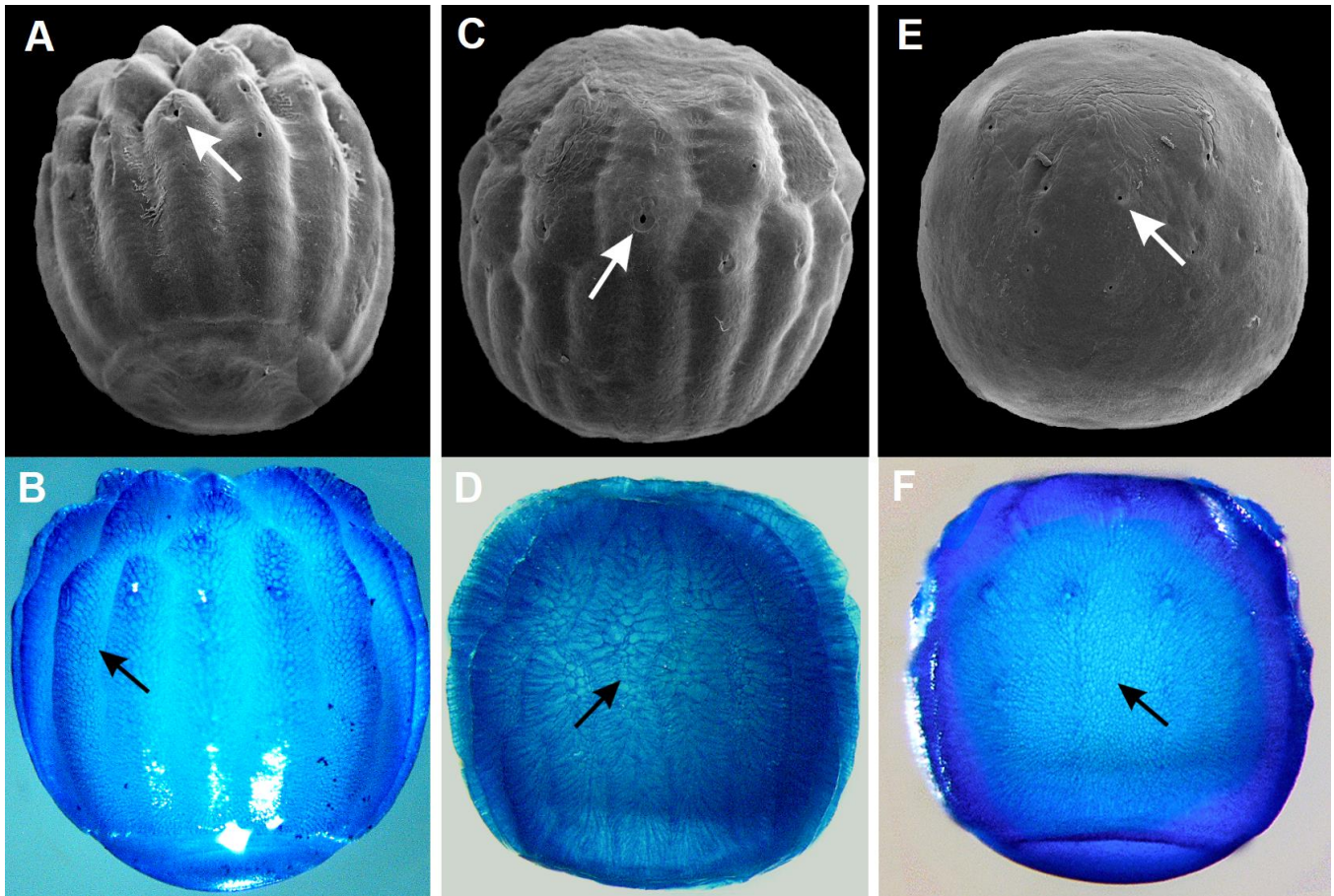


Figura I.51. Huevos de *Hamadryas guatemalena marmorice* (A, B), *H. fornax fornacalia* (C,D) y *H. amphinome mazai* (E, F), vistos a través del MEB (A, C, E) y bajo tinción (B, D, F), como técnicas complementarias. La presencia de aerópilos en las macroceldas solo es evidente a través del MEB (flechas blancas), mientras que la retícula fina de sus superficies solo se aprecia en el microscopio estereoscópico bajo tinción (flechas negras). Modificada de Nieves-Urbe (2018: 61, 65, 67).

### I.2.2.3. *Stacking manual de conjuntos de fotografías*

Una vez seleccionados los exocoriones a ilustrar, el primer paso es la obtención de un conjunto de fotografías en sucesión de huevos teñidos, al menos en vistas lateral, apical y basal, con enfoque selectivo para los distintos planos pertinentes y siempre con rejilla micrométrica, para obtener medidas precisas. Debido a las cualidades volumétricas de los huevos, el objetivo de la cámara del microscopio estereoscópico es incapaz de obtener una sola imagen enfocada en todos los planos a la vez. Según su tamaño, convexidad y complejidad estructural, puede requerirse de hasta 20 fotografías sucesivas en



planos distintos, por cada huevo y para cada vista; lo cual, arroja un total de hasta 60 fotografías en cada caso. A partir de este primer conjunto de fotomicrografías, se efectúa un proceso de *stacking* manual, o apilamiento sucesivo y selectivo de capas en Adobe Photoshop CS6 Extended, Version: 13.1.2, x64 instalado en Windows 10, con aceleración gráfica por hardware mediante una tarjeta Nvidia GTX1060, 6 GB VRAM. Para ello, se cargan en Photoshop todos los archivos de la vista correspondiente en orden sucesivo, desde la imagen enfocada en el fondo, hasta la enfocada a mayor proximidad del objetivo de la cámara. Luego, de manera secuencial y gradual, dichas imágenes se superponen como capas de un solo archivo en modo *normal*. Con una transparencia inicial de 50% en cada capa añadida, se efectúan manualmente el *zoom in* y las rotaciones necesarias, para que la superposición de estructuras sea exacta a nivel de pixel. Las partes desenfocadas de cada capa se borran de manera selectiva y cuidadosa, ya sea con un mouse genérico a resolución de 1200 dpi, o con el lápiz de una tableta Wacom Intuos S (CTL4100), para dejar a la vista solo las partes enfocadas pertinentes. Al terminar este tratamiento para cada capa, se reinstaura su transparencia de 100% y se fusiona (herramienta *merge*) con las capas anteriores. El resultado final de este proceso (que puede ser muy arduo y prolongado, según la complejidad del huevo) es la obtención de una sola imagen digital coherente para cada vista, enfocada en todos los planos pertinentes a la vez y con corrección de aberraciones por transparencia de estructuras (Figs. I.52, I.53).

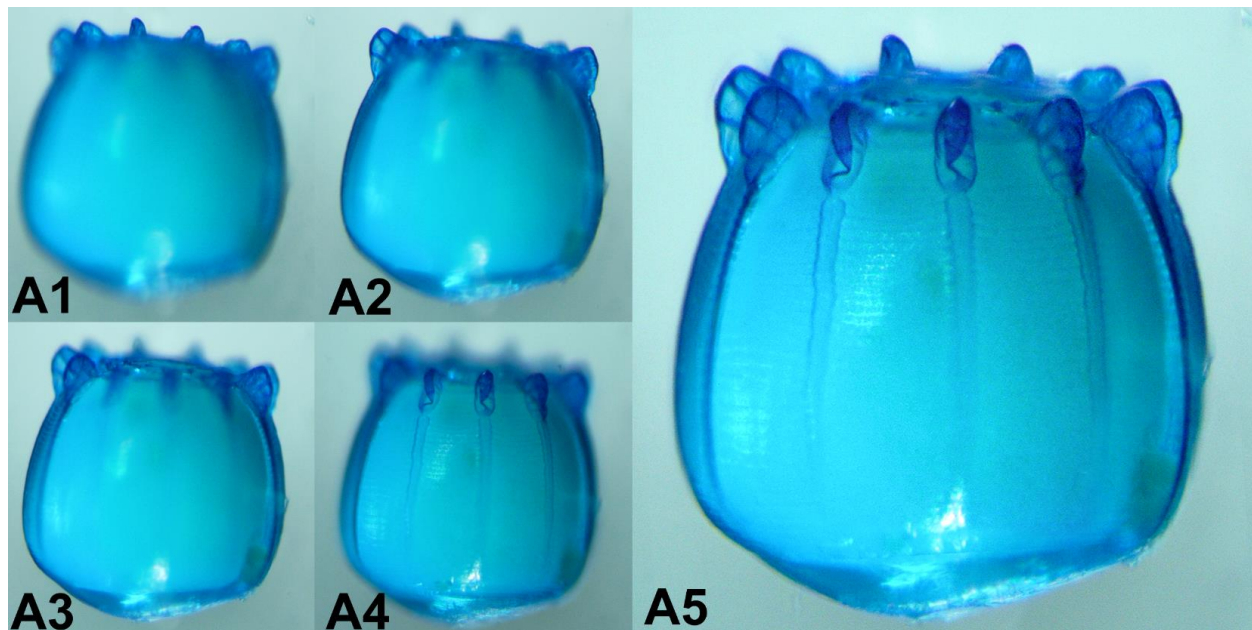


Figura I.52. Ejemplo generalizado de apilamiento manual, del huevo de *Catonephele numilia immaculata* (Bibliidinae) en vista lateral. Se muestran cuatro capas con zonas solo parcialmente enfocadas (A1–A4) del conjunto original de aprox. 20 capas, junto con el resultado final enfocado en todos los planos (A5).

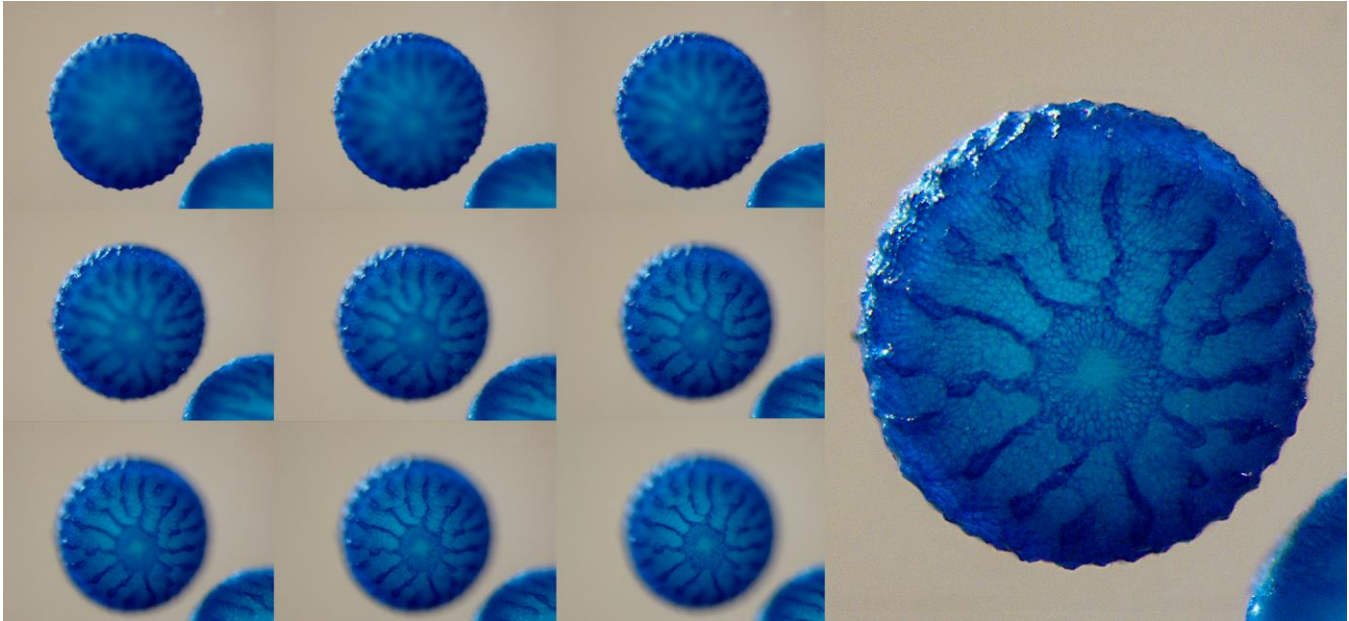


Figura I.53. Algunas etapas y resultado final del *stacking* manual de *Hamadryas atlantis lelaps*, en vista apical.

Un lector atento y con algún conocimiento en edición digital, puede hacer notar lo siguiente: el proceso recién descrito puede realizarse de manera mucho más rápida o eficiente, mediante el uso de herramientas de *stacking* automatizado, incluidas en Photoshop y otros programas de edición de imagen, o parte del software propietario de las cámaras incluidas en microscopios ópticos. Tales herramientas han sido exploradas y comparadas por Llorente-Bousquets y cols., así como por otros equipos de trabajo cercanos; sin embargo, se han juzgado inapropiadas por su inexactitud. En principio, la herramienta de *stacking* automático de Photoshop realiza una rotación automática y un borrado selectivo de capas, para dejar a la vista solo las partes mejor enfocadas; pero, hasta la fecha, la inteligencia artificial detrás de la misma suele producir aberraciones. Esto ocurre porque su algoritmo aún es incapaz de discernir entre las estructuras tridimensionales y semitransparentes que conforman la arquitectura exocoriónica.

Descrito de manera general, el problema es que algunas partes enfocadas en una capa de índice  $i$ , pueden quedar detrás de partes menos enfocadas en una capa superior de índice  $i+j$ . Partes que van detrás de otras en primer plano, no deberían figurar en la imagen final; pero la inteligencia artificial es incapaz de aplicar este criterio, pues solo busca las zonas de mayor contraste y perfilado relativo y las empuja al frente, incluso cuando no debería hacerlo. Un ejemplo para entender este problema es el siguiente; supóngase que en la capa  $i$  se obtuvo el *yolk* perfectamente enfocado, pero en la capa  $i+j$  se obtuvo el mayor enfoque posible para la pared exocoriónica frontal, con una consecuente difuminación de los bordes

del *yolk*; ante esto, la inteligencia artificial empuja las partes enfocadas del *yolk* al primer plano, como si se encontrara fuera del huevo, y elimina esas partes de su pared frontal (Fig. I.54). El problema se agrava cuando aberraciones semejantes ocurren en estructuras más complejas; tal es el caso de las crestas semitransparentes, presentes en especies de algunas subfamilias de Nymphalidae, de entre las que no es fácil distinguir cuáles están delante o detrás en vista lateral (Fig. I.55). En estos casos, aún se requiere de una mirada humana y experta, provista de *juicio entrenado* (Daston & Galison 2007; ver sección II.3.1.4.), para detectar y corregir las aberraciones algorítmicas.

Finalmente, un *stacking* automático realizado a partir de una muestra reducida de imágenes, o con una rotación demasiado acentuada entre las distintas imágenes, puede fallar incluso desde la alineación y expresarse en estructuras duplicadas; *e.g.* cuando un huevo esférico flota en la solución de soporte. En general, los algoritmos de *stacking* automatizado solo son más *eficientes* cuando, de hecho, son *eficaces*;<sup>38</sup> esto con frecuencia no es el caso, al aplicarlos a fotografías exocoriónicas. Por ello, Llorente-Bousquets y cols. aún realizan un *stacking* manual en la obtención de fotografías de base para las quirografías subsecuentes, lo que mejora su *exactitud*, *precisión* y fiabilidad epistémica<sup>39</sup>

---

<sup>38</sup> Una herramienta o proceso es *eficaz* si cumple con su objetivo. Una herramienta o proceso eficaz es *eficiente*, en la medida en que cumple su objetivo con economía de recursos (*e.g.* materiales, dinero, tiempo, esfuerzo). En el presente estudio, se retomará esta diferencia terminológica y su relación con distintos estilos de representación exocoriónica; en particular sobre su importancia en la producción de esquemas letrados (ver sección II.2.2.1.1.4).

<sup>39</sup> Según Winchester (2021), ‘exactitud’ (*accuracy, exactness*) se refiere al grado de proximidad de algo con su valor deseado o verdadero, mientras que ‘precisión’ (*precisión*) se refiere al nivel de detalle y repetibilidad con que lo hace. En el presente estudio, se retomará esta diferencia terminológica y su relevancia en la elección de estilos de representación exocoriónica (ver sección II.2.2.1.1.6).

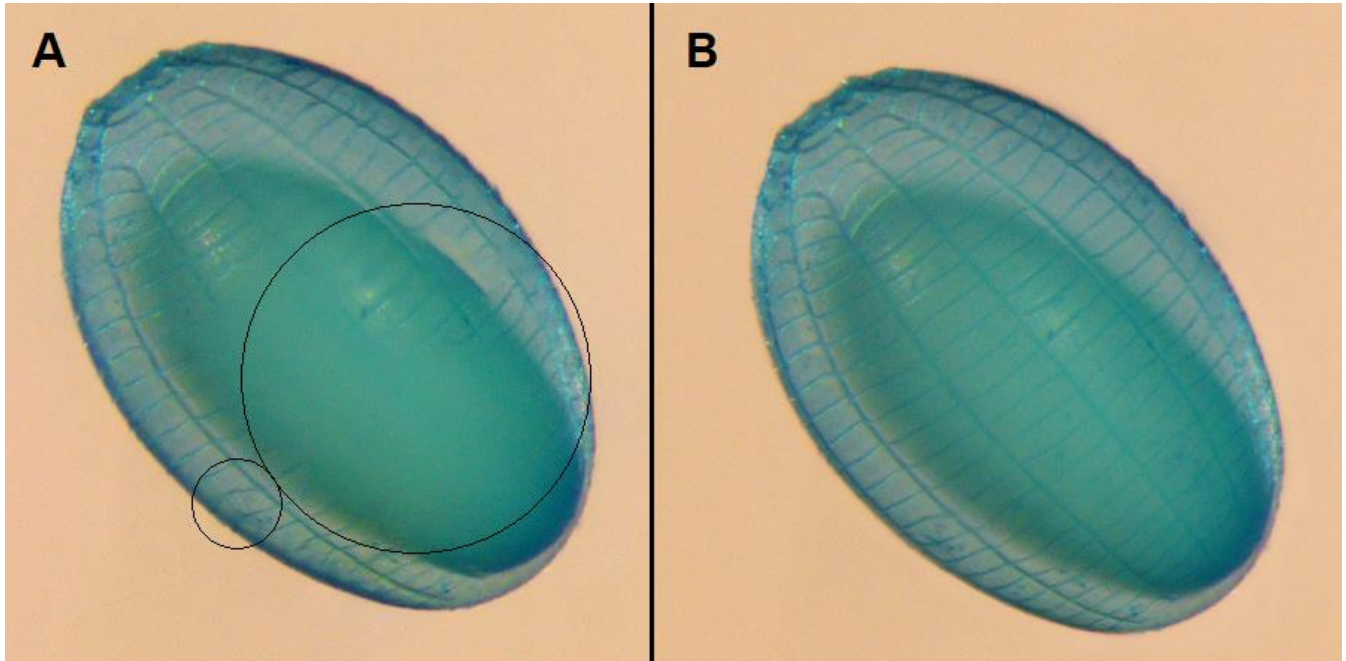


Figura I.54. Comparación de resultados entre dos técnica de *stacking*, automática y manual, del huevo de *Anthocharis euphenoides* (Anthocharidini). A) *Stacking* automático de Adobe Photoshop, con zonas donde el algoritmo eliminó el relieve exocoriónico frontal y produjo deformaciones en algunas de las costillas (zonas dentro de los círculos negros). B) *Stacking* manual con todo el huevo enfocado, de manera cihérente y sin deformaciones.

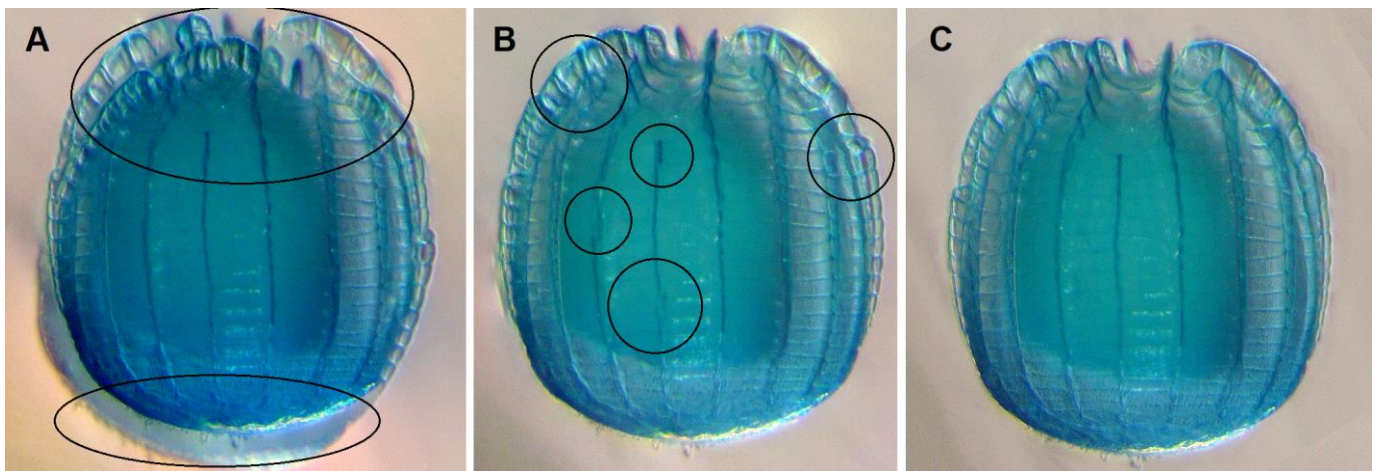


Figura I.55. Dos intentos de *stacking* automático (A, B) vs. manual (C) de *Dircenna klugii* (Ithomiinae). Incluso en la mejor de sus iteraciones (B), la inteligencia artificial introdujo aberraciones y ambigüedades (zonas encerradas en negro), al ser incapaz de discernir con claridad entre las crestas semitransparentes del huevo.



#### **I.2.2.4. Limpieza, ecualización y desaturación digital selectiva de fotografías compuestas**

Finalizado el *stacking* manual, comienza un segundo tratamiento digital de estas fotografías compuestas, para alcanzar imágenes en escala de grises que sirvan como base para las quirografías a lápiz. Para ello, se procede a la ecualización y perfilado de estas fotografías compuestas, junto con una primera eliminación de ruido visual (fondo, burbujas, restos de ovariola, grasa y trazas o residuos en general) mediante la herramienta de clonación en Photoshop CS6.

El programa cuenta con dos herramientas para realizar la primera tarea: 1) desaturación automática simple; 2) transformación manual de la imagen en color a una en blanco y negro, con desaturación y ecualización selectivas. La segunda herramienta consiste en una interfaz basada en RGB y CMY, *i.e.* seis opciones tonales a modificar, dadas por canales de color aditivos y sustractivos, ordenados según su lugar en el espectro lumínico visible: rojo, amarillo, verde, cian, índigo y magenta. Es imperativo usar esta segunda herramienta, pues para el caso de fotografías de huevos teñidos con azul de metileno, la desaturación automatizada genera una imagen gris homogénea con gran pérdida de valores volumétricos y distinción de la arquitectura exocoriónica (en particular, de su retícula). Esto ocurre porque el algoritmo subyacente a la herramienta no interpreta correctamente los colores en la gama del cian y del verde, abundantes en fotografías digitales de huevos teñidos. Por lo general, los colores cercanos al cian y al verde deben ser más luminosos que los cercanos al índigo y violeta; pero esto es solo una ‘regla de pulgar’, que varía según el grado de tinción y condiciones de iluminación de cada huevo, por lo que admite numerosas excepciones. Una pérdida similar de información ocurre en la mayoría de las impresiones a color, debido a que las gamas del cian y verde claro, muy luminosa en RGB (como color aditivo, mezcla de unidades LED desplegadas en pantalla), se oscurecen y pierden intensidad al imprimirse en CMYK (como color sustractivo, mezcla de tintas impresas sobre papel). Esa es la principal razón por la cual es necesario desaturar las fotografías digitales exocoriónicas, antes de imprimirlas y usarlas como base para quirografías (Fig. I.56). Por todo ello, de nuevo, se requiere aún de un agente humano con juicio entrenado para cambiar manualmente el valor de luminosidad en cada uno de los canales de color, de modo que la imagen desaturada no pierda información.



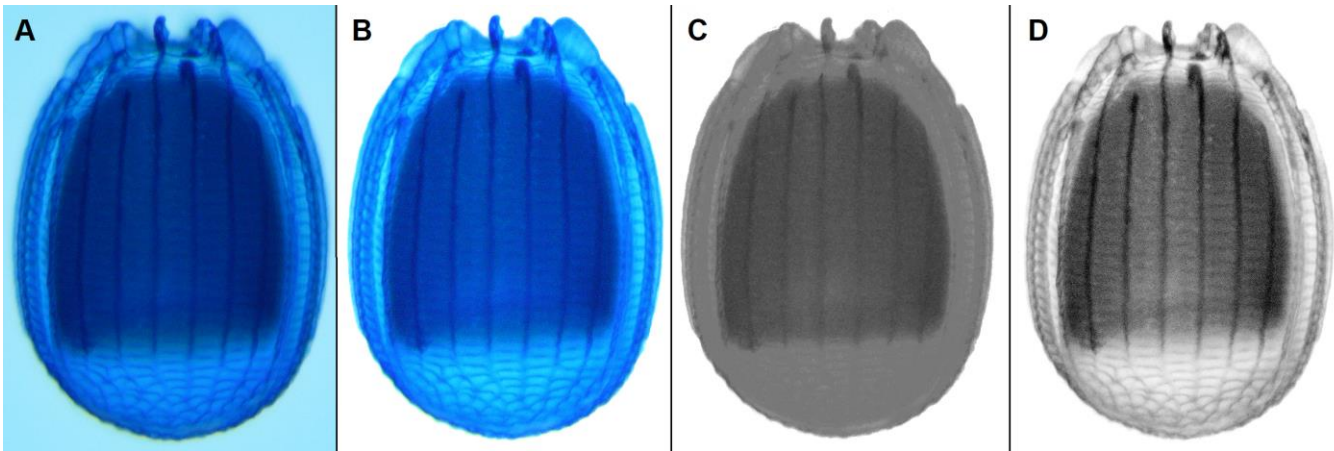


Figura I.56. Fases en la depuración digital del huevo de *Libytheana carinenta mexicana* (Libytheinae): foto compuesta enfocada por completo (A); ecualización, perfilado, eliminación del fondo y de posible ‘ruido’ visual (B); desaturación automática, con gran pérdida de información (C); desaturación manual, por canales de color (D).

En algunos casos, la desaturación selectiva permite obtener una mejoría en la visualización del exocorion y sus estructuras, en comparación con las imágenes en color. Considérese la apical de *Eurybia elvina elvina* (Riodinidae), enfocada a partir de 15 planos (A). Este huevo presenta una retícula difícil de apreciar y fotografiar en el microscopio, incluso bajo luz rasante; hasta las mejores fotografías en color resultaban inadecuadas como base para las ilustraciones, pues buena parte de la retícula parecía tener que inferirse por analogía con las partes más nítidas. Sin embargo, una desaturación manual por canales de color aportó más información sobre esa retícula esquivada (B), al distinguir entre tonos de índigos y de cian (Fig. I.57). Los valores tonales fueron calibrados, de modo que la retícula pudo apreciarse aún mejor que en la fotografía en color; con lo cual, la quirografía final ganó fiabilidad epistémica (C). Al realizar la disección y tomar las fotografías, se había indicado limpiar la quirografía de varias manchas y puntos que se apreciaban, pues se interpretaron como residuos tisulares que contaba como ruido visual. La desaturación selectiva reveló que ese supuesto ‘ruido’ era indicativo de vértices entre celdas, gracias a los cuales la retícula pudo reconstruirse con más seguridad y exactitud. Esto constituye otro un ejemplo de cómo se contribuye a la investigación exocoriónica, al usar el juicio entrenado en la aplicación de tecnologías y herramientas para la producción de imágenes. El juicio entrenado no se opone al uso de herramientas algorítmicas, sino que se aplica después de ellas, como parte de un proceso colaborativo de investigación científica.

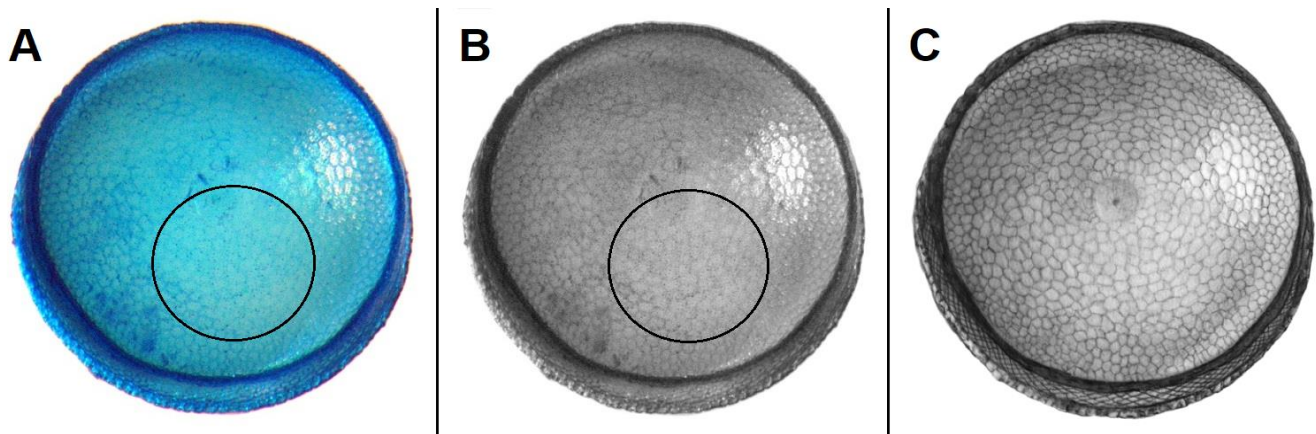


Figura I.57. Fases en la ilustración del huevo de *Eurybia elvina elvina*, en vista apical: ecualización y limpieza (A); desaturación selectiva manual (B); ilustración final a lápiz (C). Nótese cómo una adecuada desaturación por canales de color, permitió visualizar y reconstruir mejor la retícula presente en su superficie.

#### I.2.2.5. Elaboración de quirografías descriptivo-realistas

Obtenidas las bases fotográficas en escala de grises, el siguiente paso es la elaboración de un primer conjunto de quirografías descriptivo-realistas a lápiz. Se realizan dos impresiones en papel bond para cada imagen; una de ellas es la mejor fotografía en escala de grises obtenida del paso anterior; la otra es la misma imagen tratada con un filtro de aumento al 10% del brillo, en Microsoft Word Office Professional Plus 2013. Sobre una placa luminosa genérica, similar a una mesa de luz portátil, estas impresiones son superpuestas perfectamente y se fijan con *masking tape* bajo papel albanene de bajo gramaje (50-55 g/m<sup>2</sup>). Con el uso alternado de lápices de durezas distintas (HB –7H), se procede a calcar y completar las estructuras más relevantes a ilustrar, mediante inferencias de parecido y proximidad. Se enfatizan: retículas exocoriónicas, diferencias en grado de tinción y transparencia, así como cualidades volumétricas principales del huevo. Cada una de las dos impresiones aporta distintos grados de claridad informativa a este proceso, por lo que se alterna entre ellas durante el calcado. Al final, se escanean al menos tres imágenes: la impresión original junto con el trazado en albanene, la impresión de brillo aumentado junto con el trazado en albanene y el trazado en albanene en solitario. Estas imágenes son importadas y superpuestas como capas en Photoshop CS6 en modos *normal* o *multiply*, según sea más conveniente. Con ello, se obtiene una quirografía exocoriónica a la que se aplica un segundo proceso de borrado selectivo, limpieza de textura incidental y ecualización, similar al aplicado en la etapa fotográfica.

El propósito, criterio de éxito y justificación de uso para estas quirografías a lápiz, es que deben ser simplemente mejores que las fotografías del paso anterior. A saber, las quirografías deben, de manera evidente: 1) extraer toda la información relevante de las fotografías. 2) completar por analogía la información faltante, en la medida de lo posible y como resulte pertinente; 3) clarificar o resolver ambigüedades estructurales presentes en las fotografías (*e.g.* enfatizar retículas demasiado tenues, abigarradas o en ángulos oblicuos; mostrar claramente qué estructuras semitransparentes van delante o detrás de otras); 5) terminar de eliminar todo lo que cuente como ruido cognitivo, o datos no informativos aún presentes en las fotografías finales; 6) jerarquizar toda la información, de modo que se enfatice lo más significativo y relevante (Figs. I.58, I.59).

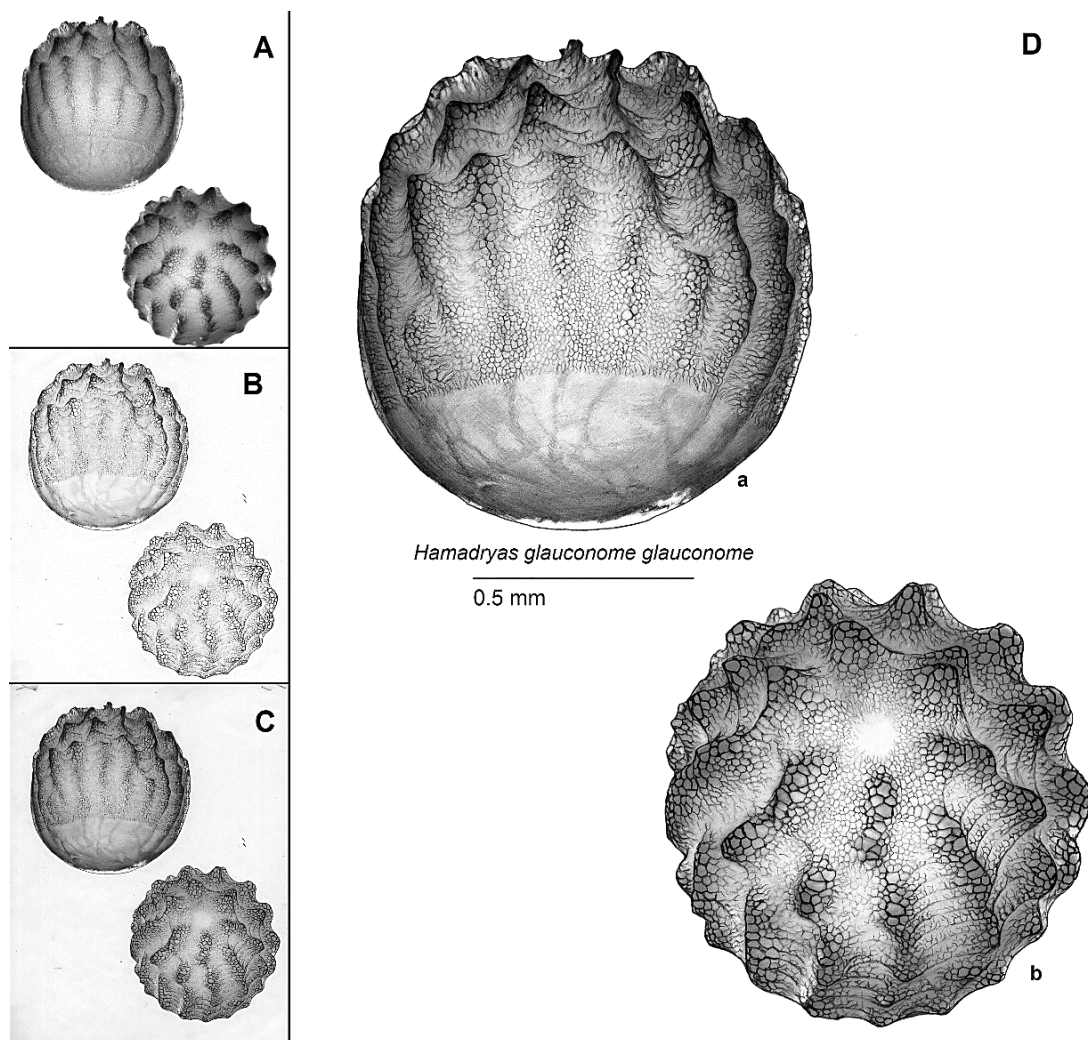


Figura I.58. Capas fotográfica (A), a lápiz (B), combinada (C) y quirografía final (D) del huevo de *Hamadryas glauconome glauconome*. La retícula exocoriónica es más nítida y escrutable en la ilustración final que en la fotografía de base. Modificado de Nieves-Urbe et al. (2016c: 515).

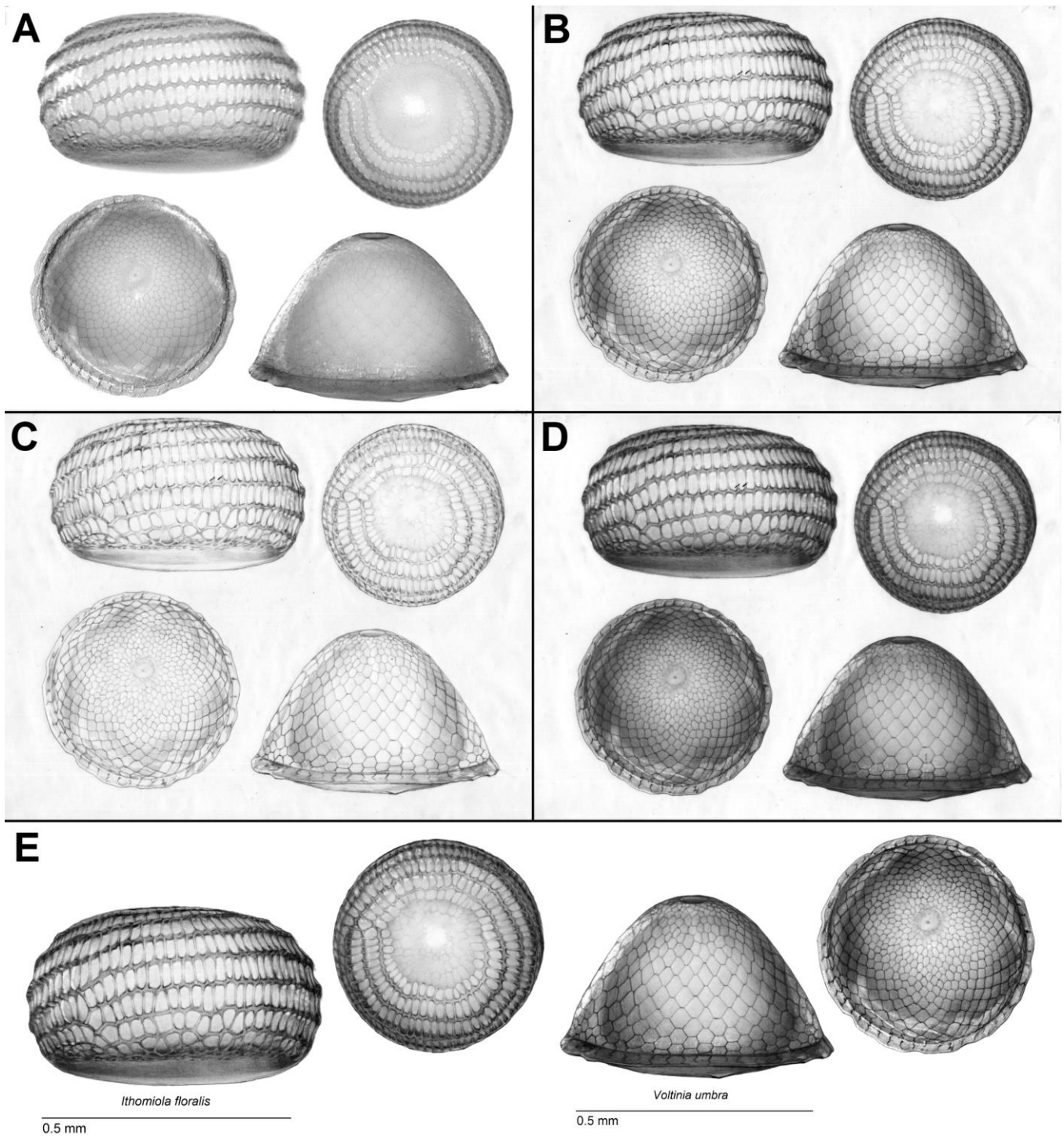


Figura I.59. Capas (A—D) utilizadas para las quirografías de los huevos de *Ithomiola floralis* y *Voltinia umbra* (Riodinidae), junto con el resultado final (E) del proceso de superposición selectiva y de limpieza. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* en prep.

#### **I.2.2.6. Quirografías vs. fotografías: por qué la preferencia por las primeras**

En general, las quirografías deben facilitar la inspección de estructuras exocoriónicas, sin pérdida de realismo descriptivo y con al menos la misma fiabilidad epistémica que las fotografías; por lo cual, también pueden entenderse como fotografías retocadas. En principio, se justifica la decisión de emplear estas representaciones quirográficas especializadas, en lugar de las fotografías originales, de la manera siguiente: las quirografías, junto con una terminología propuesta, sirven mejor como *esquemas letrados* (ver sección II.2.2.1.1.4) para el levantamiento de un sistema de caracteres exocoriónicos. Su representación y estudio comparativo, a través de esquemas, tabulaciones y texto, permiten trascender la descripción o diagnosis de estructuras y obtener propuestas de orden secuencial o jerárquico entre las mismas. Este ordenamiento de estructuras, interpretadas como posibles tendencias transformacionales, permite la polarización de estados de caracteres; con lo cual, pueden servir de base para generar hipótesis filogenéticas. En resumen, para Llorente-Bousquets y cols., la elaboración de quirografías exocoriónicas estandarizadas es parte integral del proceso de investigación y comunicación de sus resultados, porque: 1) facilitan el levantamiento de caracteres y su comunicación, en la medida que enfatizan lo importante y se deshacen del ruido cognitivo presente en las fotografías; 2) facilitan el análisis estructural *qua* imágenes de rasgos exocoriónicos, su transformación en caracteres, ordenamiento secuencial, posible polarización y aplicación en sistemática filogenética.

Una razón más para preferir las quirografías, es que las fotografías a veces retratan material biológico dañado, incompleto o problemático, de algún modo. Considérese el caso de *Cunizza hirlanda planasia* (Pieridae), cuyo huevo fue facilitado por terceros. A diferencia del material de Llorente-Bousquets y cols., que en general es diseccionado directamente de las ovariolas en abdómenes de hembras, este huevo fue recolectado luego de su oviposición y fijado para su conservación en solución de Kahle (*i.e.* 8 partes de alcohol etílico al 95%, 3 partes de formalina, 1 parte de ácido acético glacial y 16 partes de agua). La pared exocoriónica no pudo limpiarse de residuos de dicha solución, con restos tisulares, por lo que su ilustración requería de una reconstrucción adecuada. Ésta se llevó a cabo en dos etapas (Fig. I.60): 1) extracción de la forma general del huevo y su retícula exocoriónica, en un dibujo lineal y esquemático; 2) representación realista de estilo semejante al del resto de los huevos contenidos en la publicación (Llorente-Bousquets *et al.* 2020). Otro caso de consideración es el de *Catasticta anaitis anaitis* (Pieridae); su huevo exhibía una retícula demasiado tenue bajo tinción, que no conseguía fotografiarse de manera clara bajo el microscopio estereoscópico. Se intentó exponer el huevo al tinte durante un periodo más prolongado, pero entonces presentó deformaciones por sobrehidratación. La



retícula se perfilaba mejor bajo el MEB, pero el huevo colapsaba debido al tratamiento con baño de oro; por ello, su representación adecuada requirió el uso de imágenes producidas por ambas técnicas, como referencias. La forma del huevo, sus protuberancias y rasgos más generales se trazaron a partir de la foto bajo tinción, junto con múltiples observaciones directas del huevo bajo el microscopio. Las partes más complicadas y menos nítidas de la retícula exocoriónica, en la región basal, se completaron con referencia a imágenes del MEB (Fig. I.61). Este ejemplo también ilustra la necesidad de uso alternado y colaborativo entre técnicas diversas, para producir las mejores representaciones exocoriónicas posibles.

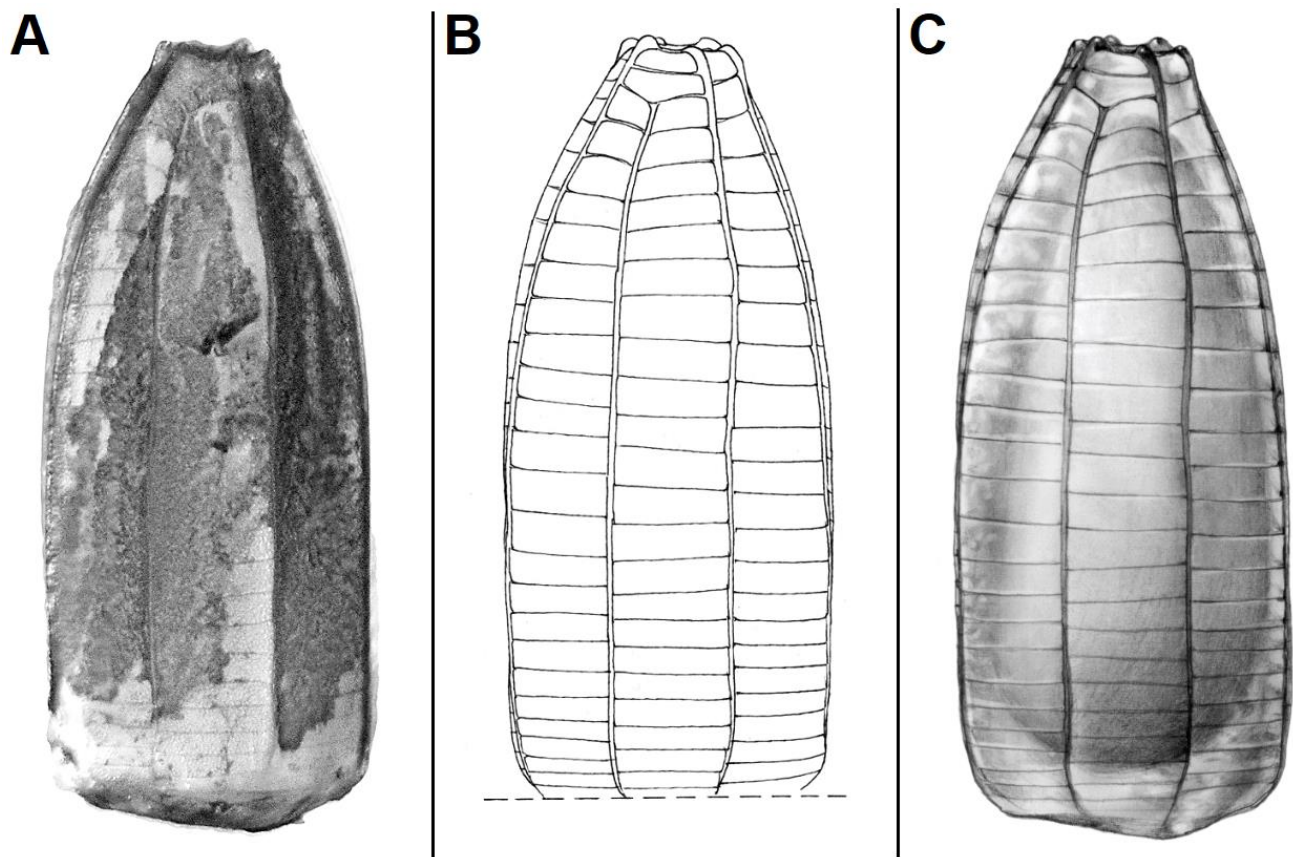


Figura I.60. Material dañado (A) y reconstrucciones. esquemática (B) y descriptivo-realista (C), de *Cunizza hirlanda planasia*.

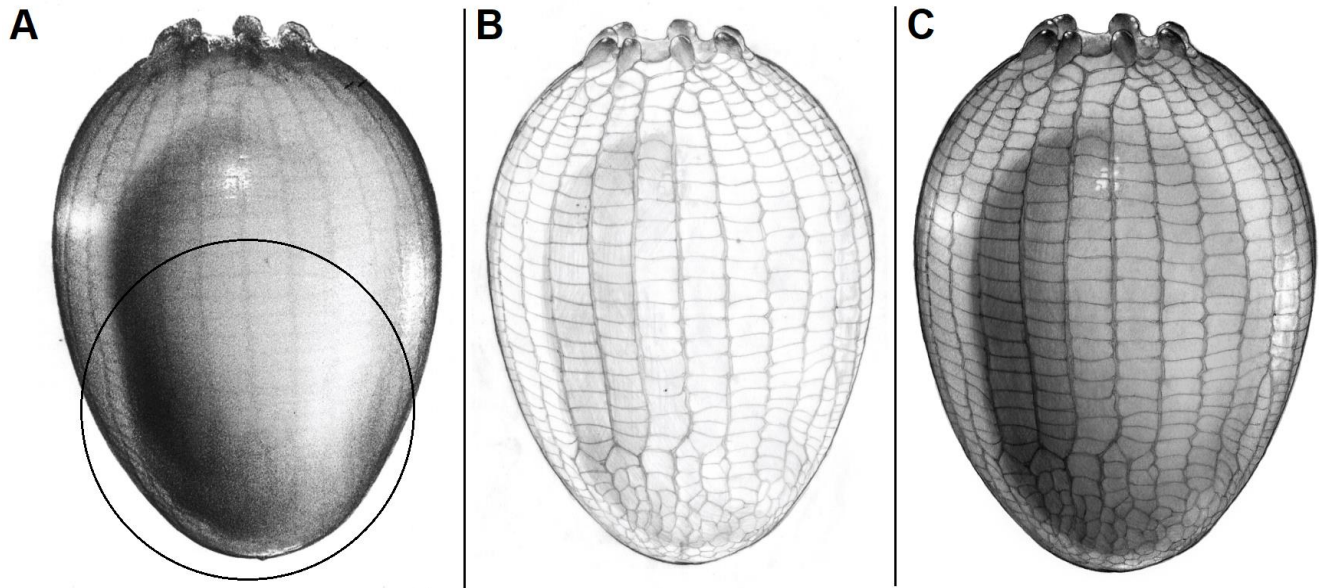


Figura I.61. Reconstrucción sucesiva (B, C) de la retícula exocoriónica de *Catasticta anaitis anaitis*, a partir de una fotografía por tinción (A), observaciones adicionales bajo el microscopio estereoscópico y a través del MEB para la zona medial-basal (encerrada en negro).

### I.2.2.7. Evento clave: caracterización de la microrretícula a partir de quirografías

Como último ejemplo destacado de esta etapa, considérese el caso de *Eurema dairia sidonia* (Pieridae). Cuando se ilustró por primera vez, en junio de 2012, aún no se recurría a la desaturación selectiva por canales, ni se contaba con el MEB; la quirografía fue elaborada a partir de una foto parcialmente desaturada, de difícil inspección. La retícula en esta especie era particularmente difícil de dibujar o calcar con la técnica utilizada; además, guardaba un parecido notable con una segunda retícula presente en otras especies del género, que antes había pasado desapercibida. Los participantes, al reconocer bajo el microscopio estas estructuras, propusieron que existían dos sistemas reticulares: macrorretícula (MR) y microrretícula (mR), donde mR es un subsistema reticular contenido en la luz reticular de otro más grande y estudiado con anterioridad (MR). Al inicio, se pensó que *E. dairia sidonia* presentaba mR, más no MR; de ser así, su retícula quizá no debía figurar en la quirografía, pues rompía con el código de representación y caracterización previamente establecido, basado solo en MR. Se propuso también que mR debía contar como ‘ruido’ a desechar de manera general; pues, al no estar caracterizada y entorpecer la representación clara de caracteres macrorreticulares, no se justificaba su inclusión en las ilustraciones finales (Fig. I.62).

Estas propuestas suscitaron una larga discusión entre los participantes, acompañada de nuevas observaciones al microscopio y comparaciones con otras especies, además de una búsqueda de antecedentes en la literatura sobre esta segunda retícula. Se propuso sinonimizarla con el endocorion; pero esa propuesta fue descartada, al entenderse mejor las diferencias entre las distintas capas coriónicas. Se concluyó que mR pertenecía al exocorion y no correspondía con ninguna estructura previamente descrita ni aprovechada en sistemática de Papilionoidea. Asistidos por técnicas de tinción más finas, así como por el MEB, los participantes encontraron mR en todas las especies superiores estudiadas de la subfamilia Coliadae; excepto, precisamente, en algunos ejemplares de un subgrupo del género *Eurema* (*Euremini partim*). Con ello, mR cobró relevancia como rasgo de valor diagnóstico; *i.e.* fue ‘caracterizada’, o transformada conceptualmente en ‘carácter’ (ver sección II.2.1).

La hipótesis inicial de que la retícula de *E. दौरा sidonia* era mR fue eventualmente desechada, al considerarse una MR de tipo menos diferenciado; pero su estudio en conjunto, permitió proponer la presencia de mR como posible sinapomorfía de un subgrupo de Coliadae, y algunos *Euremini* como su posible grupo hermano (Hernández-Mejía *et al.* 2014a). Estudios ulteriores en Coliadae y otras Pieridae, revelaron la presencia de mR y otras estructuras semejantes en la luz reticular de MR (Nieves-Urbe *et al.* 2016b,c,d, 2018b, 2020, 2021a). La interpretación sinapomórfica fue desechada, al encontrarse estructuras microrreticulares similares en otras dos subfamilias de Pieridae (Dismorphiinae y la tribu más generalizada de Pierinae), en las que mR se expresa como simplesiomorfía (Dismorphiinae: Nieves-Urbe *et al.* 2021a; Anthocharidini: Nieves-Urbe *et al.* 2020). Lo importante a destacar aquí es que, de no haberse ilustrado el huevo a mano, la atención de los participantes no se habría concentrado en esa estructura inédita, ni la teoría se habría revisado del modo en que se hizo. La detección de la mR exocoriónica transformó la dinámica al interior del equipo de trabajo; a partir de ese hallazgo, la fase de ilustración de huevos se tornó más activa y compleja. Para Llorente-Bousquets y cols., la labor colectiva de producir imágenes ya no se trata solo de representar pictóricamente un contenido teórico-textual preexistente, sino que contribuye a conformarlo; esto constituye, por necesidad, un trabajo colaborativo.

Tal vez el principal problema que subyace a las quirografías descriptivo-realistas, es que en su atractivo está su riesgo: representar, de manera convincente, estructuras que no están ahí o no deberían interpretarse de la manera propuesta. Las inferencias, correcciones y depuración que se realizan durante su elaboración, en aras de exponer mejor cierto hallazgo o descubrimiento, pueden incluir errores, sesgos o excesos que comprometan su objetividad como representaciones. Pero esto solo puede detectarse en retrospectiva, cuando los resultados propuestos son cotejados o no por otros equipos de trabajo, o por el

mismo equipo en trabajos ulteriores, con nuevo material biológico y con mayor escrutinio. Llorente-Bousquets y cols., de hecho, han comunicado tales autocorrecciones a lo largo del tiempo, toda vez que imprecisiones previas han sido detectadas; *e.g.* el huevo tipificado como globular (Llorente-Bousquets & Castro Geraradino 2007), corregido después como ejemplo de huevo inmaduro (Llorente-Bousquets *et al.* 2018); o el huevo objetivamente exacto pero atípico de *Kricogonia lyside*, (Hernández-Mejía *et al.* (2014a), complementado con su forma típica en un trabajo posterior (Nieves-Urbe *et al.* 2016c) (Fig. I.63). Este proceso de autocorrección, posibilitado por refinamientos observacionales y teóricos posteriores, constituye un problema para defender el realismo de las clasificaciones propuestas. Pero ello no es exclusivo de la sistemática basada en caracteres exocoriónicos y tal vez solo contaría como fallo para un realismo de entidades (*i.e.* no necesariamente estructural o disposicional). O bien, puede ser solo resultado de una mayor variabilidad de las estructuras exhibidas por una misma entidad que la considerada inicialmente. Sin embargo, la pregunta por el realismo de una práctica epistémica, es distinta a la pregunta por su cientificidad; el presente estudio se ocupa principalmente de la segunda pregunta, con el propósito global de proponer estándares de cientificidad aplicables a otros sistemas de caracteres en sistemática filogenética, e imágenes científicas en general.

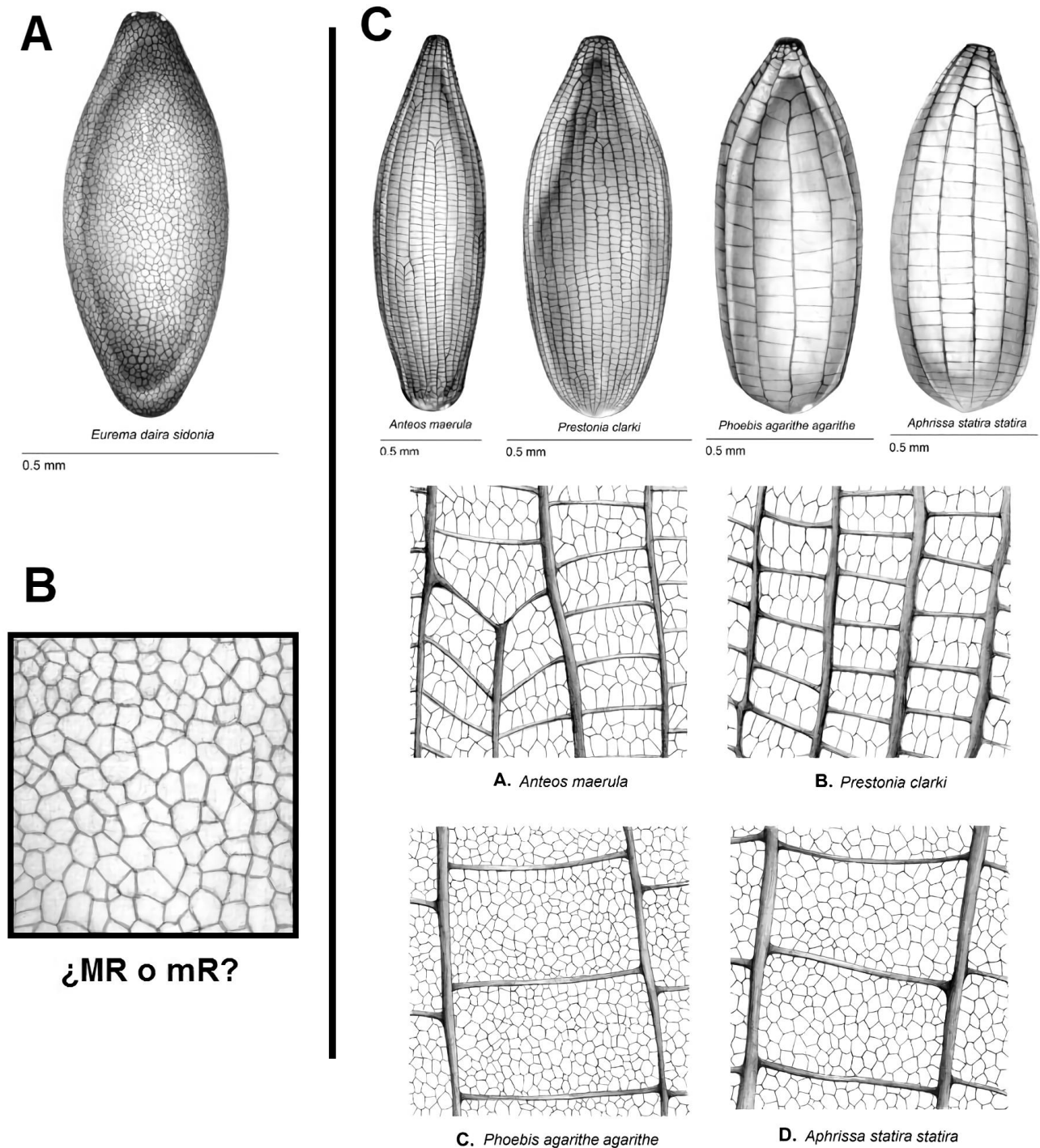


Figura I.62. Huevo completo de *Eurema daira sidonia* (A); acercamiento de su retícula exocoriónica, primero hipotetizada como microrretícula o mR (B); huevos en vista lateral de algunas Coliadinae superiores (*Anteos maerula*, *Prestoniai clarki*, *Phoebis a. agarithe*, *Aphrissa s. statira*), donde se ilustra solo su macroretícula o MR, acompañadas de acercamientos de sus respectivas microrretículas o mR. Modificado de Hernández-Mejía *et al.* (2014a: 865, 871, 873).



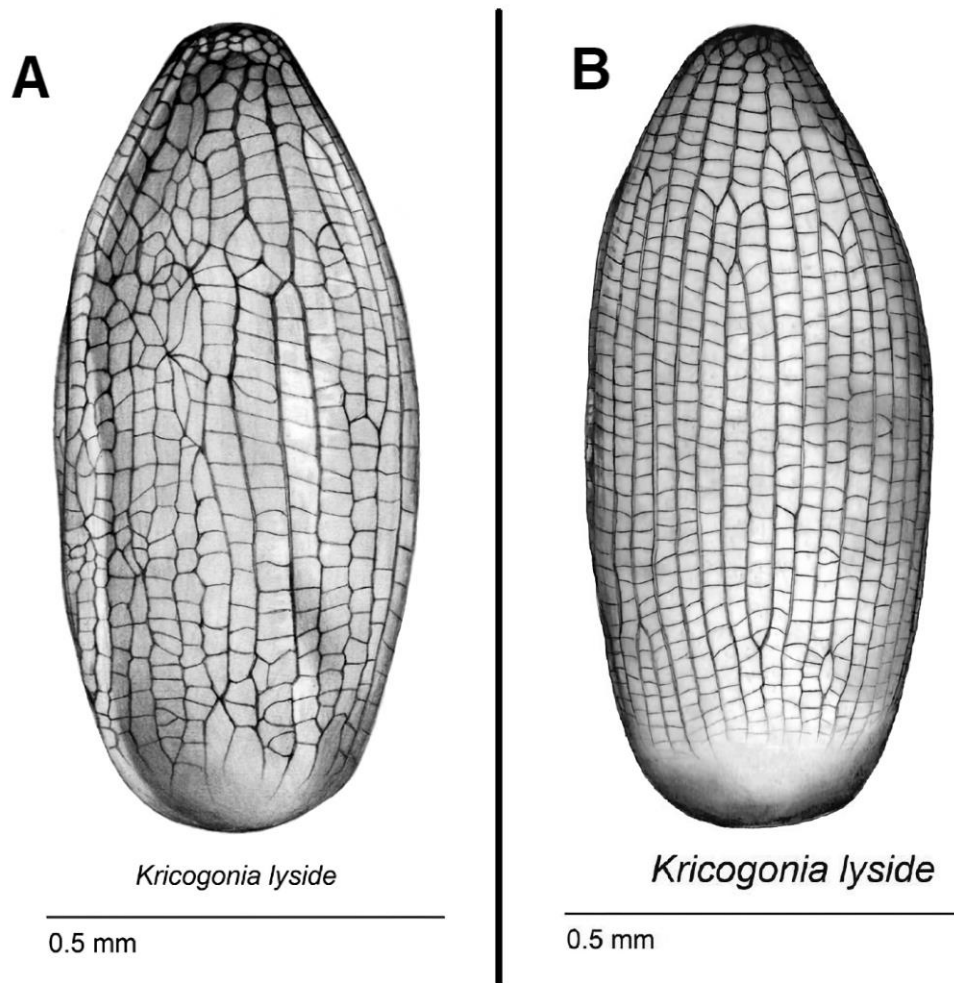


Figura I.63. Huevo atípico de *Kricogonia lyside*, modificado de Hernández-Mejía *et al.* (2014a: 867) (A), junto con su versión complementaria, modificado de Nieves-Uribe *et al.* (2016c: 720). El huevo de la primera publicación fue representado con objetividad minuciosa, tal como se veía bajo escrutinio detallado; pero resultó ser un exocorion atípico y entonces poco adecuado para fines comparativos y con propósitos taxonómicos.

#### I.2.2.8. Elaboración colectiva de esquemas: MEB y depuración de quirografías

Una vez obtenido este primer conjunto de quirografías descriptivo-realistas, el siguiente paso es su comparación con los registros, descripciones y notas realizadas durante las observaciones al microscopio, con especial atención a los conteos y tabulaciones realizadas a partir de la muestra completa. A esto siguen las correcciones pertinentes, para que las quirografías representen mejor los invariantes o límites de variación propios de la muestra. En algunos casos, esto solo conlleva la adición o sustracción de estructuras simples, respecto a conteos promedio, *e.g.* número de costillas o anillos prebasales. En casos más extremos, las quirografías deben rehacerse de manera parcial o total, para que también correspondan

con observaciones posteriores; *e.g.* corrección de las proyecciones perimicropilares en *Itaballia pandosia sabata* y *Perrhybris malenka bogotana* (Pieridae), o la adición de costillas y corona semitransparente en *Nica flavilla bachiana* (Figs. I.64, I.65).

Durante esta primera etapa de inspección, depuración y discusión colectiva del conjunto de quirográficas descriptivo-realistas, se evalúan conceptos básicos, terminología adecuada y un marco teórico general para la descripción exocoriónica. Esto se complementa con una consulta de trabajos clásicos, glosarios y diccionarios básicos de entomología. Como producto de esta discusión, surgen propuestas para la elaboración de un primer conjunto de quirográficas esquemático-estructurales o *esquemass letrados*, *i.e.* idealizaciones geométricas de formas, acompañadas de texto y señalizaciones. En sus versiones finales, los esquemas letrados cumplen las siguientes funciones: 1) sirven como representaciones ‘puente’ entre contenidos textuales y pictóricos; 2) presentan de manera sintética y coherente la información extraída de múltiples observaciones; 3) presentan de manera clara los rasgos de la arquitectura exocoriónica considerados como posibles caracteres diagnósticos. En numerosas ocasiones, los caracteres de varios tipos de huevos son colapsados en un solo esquema letrado combinado, que muestra de manera sinóptica la terminología completa y posibilidades de variación dentro de un grupo (Figs. I.66, I.67).

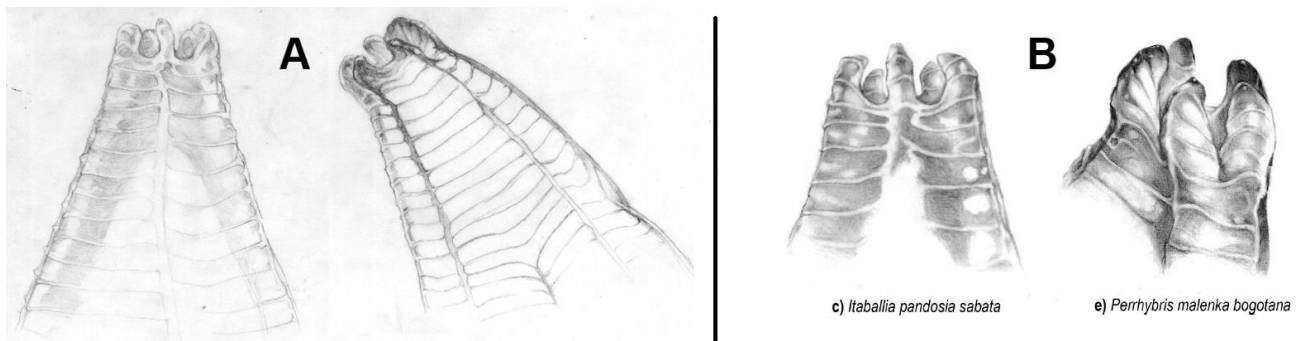


Figura I.64. Ilustraciones iniciales (A) y corregidas (B) de las proyecciones perimicropilares en los exocoriones de *Itaballia pandosia sabata* y *Perrhybris malenka bogotana*. Modificado de Hernández-Mejía *et al.* (2013: 283).

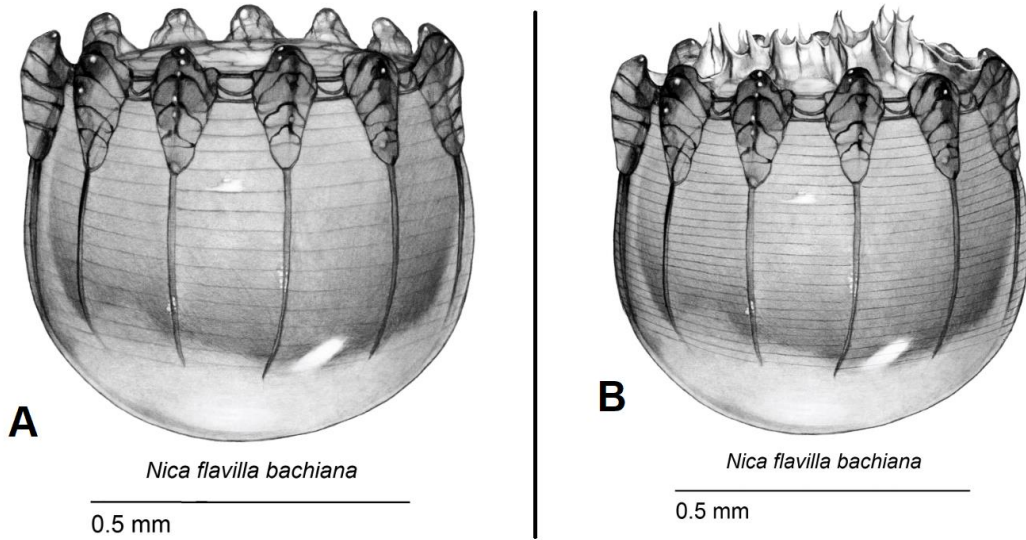


Figura I.65. Ilustraciones inicial (A) y corregida (B) del exocorion de *Nica flavilla bachiana*. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* 2015: 612).

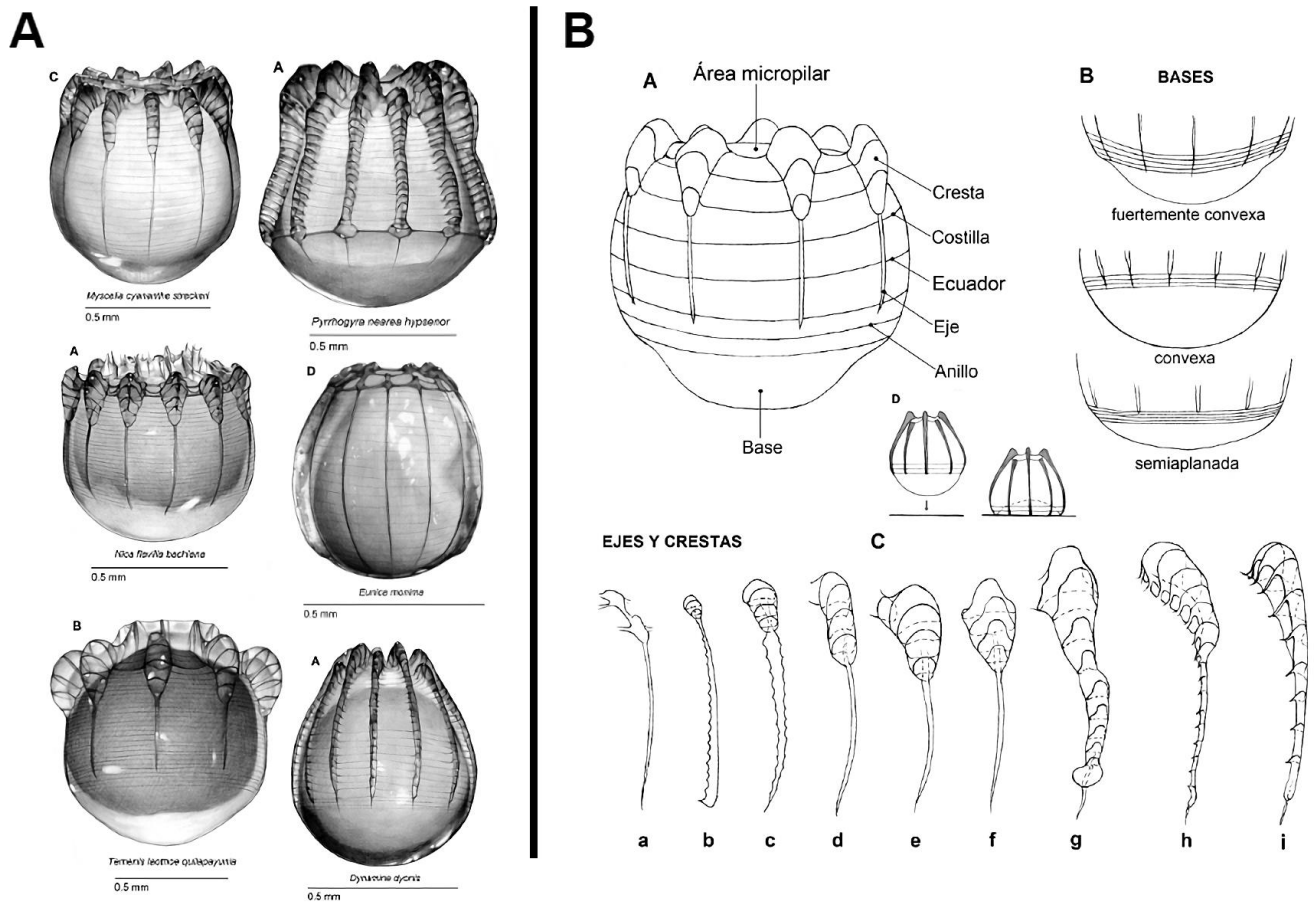


Figura I.66. Fases descriptivo-realista (A) y esquemático-estructural (B) de quirografías exocoriónicas de Biblidinae, en vista lateral. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2015: 9, 18, 19, 23, 25, 27).

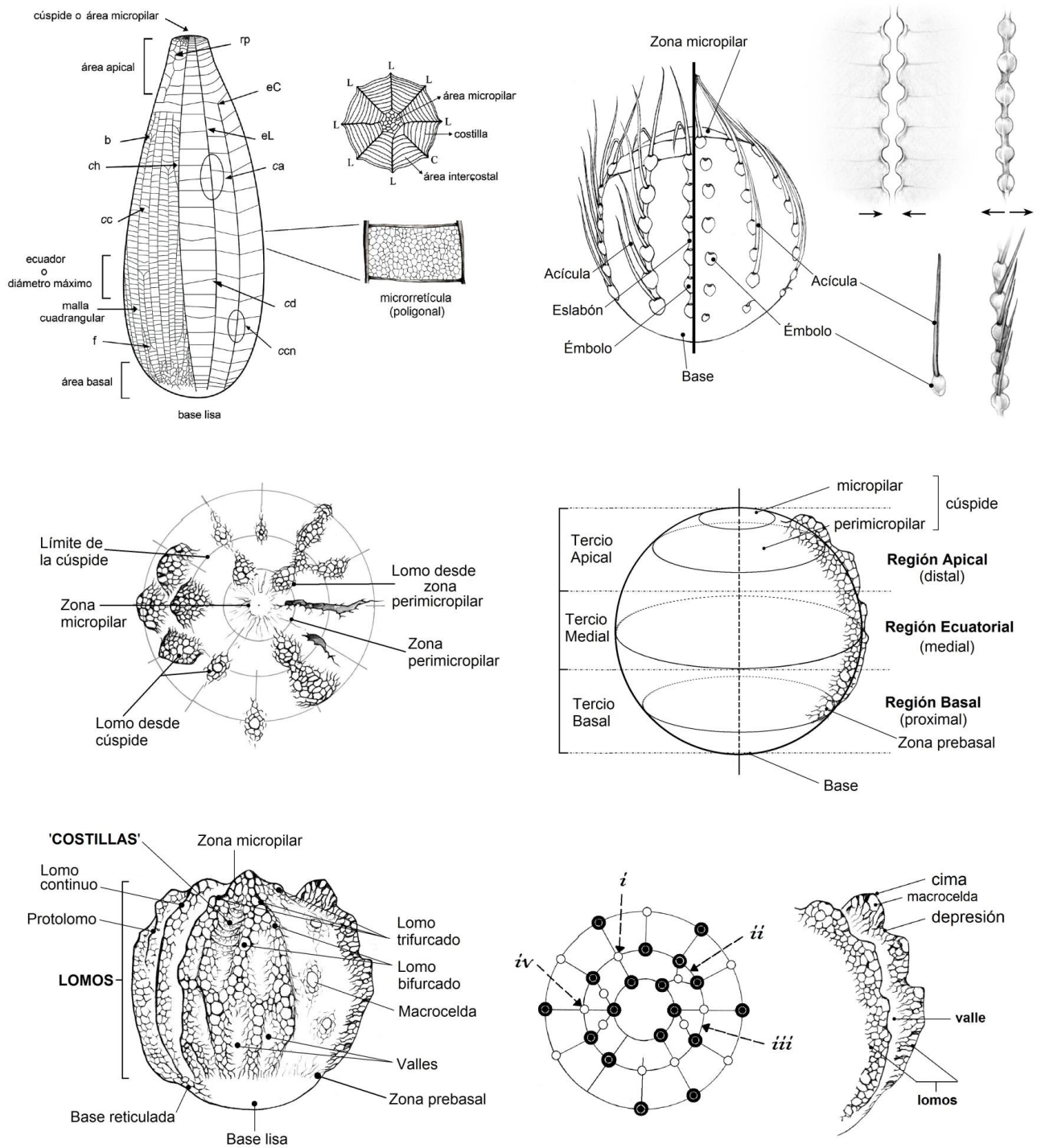


Figura I.67. Ejemplos de esquemas letrados combinados, en que se muestran la terminología completa y su variación dentro de grupos estudiados. Modificado de Hernández-Mejía *et al.* (2014b: 128) y Nieves-Urbe *et al.* (2015: 59; 2019: 80, 81).



En ocasiones, los esquemas letrados se complementan con quirografías descriptivo-realistas adicionales elaboradas a partir del MEB. La principal diferencia respecto al proceso anterior, es que las imágenes selectas del MEB son invertidas en valores tonales (claro/oscurο) mediante un proceso digital, para lograr una representación coherente con la técnica de tinción (Fig. I.68). Estas representaciones también sirven para ‘reconstruir’ material biológico dañado (Fig. I.69). Los esquemas elaborados a partir del MEB complementan los anteriores, pues permiten ostentar, describir y tipificar elementos de microestructura, inasequibles a través del microscopio esteroscópico. A este proceso, sigue una comparación entre las ilustraciones obtenidas por tinción y aquellas obtenidas mediante el MEB, para la realización de un conjunto unificado y coherente de ilustraciones realistas y esquemas (Fig. I.70).

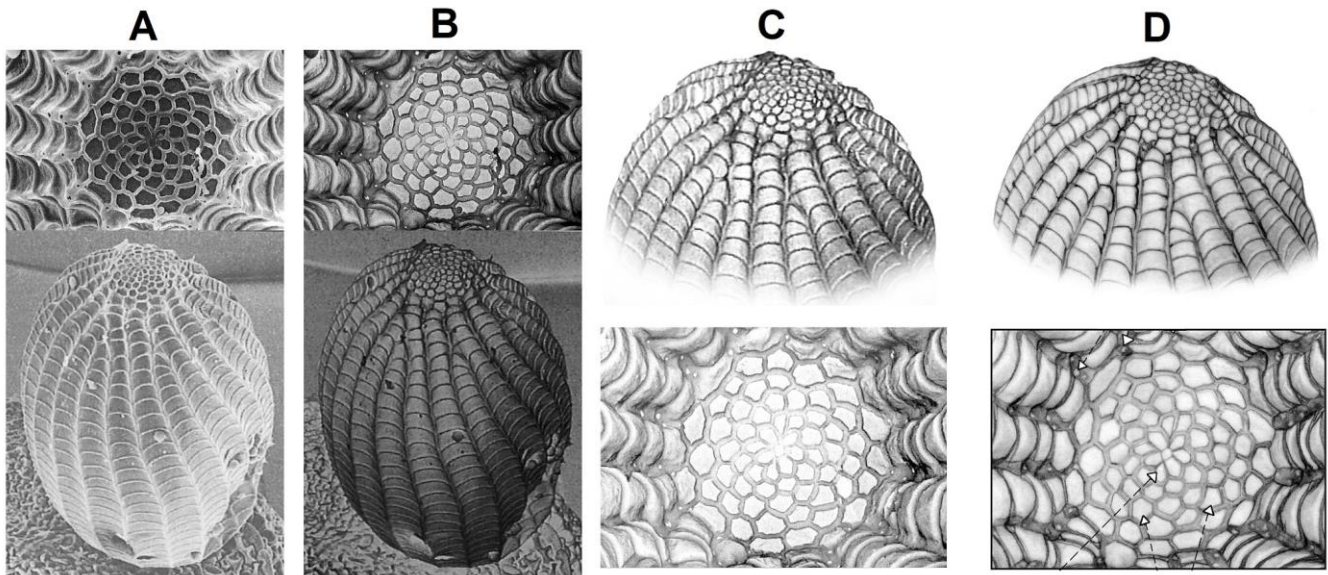


Figura I.68. Etapas en la realización de quirografías descriptivo-realistas a partir del MEB, correspondientes al ápice y zona perimicropilar de *Euchloe crameri* (Pieridae). Se incluyen las imágenes originales (A), su inversión tonal (B), su transformación en bases fotográficas (C) y las quirografías resultantes (D). Modificado de Nieves-Uribe *et al.* (2020a: 173).



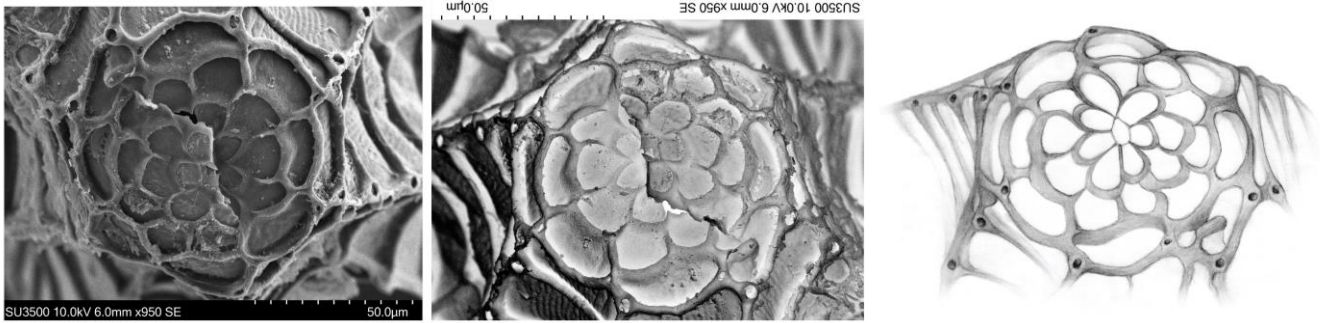


Figura I.69. Reconstrucción de la región perimicropilar de *Enantia albania nuria* (Pieridae), a partir de material dañado. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2021a: 267).

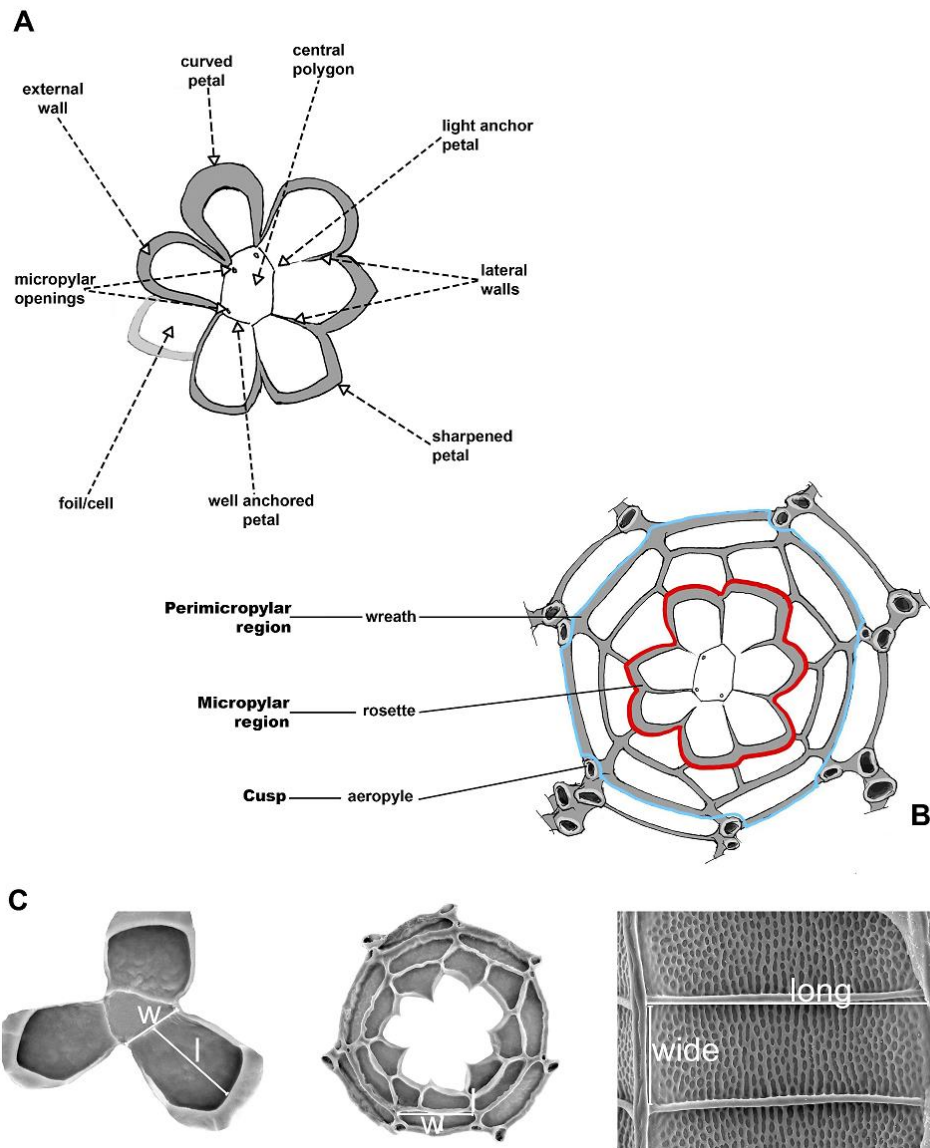


Figura I.70. Esquemas letrados de estructuras perimicropilares de Dismorphiinae observadas a través del MEB. Tomado de Nieves-Urbe *et al.* (2021a: 261).

La fase de esquematización exocoriónica consta de dos procesos sucesivos: 1) idealización geométrica de formas características (semejantes a las realizadas por Döring, 1955: *Taffel* III); 2) reconocimiento de secuencias graduales de formas, mediante el ordenamiento sucesivo de estados de caracteres por grados de similitud. Estas propuestas de idealización y ordenamiento secuencial, emergen de una discusión colectiva entre los miembros del equipo de trabajo. Una vez acordada su representación e interpretación, los esquemas secuenciales suelen ir en la sección de resultados, acompañados de ilustraciones realistas, tabulaciones y/o explicaciones textuales pertinentes (Figs. I.71 – I.78).

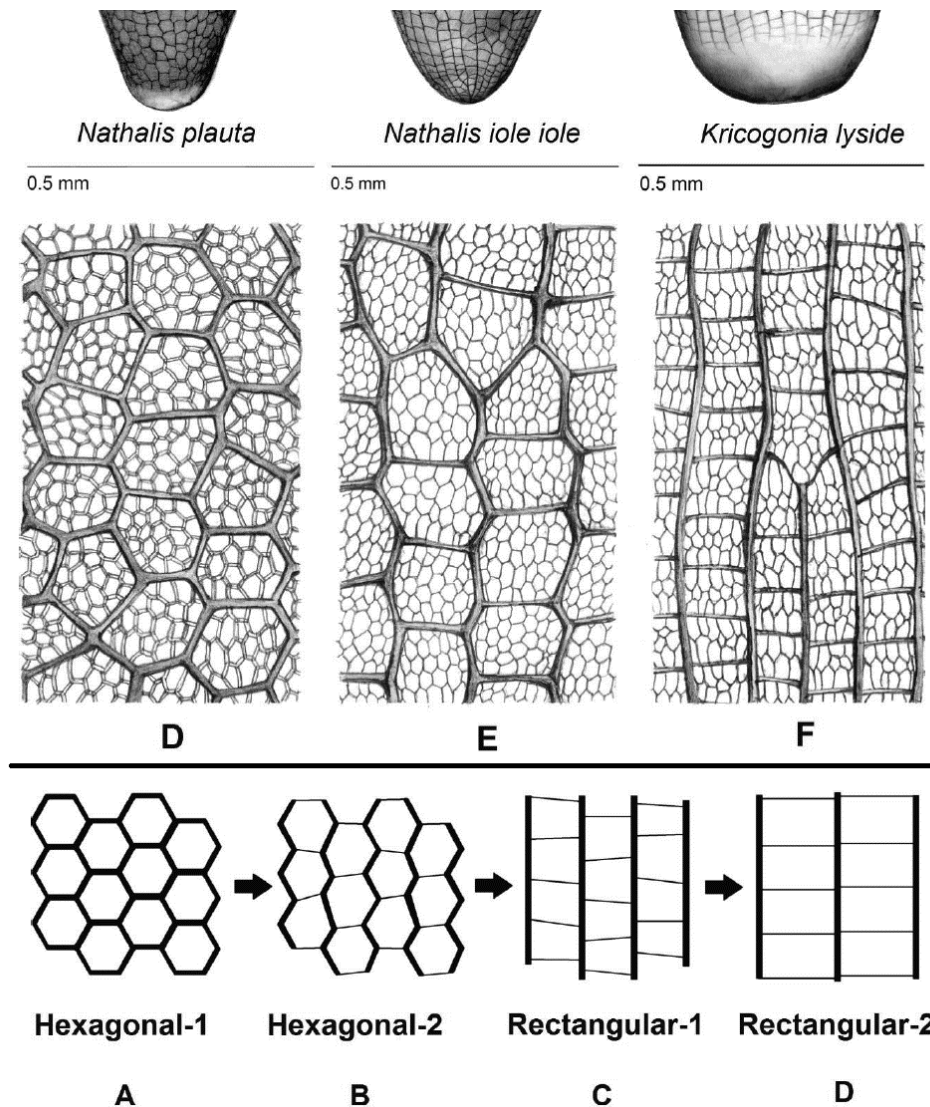


Figura I.71. Quirografías de secuencias posibles, con connotación de tendencias evolutivas, en la configuración de celdas macrorreticulares (con mR incluidas) dentro del subgrupo de Coliadiinae estudiado. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2016c: 720, 726).

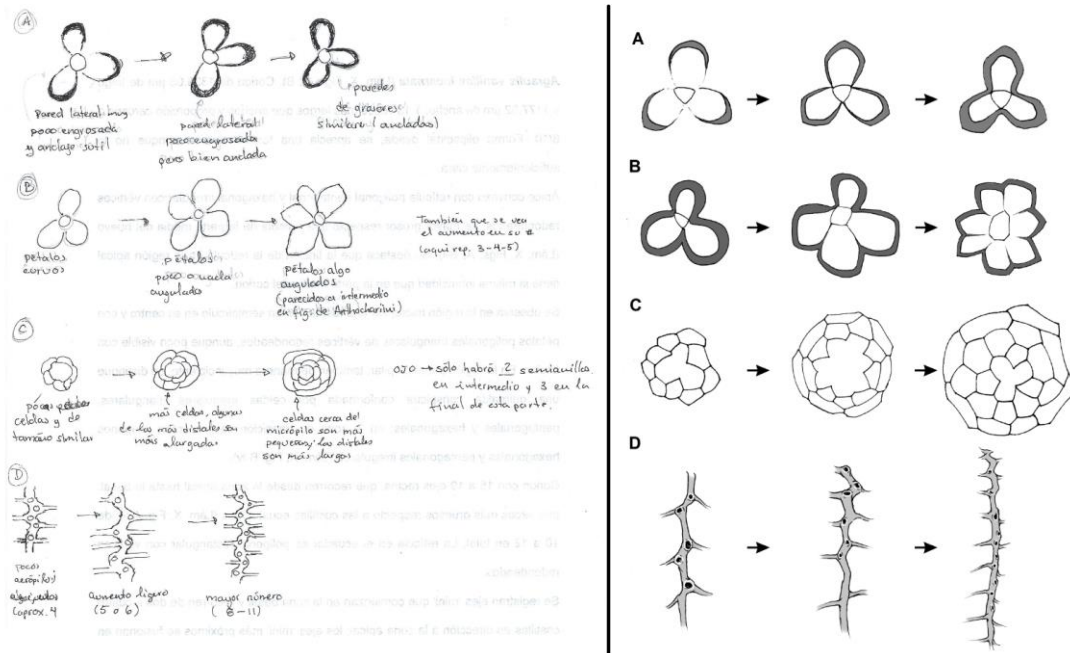


Figura I.72. Esbozo tentativo y resultado final en la esquematización de secuencias ordenadas registradas en la roseta perimicropilar y ejes de exocoriones de Dismorphiinae. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2021a: 282).

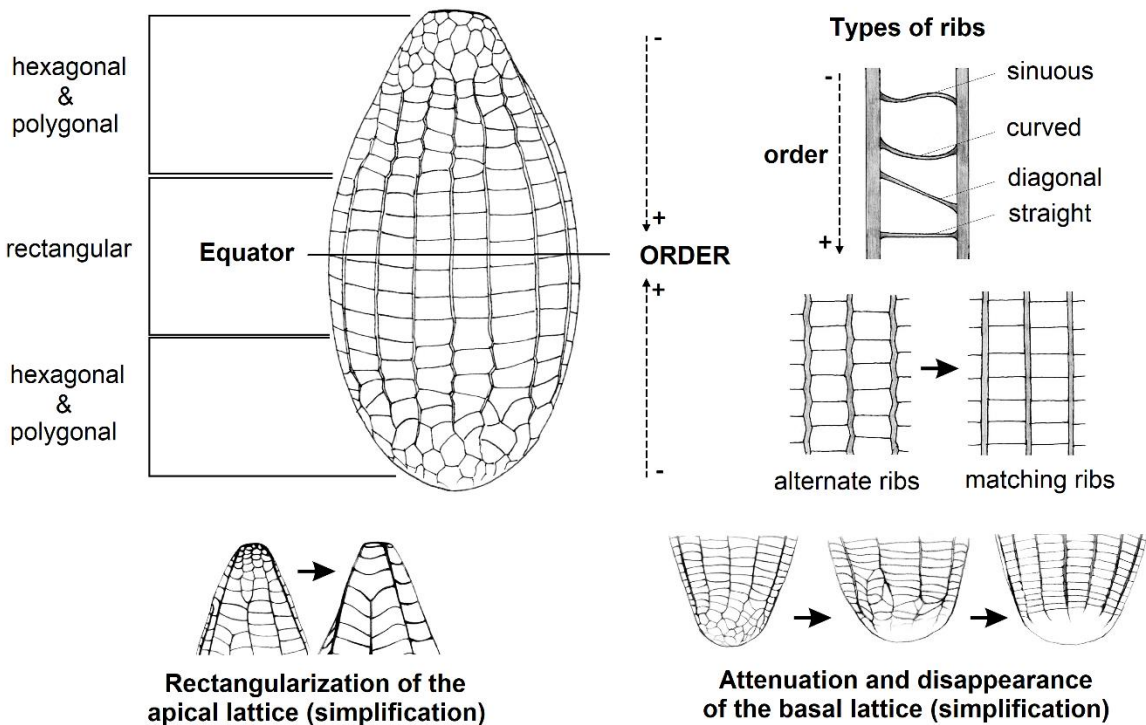


Figura I.73. Esquemas letrados de secuencias morfológicas registradas en la familia Pieridae, interpretadas como posibles tendencias evolutivas. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2021b: 340).

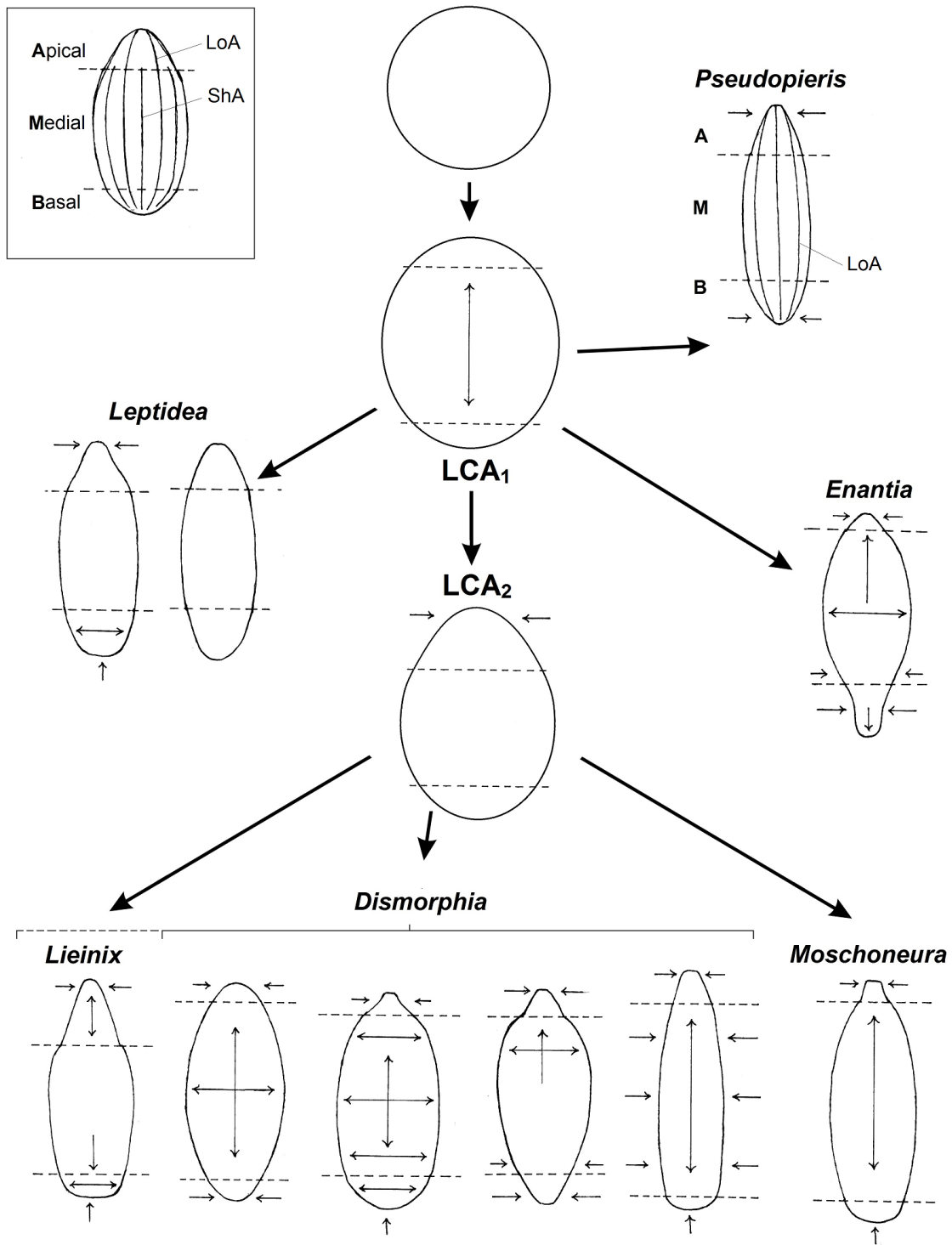


Figura I.74. Esquema letrado de perfiles laterales en los huevos de la subfamilia Dismorphiinae. La forma general de los huevos fue dividida en dos componentes bidimensionales, horizontal y vertical, para facilitar el estudio y exposición de sus diferencias graduales, como indicación de posibles tendencias transformacionales y de relaciones filogenéticas entre especies de varios géneros. Tomado de Llorente-Bousquets *et al.* (2018: 234)



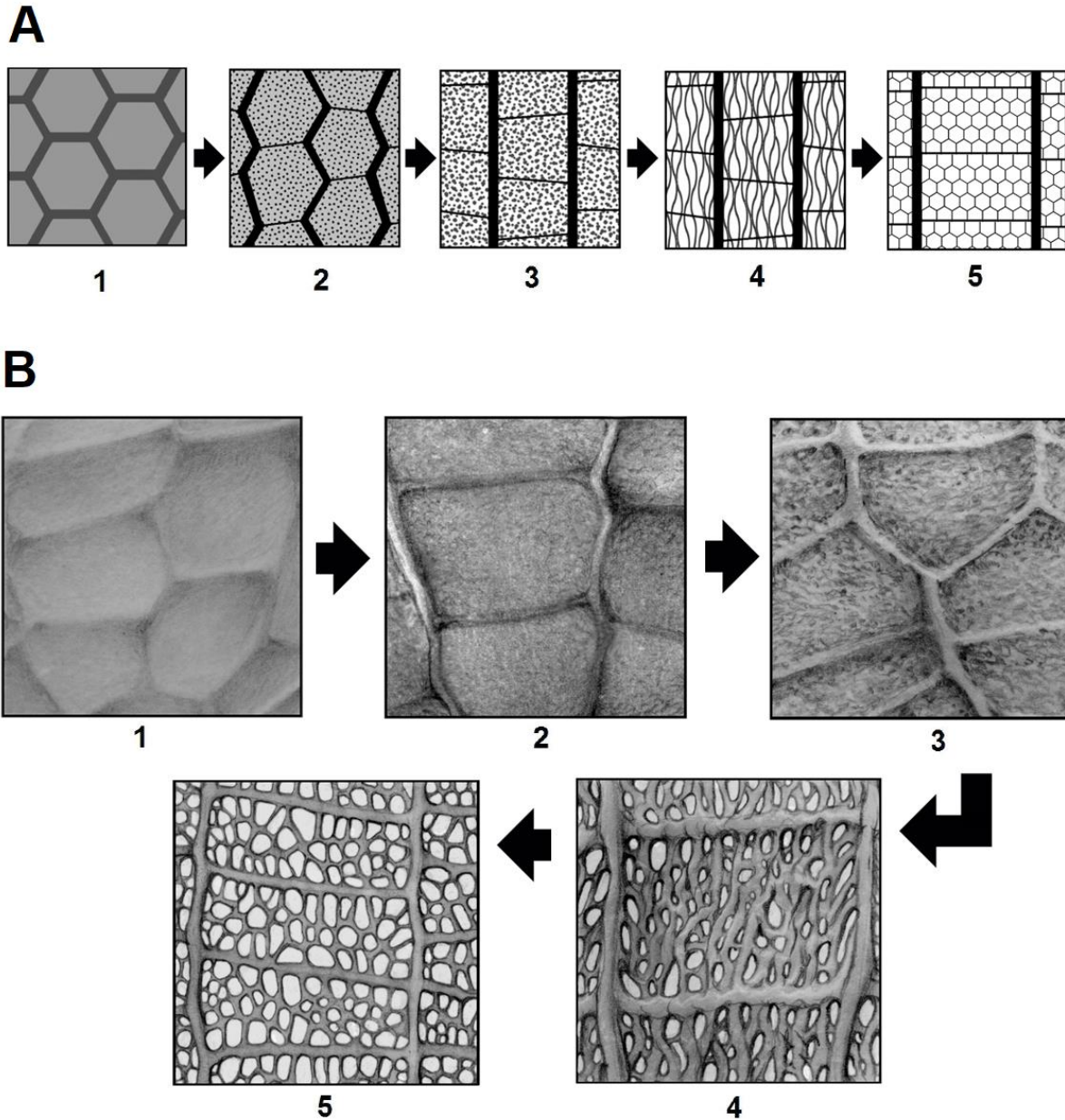


Figura I.75. Quirografías esquemático-estructurales (A) y descriptivo-realistas (B), realizadas con base en imágenes del MEB. Se muestran estructuras microrreticulares diversas, observadas en distintas zonas exocoriónicas (medial y basal) de tres especies del género *Colias* (Pieridae). Estas diferencias reticulares dentro de un mismo huevo, se interpretaron como vestigios de tendencias en el desarrollo estructural del exocorion. Tendencias similares fueron observadas en huevos de otras especies, dentro de un mismo grupo. Con ello, ejemplos de la diversidad de mR y MR, ordenados de manera secuencial y polarizada, se han hipotetizado como etapas dentro de un proceso de desarrollo y posiblemente evolutivo; lo cual, las ha impulsado como caracteres útiles en sistemática filogenética. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2016d: 1133)



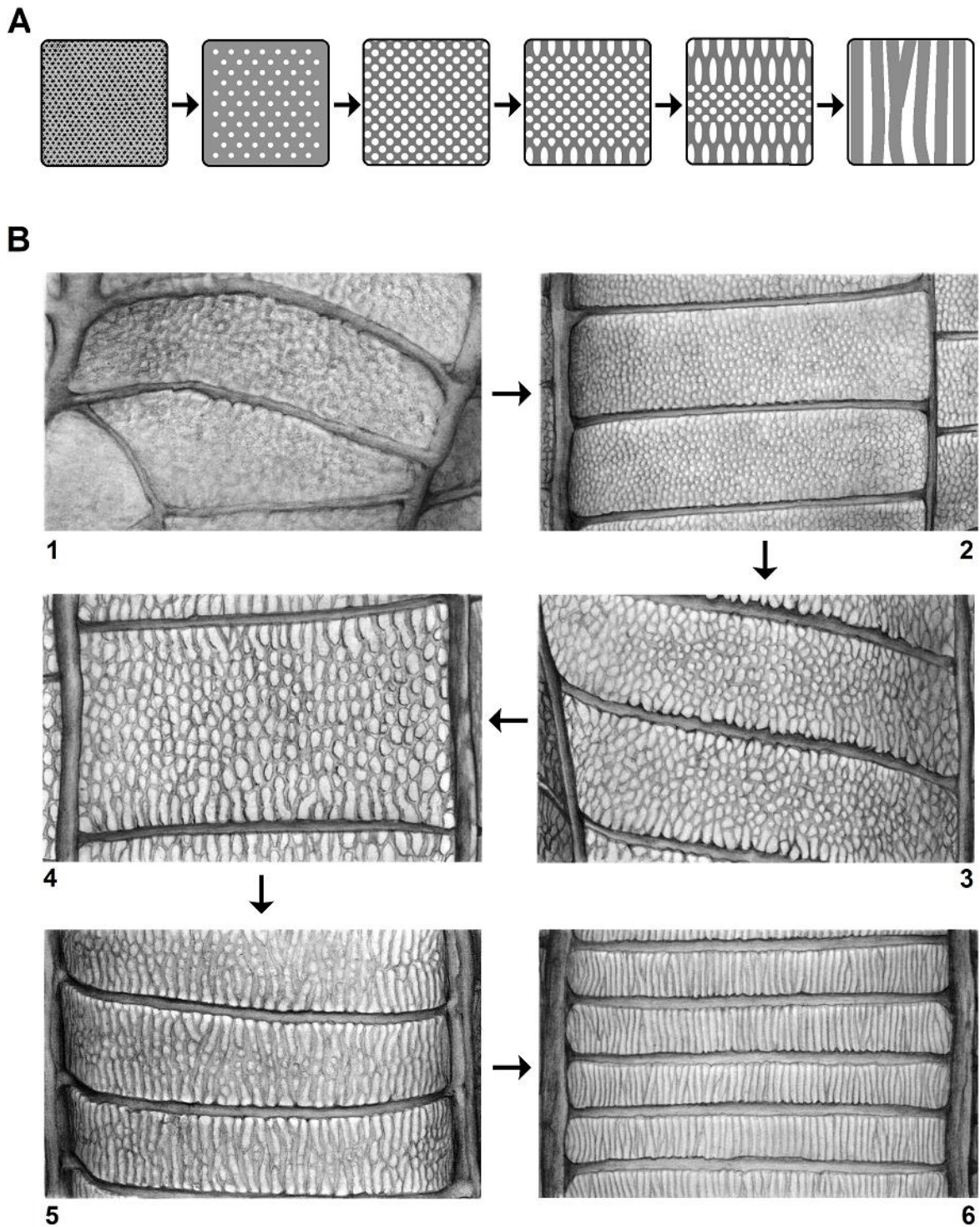


Figura I.76. Quirografías esquemático-estructurales (A) y descriptivo-realistas (B), realizadas con base en imágenes del MEB. Se muestran secuencias microrreticulares registradas en huevos de varias especies y géneros de la subfamilia Dismorphiinae. Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2021a: 283).

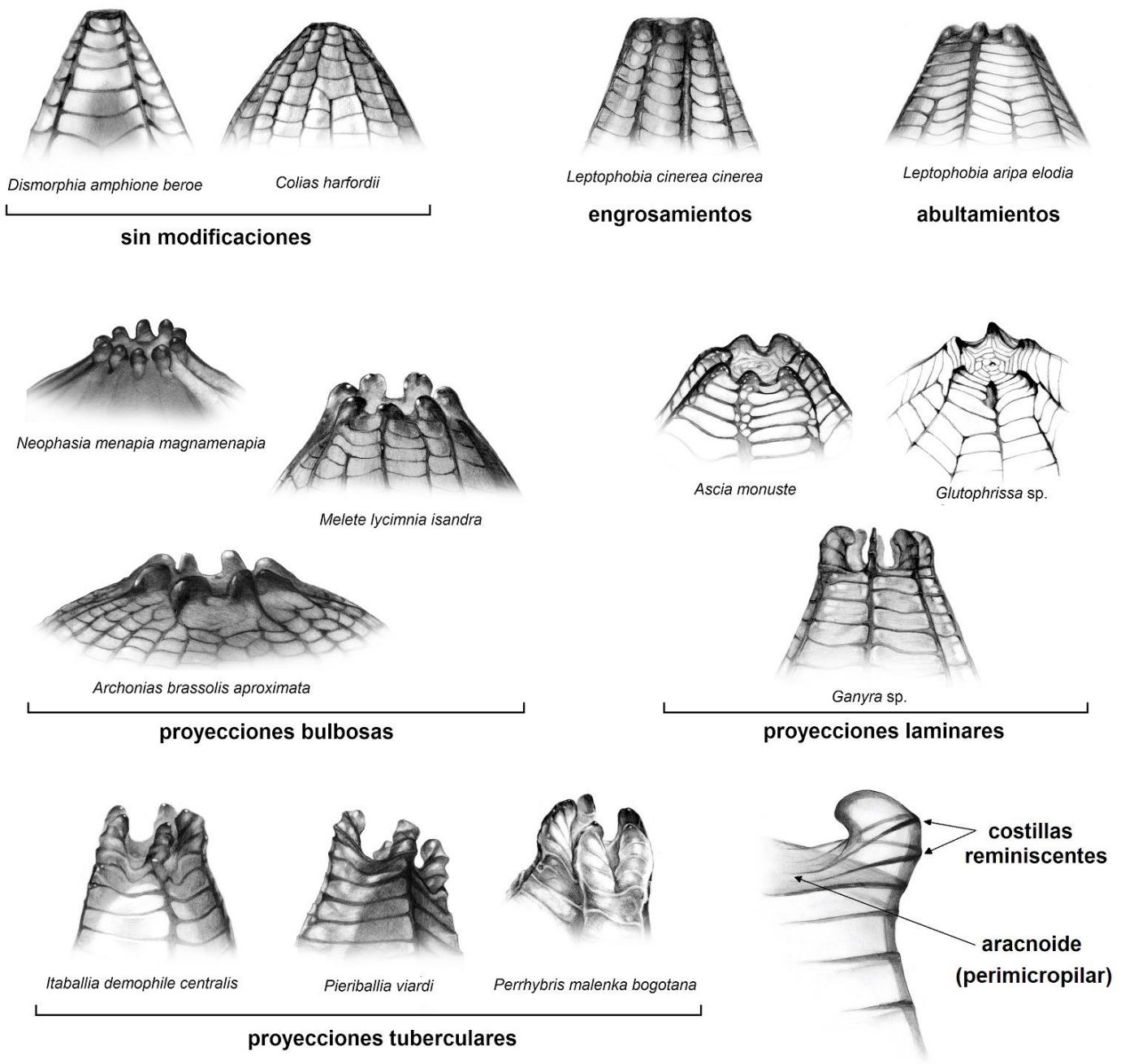
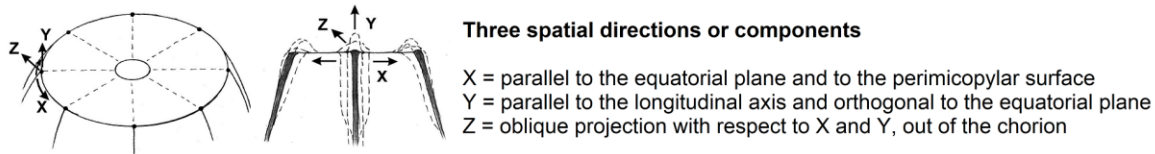


Figura I.77. Tipos de diferenciaciones periapicales en Pieridae. En esta lámina se compilaron quirografías descriptivo–realistas de estructuras esquematizadas y tipificadas a través de una tabulación comprensiva. Tomado de Nieves-Uribe *et al.* (2021b: 341)



Structure	Illustration	Augmentation per spatial component	Inequality key	Examples
None (unmodified)		X minimal / null Y minimal / null Z minimal / null	$X \approx Y \approx Z \approx 0$	Dismorphiinae, Coliadinae
Thickening		X moderate Y minimal / null Z minimal / null	$X > 0$ $Y \approx 0$ $Z \approx 0$	<i>Leptophobia</i> Butler, 1870
Bulge		X moderate Y low Z minimal / null	$X \gg Y > 0$ $Z \approx 0$	<i>Anthocharis</i> Boisduval, Rambur, Duméril & Graslin, 1833, <i>Euchloe</i>
<b>Projections</b>			$X, Y, Z \neq 0$	
Small		X moderate Y low Z very low	$X > Y > Z > 0$	<i>Hesperocharis</i>
Tubercular*		X low Y high Z moderate	$Y > Z > X > 0$	<i>Itaballia</i> Kaye, 1904, <i>Pieriballia</i> , <i>Perrhybris</i> Hübner, [1819]
Laminar*		X very low Y moderate Z moderate	$Y, Z > 0$ $X \approx 0$	<i>Ascia</i> Scopoli, 1777, <i>Ganyra</i> Billberg, 1820, <i>Glutophrissa</i> Butler, 1887
Bulbous (bulb)		X moderate, similar to Y Y moderate, similar to X Low z	$X \approx Y \approx Z > 0$	Aporiina

\* := presence of reminiscent ribs

Figura I.78. Tabulación y esquemas estructurales para una clasificación general de las proyecciones perimicropilares en distintos grupos de la familia Pieridae. Las formas se analizaron en tres componentes espaciales, para facilitar su estudio, clasificación y reconocimiento de posibles secuencias y tendencias de transformación. Nótese que es una tabulación compleja, que involucra términos especializados, esquemas, fórmulas y nombres de géneros. Tomado de Nieves-Urbe *et al.* (2021b: 308).

### **I.2.2.9. Interpretación de secuencias de formas como posibles tendencias evolutivas**

En biología, es importante distinguir entre los términos *secuencia* y *tendencia*, pues solo el segundo tiene dimensión temporal, direccionalidad y sentido procesual como transformación. Las secuencias referidas, en tanto ordenamientos lineales de estructuras según su proximidad o grado de similitud, no implican direccionalidad en uno u otro sentido. Para ello se requiere interpretarlos en el marco de la sistemática filogenética sensu Hennig (1965, 1966), *i.e.* un criterio de polarización de estados de caracteres, que permita distinguir —en sucesión— los menos derivados o *plesiomórficos*, de los más derivados o *apomórficos*. (ver sección II.1).

Existen diversas estrategias de polarización, *e.g.* uso de grupo externo, o correlación con caracteres ya polarizados; Llorente Bousquets y cols. han utilizado ambas. La caracterización de rasgos, *i.e.* su transformación en caracteres, permite concebirlos como homólogos especiales *sensu* Owen (1846). Su polarización permite concebirlos como homólogos transformacionales, cuya distribución puede explicarse mediante hipótesis de homogenia u homoplasia *sensu* Lankester (1870), según si apelan a la Teoría de descendencia con modificación o a teorías causales *ad hoc* (Fitzhugh 2006; ver sección II.1.2). De este modo, la polarización de caracteres exocorionicos permite transitar, de una primera clasificación morfológica y descriptiva, basada solo en similitud, hacia una posible clasificación filogenética y explicativa, fundamentada en la genealogía. La interpretación filogenética de caracteres exocoriónicos depende de que sus estados derivados sean entendidos como novedades evolutivas, y posible evidencia empírica de relaciones de ancestría común exclusiva entre grupos hermanos; *i.e.* como *sinapomorfías*.

En sus publicaciones, Llorente-Bousquets y cols. comparan sus resultados en morfología exocoriónica con clasificaciones filogenéticas obtenidas de la literatura. En ocasiones (Nieves-Uribe *et al.* 2015: 636, 2019: 97), los autores han superpuesto sus quirografías exocoriónicas con árboles (fenogramas, cladogramas, árboles filogenéticos y de genes) tomados de la literatura, como recurso pictórico adicional para apoyar sus afirmaciones en el apartado textual (Fig. I.79). El resultado de esas comparaciones, suelen ser afirmaciones sobre el grado de ‘apoyo’ que sus estudios exocoriónicos dan a diversas propuestas clasificatorias, sin necesariamente ofrecer una clasificación propia. De este modo, mediante la aportación del sistema de caracteres exocoriónicos, polarizables y comparables con otros sistemas de caracteres, los autores defienden el valor de sus estudios exocoriónicos en sistemática filogenética.<sup>40</sup>

---

<sup>40</sup> Dicen Nieves-Uribe *et al.* (2015: 637–39, 41):

La comparación tanto de los huevos de Biblidinae estudiados físicamente como provenientes de la literatura (Láms. 5-15, Cuadro 1), nos permite contrastar el conocimiento de las clasificaciones propuestas hasta ahora para la subfamilia (Cuadro 2), dando como resultado la carencia de apoyo a gran parte de las hipótesis y se favorece a la

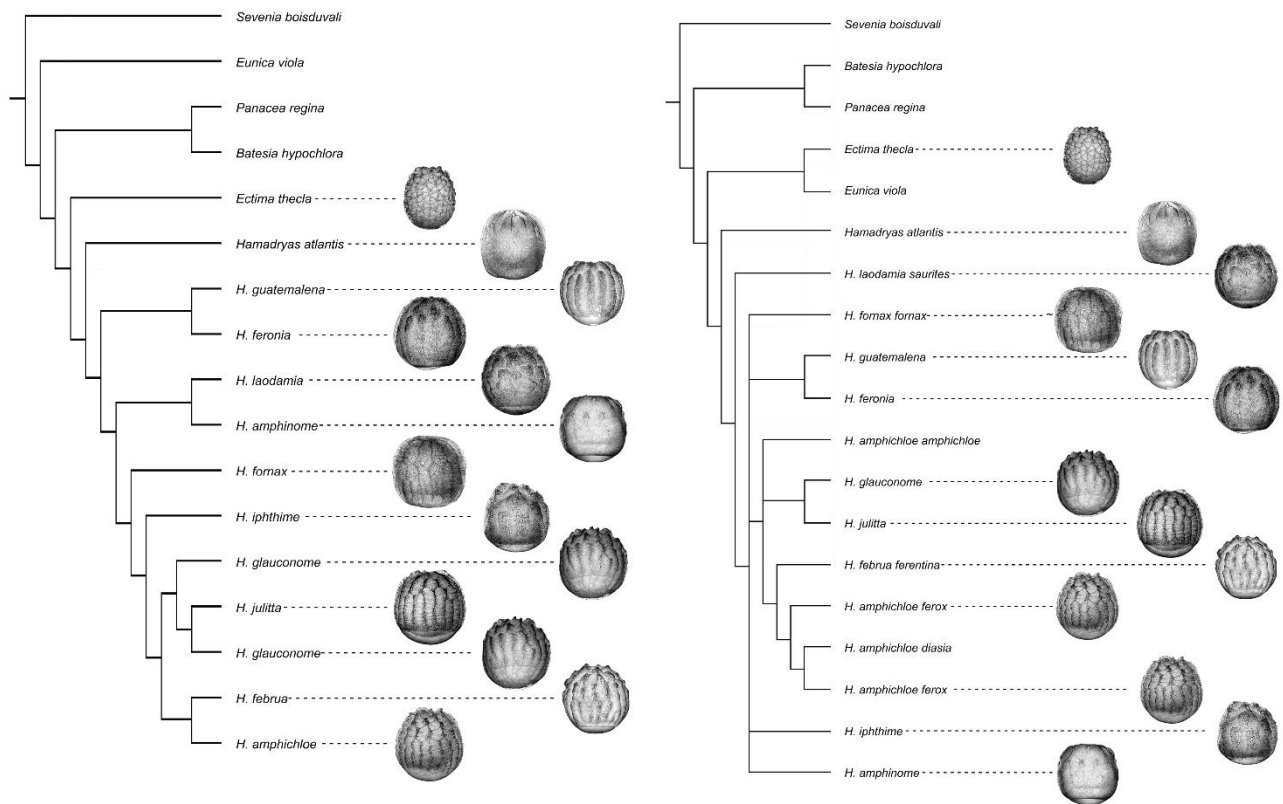


Figura I.79. Superposición de quirografías exocoriónicas con árboles extraídos de la literatura y obtenidos con otros sistemas de caracteres, en el género *Hamadryas*. La comparación se realizó con cuatro propuestas filogenéticas: Murillo-Hiller (2012), Garzón-Orduña (2012), y Garzón-Orduña *et al.* (2013, 2018); aquí solo se presentan dos de ellas. Se reportó mayor afinidad con la clasificación de Garzón-Orduña (2012). Modificado de Nieves-Urbe *et al.* (2019: 96, 97).

más cercana a la morfología coriónica obtenida, que es el checklist de Lamas (2004), que presenta en orden filogenético las tribus y subtribus. [...] Si se comparan los resultados de nuestro estudio con el dendrograma 1 (Lám. 16; Cuadro 2) que corresponde a Müller (1886), a pesar de ser una reconstrucción que se realizó hace más de un siglo, concuerda con nuestros datos. [...] La clasificación de Clark (1947, 1948) (Lám. 16, Fig. 2) no la apoyamos debido a que Biblidinae (sensu Lamas 2004) queda como un grupo parafilético [...] La clasificación de Harvey (1991) sigue en parte a Müller, salvo modificaciones en nombres y niveles de clasificación (Lám. 17, Fig. 3). [...] Wahlberg *et al.* (2003) realizaron un análisis con tres secuencias génicas (COI, wingless y EF-1 $\alpha$ ) y sus resultados no concuerdan con los que obtuvimos (Lám. 18, Fig. 5). [...] Las comparaciones entre los caracteres coriónicos con las clasificaciones prueban que es posible su empleo para contrastar o comparar distintos sistemas de caracteres e inclusive considerarse como un nuevo sistema de caracteres



En principio, se piensa que dicho ‘apoyo’ ocurre en la medida en que los resultados de los estudios exocoriónicos concurren con los de otros sistemas de caracteres propuestos para el grupo abordado (*e.g.*, caracteres genéticos, ecológicos o etológicos) y permitan la realización de ‘predicciones’ exitosas.<sup>41</sup> Esto parece problemático, pues la noción simple de ‘robustez’ clasificatoria, referida a clasificaciones que no cambian con la adición de nuevos caracteres, es infundada (Fitzhugh 2006; ver sección II.1.3.1.3). En principio, un *árbol* es solo un recurso de representación diagramática: un grafo acíclico, no necesariamente enraizado, cuyas partes (nodos y ramas) denotan relaciones entre entidades (Wiley & Lieberman 2011). Los árboles que aparecen en la literatura cladística, denotan relaciones de proximidad relativa y maximalmente jerárquica entre especies, obtenidas a partir de la distribución de caracteres tabulados y con recurso a alguna teoría científica, o mediante herramientas computacionales para el análisis de datos. El que un árbol cualquiera pueda interpretarse como un *cladograma*, en tanto representación diagramática de posibles relaciones filogenéticas, debe ser tamizado mediante una metodología rigurosa. Llorente-Bousquets y cols. han sido precavidos en la exposición de sus resultados, al notar la necesidad de más y mejores estudios al determinar la filogenia de especies según el sistema de caracteres exocoriónicos. No obstante, sus técnicas *sui generis* de representación cobran relevancia filogenética, precisamente al esquematizar secuencias y posibles tendencias entre caracteres exocoriónicos. Las secuencias son producto directo de sus técnicas de representación pictórica del exocorion.

---

<sup>41</sup> Dicen Nieves-Urbe *et al* (2019a: 95, 98, 99)

A comparison of the distribution of chorionic characters of species of *Hamadryas* with previous classifications shows that it is possible to contrast, compare, or complement different character systems or consider a new system that is a product of the ovarian epithelium of females. This makes possible the recognition of generic characteristics, subgroups of species, and those that could be plesiomorphic and apomorphic and that subsequent morphological studies of the eggs (ontogeny) could test. Based on this information, we can predict chorionic characters in species not yet studied. [...] Our observations of chorion show support for the morphology-based phylogeny of Garzón-Orduña (2012). [...] However, she does not propose characters that diagnose all the species in the [*februa*] group. The characteristics of the chorion, although not as marked as in the *februa* group, show differences concerning the other groups, either in the arrangement of the polygonal cells and their size or at the edges of the knolls (Table 2).

En su sentido usual, hacer una *predicción* es decir cómo serán eventos que aún no ocurren; se habla del futuro. En este contexto, ‘predicción’ quiere decir más bien *retrodicción*: decir cómo tendrían que haber sido las cosas antes, para explicar su estado actual; se habla del pasado. En ambos casos, se hacen inferencias sobre lo que no vemos (pasado/futuro), a partir de lo que vemos (presente).

Según Rieppel (2016), Hennig retomó la distinción neo-kantiana de Windelband y afirmó que toda ciencia incorpora componentes nomotéticos e ideográficos. En principio, la búsqueda de predicciones exitosas es más relevante para las ciencias nomotéticas, que buscan leyes naturales y causales; mientras que la retrodicción es más relevante para las ciencias ideográficas, que investigan eventos históricos individuales. Si bien pueden buscarse leyes de especiación, las relaciones filogenéticas, representadas en cladogramas, son retrodicciones: distribuciones particulares de caracteres observados, explicadas por hipotéticos eventos de especiación ocurridos en el pasado. Sin embargo, también pueden hacerse predicciones filogenéticas en sentido teórico. No se predice el futuro evolutivo de las especies, sino que en la teoría seguirán tales o cuales hallazgos; *e.g.* se estudian los huevos de un grupo de mariposas, se encuentra que tienen ciertos caracteres, y se predice que los huevos aún no estudiados de un grupo cercano tendrán caracteres similares.

### **I.2.2.10. Técnicas de representación exocoriónica: resumen y diagramas de flujo**

Conviene contar con guías resumidas de los procesos recién descritos, para facilitar su discusión filosófica —principalmente epistemológica— en la segunda sección (II) del estudio. Dicha discusión se centrará en analizar las imágenes exocoriónicas como herramientas no verbales de exploración conceptual en sistemática filogenética de Papilionoidea. En particular, se mostrará como sus métodos estandarizados de producción actualizan *virtudes epistémicas*, demarcadoras de científicidad. *Grosso modo*, el proceso de construcción de imágenes exocoriónicas y cómo éstas inciden en el desarrollo de la investigación filogenética, se resume a continuación y puede visualizarse a través de un diagrama de flujo (Fig. I.80).

- 1) *Material biológico*. Recolecta de ejemplares en campo. Disecciones de los huevos desde el abdomen a las ovariolas. Limpieza y tinción de los huevos en solución de azul de metileno, para su inspección en microscopio estereoscópico; o tratamiento con técnicas estándar de series de alcoholes y glutaraldehído hacia baño de oro, para su escaneo a través el MEB.
- 2) *Fotomicrografías*. Obtención de un primer conjunto de fotomicrografías de huevos teñidos, al menos en vistas lateral, apical y basal, con enfoque selectivo para los planos pertinentes.
- 3) *Stacking manual*. Elaboración de una sola imagen digital coherente para cada vista, enfocada en todos los planos a la vez y con corrección de aberraciones por transparencia de estructuras.
- 4) *Pulimiento visual*. Primera eliminación de ruido visual (fondo, burbujas, restos de ovariola, suciedad, etc.) y ecualización de la imagen, para la obtención de una base limpia.
- 5) *Desaturación*. Obtención de imágenes monocromáticas a partir de las anteriores, por desaturación digital selectiva en distintos canales de color, para realzar estructuras exocoriónicas.
- 6) *Quirografías realistas*. Elaboración de un primer conjunto de quirografías descriptivo-realistas a lápiz, a partir de las bases fotográficas. Escaneo digital, segunda limpieza y ecualización de las mismas. El resultado es un conjunto de imágenes intermedias entre fotos retocadas y dibujos hechos a mano, que rescata y enfatiza toda la información relevante de las fotografías, a la vez que elimina el ruido visual restante y resuelve ambigüedades estructurales aparentes.
- 7) *Cotejo con tabulaciones*. Comparación del conjunto de quirografías realistas con las observaciones, conteos y tabulaciones de estructuras realizadas a partir de la muestra completa. Realización de las correcciones pertinentes, para que los ejemplares representados reflejen mejor los invariantes o límites de variación de la muestra.

- 8) *Terminología*. Propuesta de un primer vocabulario, terminología, conceptos básicos y marco teórico general para la descripción de los huevos, mediante la inspección, depuración y discusión colectiva del conjunto de quirografías descriptivo-realistas. Consulta de trabajos clásicos, glosarios y diccionarios básicos de entomología. Formulación de un glosario ilustrado en cada familia o tipo exocoriónico.
- 9) *Esquemas letrados*. Elaboración de un conjunto provisional de representaciones esquemáticas, compuesto de idealizaciones geométricas acompañadas de texto. Mediante estos esquemas letrados, rasgos salientes o conspicuos de la arquitectura exocoriónica devienen candidatos a caracteres diagnósticos, según su distribución en organismos, especies y grupos supraespecíficos.
- 10) *Complementos visuales*. Obtención de imágenes complementarias a partir del MEB, con énfasis en microestructura exocoriónica de varias escalas. Comparación entre las imágenes obtenidas por tinción y mediante el MEB, para la realización de un conjunto unificado y coherente de esquemas.
- 11) *Secuencias estructurales*. Composición de secuencias estructurales y posibles series de transformación, mediante el ordenamiento por proximidad de estados de caracteres, según sus distintos grados de similitud registrados en las imágenes. Propuestas de polarización de las mismas, mediante la atribución de posible significado transformacional y evolutivo.
- 12) *Esquemas secuenciales*. Elaboración de un conjunto de esquemas complementarios, que ostente las secuencias encontradas en los sistemas de caracteres propuestos, así como la posible inclusión de cladogramas retomados de la literatura (hipótesis publicadas), para facilitar la comunicación de resultados.
- 13) *Discusión*. Comparación de resultados obtenidos en morfología exocoriónica con propuestas clasificatorias en literatura de sistemática filogenética, obtenidas mediante otros sistemas de caracteres. Discusión colectiva para refinar la terminología y el material gráfico, con señalizaciones de estructuras o de las secciones a destacar en las láminas.

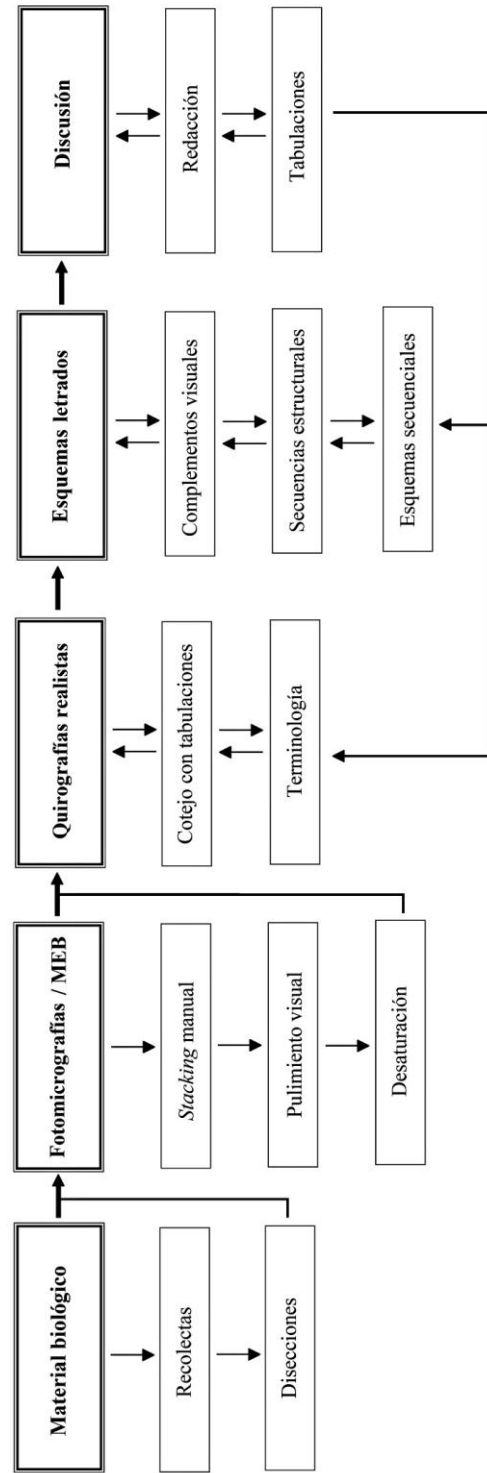


Figura I.80. Diagrama de flujo del proceso de elaboración de imágenes, según la propuesta de estudios exocoriónicos de Lorente-Bousquets y cols.

Los puntos 2–13 del listado anterior pueden resumirse como sigue: las fotografías por tinción e imágenes del MEB son tratadas para ser quirografiadas en un estilo descriptivo-realista; las quirografías descriptivo-realistas son discutidas, corregidas y transformadas en esquemas letrados; los esquemas letrados son discutidos y refinados; el conjunto de imágenes exooriónicas finales, cladogramas y tabulaciones, sirven como base para una propuesta de clasificación morfológica y contrastable con hipótesis filogenéticas. Este proceso generalizado puede visualizarse mediante un segundo diagrama de flujo (Fig. I.81).

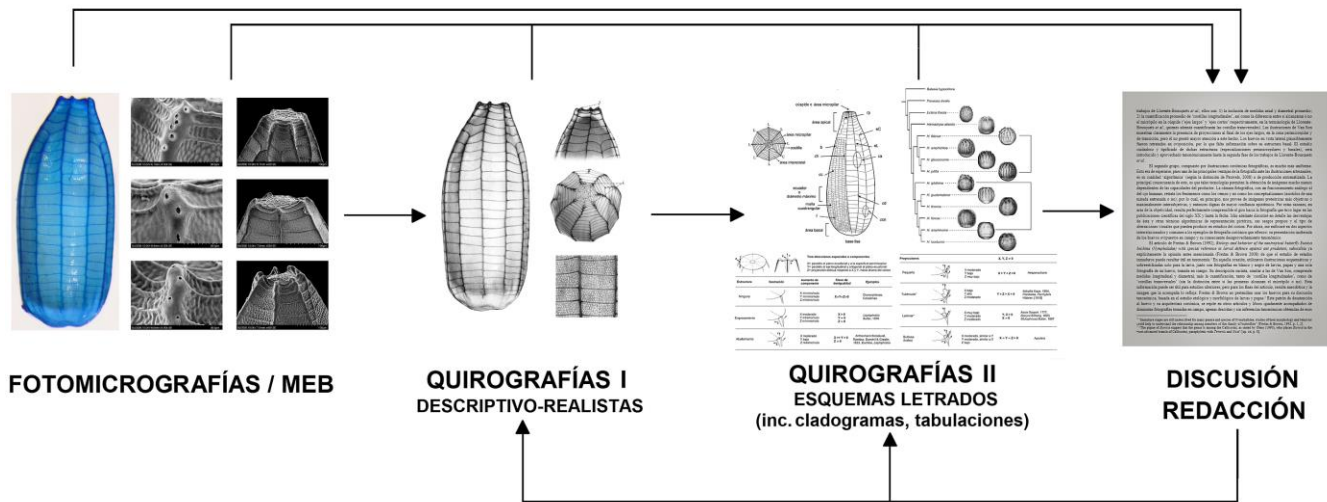


Figura I.81. Diagrama de flujo de producción y uso de imágenes en la propuesta de estudios exocoriónicos de Llorente-Bousquets y cols.

La contribución epistémica de esta imágenes ocurre, *grosso modo*, en seis pasos: 1) obtención, selección y preparación de material biológico (exocoriones de huevos maduros en abdómenes); 2) elección de la(s) técnica(s) de representación más adecuada(s) para el fenómeno estudiado, según permitan producir imágenes a partir del uso de dispositivos; 3) una primera abstracción descriptivo-realista de los fenómenos, que maximice la información relevante, a la vez que minimice el ruido cognitivo; 4) una segunda conceptualización visual y geométrica de los fenómenos, como idealización esquemático-estructural de las abstracciones anteriores; 5) revisión de la correspondencia verbal-tabular-visual en el levantamiento de un sistema de caracteres, adecuado para un estudio taxonómico; 6) comparaciones con resultados en sistemática filogenética tomados de la literatura, de acuerdo con la progresión (interpretada) de los distintos elementos de las imágenes como posibles estados de caracteres exocoriónicos.



### I.3. Conclusiones de la sección I

En esta primera sección, se realizó una descripción exhaustiva del caso de práctica científica que motiva el presente estudio en filosofía de la ciencia: uso de caracteres del exocorion en morfología y sistemática filogenética de Lepidoptera, según la propuesta de Llorente-Bousquets y cols. Se presentaron sus principales antecedentes en la literatura, desarrollo histórico y técnicas estandarizadas actuales de producción, resumidas en dos diagramas de flujo.

En la sección I.1, se ofreció un estudio histórico-crítico sobre representación pictórica de exocoriones de Lepidoptera en tratados entomológicos de autores prelinneanos selectos, enfocado en su concepción progresiva como sistema de caracteres, según la ‘lógica de ejemplares’ (*sensu* Neri 2011). Luego, se refirió y comentó una selección de antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente-Bousquets y cols., organizados según sus estilos asociados de producción, para comparar y discutir sus técnicas y aportaciones en estudios exocoriónicos de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). Como resultados destacados:

- i) 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.
- ii) Se evidenció la intervención de múltiples agentes en la producción de imágenes entomológicas mediante sus técnicas respectivas, conforme a un principio de división del trabajo.
- iii) Se enfatizó la necesidad de una relación especial y complementaria entre texto e imágenes en tratados entomológicos. Se propuso que las imágenes, con independencia de su valor estético, deben supeditarse al cumplimiento de ‘virtudes epistémicas’ para poseer valor científico.
- iv) Se mostró cómo la introducción de tecnologías y dispositivos novedosos, potenciadores de capacidades observacionales y representacionales, ha llevado a estudios morfológicos exocoriónicos cada vez más profundos en escalas y detalles, que han mejorado el inventario y sistematización de tales caracteres.
- v) Se mostró la existencia de tres estilos de representación exocoriónica en literatura científica de Lepidoptera, descritos según el orden de aparición de sus tecnologías asociadas: quirografías, fotografías e imágenes obtenidas a través del microscopio electrónico de barrido (MEB).
- vi) Se enfatizó cómo, en numerosas ocasiones, rasgos visibles en representaciones algorítmicas (*i.e.* fotografía, MEB) no devienen caracteres diagnósticos debido a una descripción y conceptualización insuficientes.

vii) Se evidenció una preferencia generalizada por las quirografías, descriptivo-realistas o esquemático-estructurales, en la visualización y comunicación eficientes de caracteres diagnósticos presentes en distintos estadios, *e.g.* segmentos abdominales de orugas o venación alar en imagos.

viii) Se propuso la existencia de un problema generalizado de desequilibrio entre contenidos pictóricos y verbales; en particular, la ausencia relativa de ‘representaciones puente’ entre los mismos, *e.g.* esquemas letrados, glosarios y tabulaciones.

En la sección I.2, se realizó una descripción exhaustiva y revisión detallada de la propuesta actual de Llorente-Bousquets y colaboradores en estudios exocoriónicos de Papilionoidea. Se expusieron sus antecedentes directos principales, así como su desarrollo histórico interno; luego, se describieron en detalle sus técnicas actuales y estandarizadas de producción y estudio de imágenes exocoriónicas. Mediante casos selectos, se evidenciaron las particularidades, problemas, soluciones y aportaciones teóricas obtenidas durante la producción y estudio de imágenes exocoriónicas de cada estilo; *e.g.* descubrimiento de la microrretícula a través de su quirografado y reparación quirográfica de ejemplares e imágenes algorítmicas deficientes, obtenidas por fotomicrografía o con el MEB. Se concluyó con dos diagramas de flujo que resumen estos procesos generativos y funciones inferenciales de las imágenes exocoriónicas, a lo largo del proyecto de investigación en morfología y sistemática en que se sitúan.

Esta primera sección constituyó la parte descriptiva del estudio de caso; la parte evaluativa, de discusión filosófica, ocupa la segunda sección. En ésta, se responderá la pregunta epistemológica principal del estudio: *¿qué da científicidad a las imágenes exocoriónicas sui generis de Llorente Bousquets y colaboradores?* Para ello, se ofrecerán marcos teóricos que permitan entender y evaluar dichas imágenes como herramientas epistémicas, *i.e.* generadoras y transmisoras de conocimiento científico.

## II. Imágenes exocoriónicas y científicidad

En esta segunda sección, se presenta una discusión epistemológica del estudio de caso, cuya parte descriptiva ocupó la primera sección. Se ofrece un marco teórico para entender las imágenes exocoriónicas como herramientas epistémicas, *i.e.* generadoras y transmisoras de conocimiento científico. Para ello, se analizarán según: 1) su utilidad particular en sistemática filogenética de Papilionoidea; 2) su función básica de representar un sistema de caracteres morfológicos; 3) los estilos de representación exocoriónica presentes en la literatura; 4) la distinción entre funciones (estrecha y amplia) y dimensiones (epistémica y ergonómica) de las representaciones, y 5) virtudes epistémicas atribuibles a imágenes de estilos distintos (fidelidad con la naturaleza, objetividad mecánica, objetividad estructural y juicio entrenado). Estos elementos permitirán evaluar la científicidad de las imágenes exocoriónicas *sui generis* producidas por Llorente-Bousquets y cols., así como la propuesta de un modelo epistemológico general para el estudio y evaluación de imágenes científicas.

### II.1. Concepción filogenética de la propuesta de Llorente-Bousquets y colaboradores

Quizá el problema filosófico central en la propuesta taxonómica de Llorente-Bousquets y cols., es cómo los caracteres exocoriónicos permiten demarcar especies y otros grupos biológicos. Este problema puede plantearse para la sistemática en general, *i.e.* cómo es que clasificaciones de partes de organismos individuales pueden extenderse a clasificaciones de totalidades orgánicas, específicas y supraespecíficas. La clave para responder esta pregunta, es el concepto de *homología* (Owen 1843, 1846) y su transformación histórica en los conceptos de *homogenia* y *homoplasia* (Lankester 1870).<sup>42</sup> El objetivo de esta primera subsección, es mostrar cómo los caracteres exocoriónicos funcionan como homólogos transformacionales y posibilitan explicaciones homogénicas u homoplásticas.

---

<sup>42</sup> Owen (1843: 379) definió *homólogos* como el mismo órgano en dos o más organismos, independientemente de sus variaciones de forma y función. Este concepto imperó en la morfología idealista, desde su demarcación disciplinaria por Gegenbaur (1878), hasta su transformación conceptual post-darwiniana por influencia de Haeckel (Laubichler 2014, Rieppel 2016). Desde entonces, la *homología*, entendida como una teoría explicativa de la existencia de homólogos, adquirió dos sentidos: 1) *ontogenética*, por desarrollarse a partir de un mismo *anlage* o primordio; 2) *filogenética*, por herencia a partir de un ancestro común. Lankester (1870) hizo notar que, en ocasiones, caracteres aparentemente homólogos pueden haberse heredado de ancestros diferentes. Propuso entonces llamar *homógenos* a los homólogos de origen común, y *homoplastos* a los de orígenes distintos. La definición original de *homoplasia* es por negación o complemento, *i.e.* homología no-homogénica; los homoplastos son órganos muy parecidos, al haber sido moldeadas por fuerzas ambientales similares, pero que evolucionaron y se obtuvieron de manera independiente. La distinción entre homogenia y homoplasia es fundamental para la terminología y conceptos hennigianos que serán definidos y discutidos a lo largo de la sección II.1.

### II.1.1. Relaciones filogenéticas como fundamento científico para la sistemática

La línea de trabajo de Llorente Bousquets y cols. se inscribe en la concepción filogenética de la sistemática *sensu* Hennig (1965, 1966). Haeckel (1866:22–30) introdujo el término *Morphogenie* para referirse al uso post-darwiniano del término *evolution*, traducido al alemán como *Entwicklungsgeschichte* (historia del desarrollo); al cual desambigüó mediante la introducción de otros dos neologismos: 1) *Ontogenie*, *i.e.* *Entwicklungsgeschichte* individual o desarrollo orgánico, estudiado por la *Embryologie*; 2) *Phylogenie*, *i.e.* *Entwicklungsgeschichte* colectiva o descendencia con modificación, estudiada por la *Paleontologie*. Estudios histórico-filosóficos como los de Rieppel (2014, 2016), muestran que la llamada ‘revolución hennigiana’ puede considerarse el punto culminante de una historia que comenzó con el término *filogenia*, cuyos motores principales fueron: i) la búsqueda de un fundamento científico para la sistemática; ii) su concepción como sistema general de referencia para toda la biología.<sup>43</sup> Hennig alcanzó estos objetivos a través de una síntesis teórico-metodológica compleja, al abreviar de ideas provenientes de tradiciones encontradas (*e.g.* organicismo e idealismo morfológico alemanes; filogenética haeckeliana; física de partículas; lógica matemática; positivismo lógico), mediante una clarificación terminológica, lógica, ontológica y epistemológica de sus objetos de estudio. Las ideas fundamentales de su teoría son: i) el sistema natural de clasificación es aquel basado, estrictamente, en relaciones filogenéticas; ii) la monofilia es el único fundamento correcto en la formación de grupos naturales; iii) el grado de relación filogenética, entre especies y grupos monofiléticos, es la antigüedad relativa de su ancestro común exclusivo; iv) los grupos monofiléticos son diagnosticables por la presencia de sinapomorfías.

*Grosso modo*, los organismos, especies y grupos supraespecíficos pueden identificarse unos con otros por la posesión de caracteres homólogos; las explicaciones de la presencia de homólogos pueden ser homogénicas u homoplásticas, y diagramarse a través de *cladogramas* (Fitzhugh 2006). La sistemática filogenética hennigiana a veces es llamada ‘cladismo de proceso’, en oposición al subsecuente ‘cladismo (transformado o) de patrón’ (Beatty 1982), basado en la obra programática de Nelson & Platnick (1981) y con adiciones de Patterson (1982). Escuelas distintas en sistemática y cladística conciben e interpretan de manera distinta los caracteres homólogos y la homología. En la ontología y terminología original de

---

<sup>43</sup> Dice Krumbach (1919: 970; citado en Rieppel 2016: xvi, xvii, 50):

With Ernst Haeckel, we have arrived at a biologist who can rightly be called the first true phylogenetic systematist, one, however, who was notorious for his blending of strict empiricism with an organicist motivated nature mysticism. [...] Haeckel was recognized as the first author to have stipulated that animal classification has to be strictly genealogically structured[.]

Hennig, se introdujo el concepto de *semaforonte* para estabilizar los caracteres bajo estudio, e interconectar las inferencias sobre los mismos con inferencias sobre organismos, especies y grupos monofiléticos, concebidos como individuos históricos de complejidad creciente (Rieppel 2016). Entendido adecuadamente, el semaforonte desacopla el estudio de caracteres del pensamiento ‘tipológico’ (e.g. morfología idealista; fenética), así como de conceptos históricos o contemporáneos de especie como clase (e.g. clases naturales de Kripke 1972, Putnam 1973; clases *cluster* de Beckner 1959, Boyd 1999), para anclarlo a la ontología estrictamente individualista y procesual de la sistemática filogenética.<sup>44</sup>

Pese a su enorme importancia teórica original, hoy día el concepto de semaforonte está en desuso casi total en la literatura. Esto parece deberse a la neutralidad ontológica de buena parte de la filogenética contemporánea, con su tendencia hacia la instrumentalización a través del uso de algoritmos computacionales en el análisis de caracteres, sin referencia *a priori* a principios teóricos adicionales (Rieppel 2007, 2014, Fitzhugh 2006). La sistemática filogenética se ha especializado y diversificado desde sus orígenes; por lo cual, la evaluación de una propuesta taxonómica que se presente como ‘filogenética’ requiere de una defensa teórica y metodológica rigurosa. En la presente sección se exponen los fundamentos teóricos y conceptos clave de sistemática filogenética hennigiana, para luego mostrar cómo operan en los estudios exocoriónicos de Llorente-Bousquets y cols.

---

<sup>44</sup> Dice Rieppel (2016):

There is therefore, Hennig concluded, no principled distinction any more to be drawn between a "thing" and an "event". Organic form at any stage of development, or of a life cycle, is thus a cross section through a flow of events. On a strong reading of process philosophy, "there is no holding nature still and looking at it." [...] The semaforont is the tool Hennig used to slice through the process that constitutes an organism in order to obtain an invariant part of it from which characters can be lifted. In order to ensure the objectivity of such character analysis, Hennig presented the semaforont as the R-part of the *Gignomen* that results from the observation of an organism. (Rieppel 2016: 310–311)

Una teoría es radicalmente ‘procesual’, no solo por involucrar procesos, sino por considerarlos ontológicamente anteriores a las entidades. Es decir, no existen entidades fundamentales a las que les ocurren procesos, sino que las entidades percibidas son solo fases relativamente estables o sobresalientes a lo largo de procesos fundamentales, descritos por leyes. Según Rieppel (2016: 303-321), una de las preocupaciones tempranas de Hennig (1950), en aras de alcanzar un grado de científicidad para la sistemática análogo al de la física, fue defender la realidad física de sus objetos de estudio. En tiempos de Hennig y debido al advenimiento de la mecánica cuántica de campos, la física había reducido las entidades a procesos. Como respuesta a ello y en concordancia con algunas de sus influencias filosóficas, Hennig replanteó sus principales entidades teóricas (*semaforontes*, *organismos*, *especies* y *grupos monofiléticos*) como fases estables a lo largo de procesos biológicos reales (*ontogenéticos*, *tocogenéticos* y *filogenéticos*, respectivamente). A lo largo de esta sección, se incluirán aclaraciones pertinentes sobre ontología, lógica y aspectos histórico-filosóficos de filogenética hennigiana.



### II.1.1.1. La labor central de la sistemática filogenética

Hennig (1965) comienza con la afirmación de que, desde al advenimiento de la teoría de la evolución (Darwin, 1859), una de las tareas de la biología ha sido investigar las *relaciones filogenéticas* entre especies. Al definir a las *especies* como comunidades reproductivas que ocurren en la naturaleza, afirma que nuevas especies se generan, de manera exclusiva, por el desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductivo dentro de una población; la cual se parte en dos poblaciones aisladas reproductivamente y forma un *clado*.<sup>45</sup> Define entonces el concepto de relación filogenética de la manera siguiente: “[una] especie B está más cercanamente relacionada con la especie C que con cualquier otra especie A, cuando B tiene al menos una especie ancestral originaria en común con la especie C, que no es la especie ancestral originaria de la especie A”.<sup>46</sup> Sentado este concepto relacional, el grado de relación filogenética entre especies es la antigüedad relativa de su ancestro común exclusivo. En uso metafórico de términos para estirpes intraespecíficas, se dice que cuando una especie ‘madre’ surca un proceso de especiación, da lugar a dos especies ‘hermanas’.<sup>47</sup> Esta noción suele generalizarse para clados conformados por varias especies, que son el grupo hermano de otro si comparten un ancestro común exclusivo (Fig. II.1). Sin embargo, *sensu stricto*, solo hay relaciones filogenéticas entre especies, surgidas en eventos de especiación. Las ‘relaciones filogenéticas’ entre grupos supraespecíficos, son solo una representación resumida de eventos de especiación anidados, sin un proceso biológico real asociado; *i.e.* aunque puede hablarse de relaciones

---

<sup>45</sup> En un inicio, Hennig (1965) consideró la idea de especiación estrictamente dicotómica como una afirmación ontológica, al concebir el proceso como la interrupción de relaciones reproductivas entre una subpoblación y el resto (ver Fig. II.1). Después, ante la controversia que esta idea generó en sus contemporáneos, redujo la idea a ser solo un requisito lógico-epistemológico (Rieppel 2014: 319–320). Aún hoy día, las politomías suelen considerarse incompleciones clasificatorias, a la espera de nueva información que permitirá su resolución en dicotomías anidadas. Sin embargo, también pueden ser indicativas de procesos biológicos reales; *e.g.* persistencia de especies ancestrales, eventos de especiación por hibridación o por vicarianza (especiación alopátrida Modo I *sensu* Wiley & Lieberman 2011: 43, 44).

En principio, la sistemática filogenética parece solo aplicar a especies sexuales; pero Hennig (1966:73) la extiende a especies asexuales, a través del concepto de monofilia (discutido más adelante). Por otro lado, eventos de especiación anagenética (*i.e.* por cambio filético o sustitución de una especie por otra, sin cladogénesis), están fuera del alcance del análisis hennigiano. Mayr (1981: 510, 514) acuñó los términos *cladismo* y *cladística*, para referirse de manera despectiva a esta infravaloración del cambio filético en la sistemática filogenética (Rieppel 2014: 285, Williams & Ebach 2014: 162). Willman y Meier (2000) interpretaron el concepto de especie de Hennig como una exacerbación del concepto biológico de Mayr: panmixia intraespecífica y aislamiento reproductivo total interespecífico, *i.e.* no se admite la existencia de un solo híbrido fértil; si lo hay, aún no se ha completado el proceso de especiación. De manera influyente, Wiley y Mayden (2000: 146) se refirieron a esto como concepto *hiperbiológico* de especie (Zachos 2016: 117). La incapacidad del método hennigiano de representar especiación filética, así como eventos de especiación por hibridación, comunes en plantas, son algunos problemas persistentes en sistemática filogenética.

<sup>46</sup> Dice Hennig: “definition of the concept, “phylogenetic relationship”: under such concept, species, B, is more nearly related to species, C, than to another species, A, when B has at least one ancestral species source in common with species C which is not the ancestral source of species A” (Hennig 1965: 97).

<sup>47</sup> La extinción de la especie madre en un evento de especiación, se conoce como *convención hennigiana* (Rieppel 2016, Zachos 2016). Aún es motivo de debate filosófico si esta extinción lo es en sentido ontológico, metodológico o solo nomenclatural. La discusión apropiada de este problema requiere una elucidación ontológica del concepto de monofilia.

filogenéticas entre grupos monofiléticos (definidos a continuación), a los que se asignen categorías linneanas supraspecíficas como ‘género’ o ‘familia’, no hay un proceso real de ‘generación’ o ‘familiarización’ asociado.

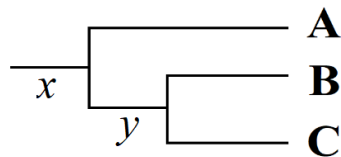


Fig. II.1 Esquema básico de relación filogenética. Es irreduciblemente ternaria, pues estipula la mayor proximidad relacional entre dos elementos {B, C} respecto a un tercero {A}. El grado de proximidad filogenética entre especies y clados, es la antigüedad relativa de su hipotético ancestro común exclusivo:  $y$  para {B,C},  $x$  para {A, {B, C}} (o bien,  $x$  para {A,  $y$ }, si  $x$  o  $y$  pudiesen ser identificados; pero el método no lo permite).

La labor central de la sistemática filogenética es, entonces, la búsqueda de *grupos hermanos*; *i.e.* la clasificación de especies conforme a sus relaciones filogenéticas de ancestría común relativa, como reconstrucción de su historia evolutiva.<sup>48</sup> Así, Hennig prescribe a la genealogía como el fundamento universal y correcto que debe regir a la sistemática, en oposición a la morfología idealista u otras alternativas, basadas en similitud de rasgos, caracteres, propiedades o atributos. Es decir, que el sistema natural de clasificación de organismos es aquel que representa la genealogía a través de su *filogenia*.<sup>49</sup>

Hennig advierte del peligro, malentendidos y errores que surgen de la identificación entre sistemas morfológicos y filogenéticos, debido a que el grado de parecido morfológico no siempre correponde con el grado de proximidad filogenética. En la concepción heredada de la morfología idealista de Owen (1843,

<sup>48</sup> La sistemática hennigiana es filogenética e histórica, por basarse en un criterio estricto de ancestría común relativa en la formación de grupos hermanos, surgidos en hipotéticos eventos reales de especiación. Hablar de 'grupos hermanos' implica la existencia en el pasado de un ancestro común exclusivo, o 'especie madre', para los mismos. El método de Hennig descrito a continuación (diagnosticar grupos monofiléticos por presencia de sinapomorfías) supone la existencia de especies ancestrales; pero no permite identificarlas: las oculta *a fortiori* en tanto ancestros, aún si fuesen parte de la clasificación.

<sup>49</sup> La historia de la filogenética, por primacía bautismal, comienza con la obra de Haeckel. Pero la idea de que la clasificación natural de los seres vivos debe incorporar genealogía y forma, pues cada forma proviene solo de cierto tipo de 'semilla', puede encontrarse en ideas de Epicuro (*ca.* 341–270 a.C.) compiladas por Lucrecio (1496 (1): 150–179), a través de lo que Wilkins (2009) llama la *concepción generativa* de especies. Papavero *et al.* (2001: 327) mostraron la existencia de un fundamento genealógico para la clasificación de organismos en la obra de Leibniz (1765), al explicar éste la perpetuación de formas esenciales a través de la reproducción, más bien que a través de un principio de división por similitud morfológica (*Fundamentum divisionis*). La idea de que el sistema natural y científico de clasificación debe ser genealógico, se encuentra de manera explícita en ideas de Ray (1686), Buffon (1749 a, b) y especialmente de Kant (1775):

The scholastic classification is made according to classes and orders animals according to similarities. The natural classification, however, is based on lines of descent and orders them according to relationships with respect to generation. The former accomplishes a scholastic system for the memory, the latter a natural system for the understanding; the former intends only to bring the creatures under titles, the latter to bring them under laws. [Kant, *On the Different Races of Man*, 1775] (citado en Wilkins 2009:86).

1846) y Gengebaur (1875, 1978), el concepto agrupador es un referente ideal formal o *arquetipo*, que corresponde con una estructura topológica invariante, o plan corporal (*Bauplan*) común a varios organismos.<sup>50</sup> En un sistema filogenético, el concepto agrupador es una hipotética comunidad reproductiva real (*i.e.* una especie), que en algún momento existió como ancestro común del grupo delimitado, con independencia de la mente humana que la reconoce y propone. Sin embargo, es evidente que el estudio de caracteres que podemos percibir y conceptualizar constituye la ruta empírica más común y asequible para inferir relaciones filogenéticas, explicadas por eventos de especiación que ocurrieron en un pasado distante e inaccesible. De acuerdo con Rieppel (2016), Gegenbaur reinterpretó el *Bauplan*, por influencia de Haeckel, como regido por los principios de correlación, en la homología, y de causación, en la filogenia; con lo cual, identificó al tipo formal de un grupo con su hipotético ancestro común.<sup>51</sup> Las estructuras exocoriónicas conforman un sistema de caracteres morfológicos, que Llorente-Bousquets y cols. defienden como posible indicador de relaciones filogenéticas. Pero la inferencia de un tipo a un ancestro común, de la correlación homológica a la causación filogenética, aún debe ser justificada. Es entonces necesario preguntar: ¿a condición de qué puede una clasificación morfológica recibir una interpretación filogenética? Más aún, ¿cómo se generan hipótesis filogenéticas?<sup>52</sup>

---

<sup>50</sup> Dice Rieppel (2016: 10): “The type as a universal principle [...] reveal[s] a continuous series of transformations from the most simple to the most complex”: this is classic idealistic morphology that can be traced back straight to Goethe [...] There is no real, historical, causally conditioned transformation of animal species here involved”. El autor presenta a Gegenbaur (1878) como el autor transicional entre la morfología idealista y filogenética, a través de su influencia mutua con Haeckel. Los objetos de estudio de la morfología idealista son los *tipos*; este objeto no es un ‘tipo de colección’, entidad concreta y soporte material de un nombre, sino un referente ideal y formal que sirve de fundamento para agrupar organismos. El tipo se abstrae a partir de invariantes estructurales, no funcionales, como límite y restricción para un cierto rango de variación morfológica serial. La ‘transformación’ o ‘modificación’ serial de órganos de que se habla bajo esta concepción, no lo es en sentido literal, procesual y concreto, sino solo metafórico: es el grado de diferencia respecto al tipo. Las *leyes de forma* obtenidas son principios topológico-estructurales, sobre la posición y conectividad de los órganos homólogos de un mismo tipo: “Laws of structure in comparative idealistic morphology are laws of coexistence of homologues, not laws of succession that link ancestral with descendant conditions of form” (*op. cit.* 11).

En matemáticas, la *topología* estudia el conjunto de propiedades invariantes bajo transformaciones continuas, con la continuidad definida en términos de conjuntos ‘abiertos’ (la topología de un espacio son los ‘abiertos’ del mismo; una función es continua si la pre-imagen de abiertos es abierta). En términos coloquiales, esto se refiere a las deformaciones que pueden hacerse a algo ‘sin romperlo’; transformaciones de este tipo son: la rotación, la translación y la multiplicación escalar (agrandar, encoger), pero no la reflexión. En el contexto de la morfología idealista, la estructura topológica se refiere a las relaciones de conectividad y de orden (*e.g.* levógiro o dextrógiro) que guardan entre sí las partes de un organismo; las cuales permiten identificar organismos entre sí, toda vez que se posean la misma estructura; *i.e.* que se pueda transformar el plan corporal de uno en el de otro ‘sin romperlos’.

<sup>51</sup> Dice Rieppel (*op. cit.* 27):

Homology is thus no longer understood as a mere correspondence relation, but is now interpreted as a causal relation indicative of common ancestry. Darwinism in Gegenbaur’s hands did not motivate studies of variation or adaptation, but simply provided a new theoretical, that is, explanatory foundation for the old research program, that is, classic (idealistic) comparative morphology—just as Darwin had predicted would be the case.

<sup>52</sup> Fitzhugh (2006), en particular, responde la segunda pregunta a través de un análisis lógico, que será retomado en profundidad más adelante (ver sección II.1.2).

### II.1.1.2. El semaforonte como unidad empírica del análisis filogenético

Pese a la definición anterior, la unidad de estudio empírico de la sistemática filogenética no es la especie, o siquiera el organismo individual, sino el *semaforonte* o ‘portador de carácter’. Por lo general, es cierta morfología ‘instantánea’ durante el desarrollo de un organismo, *i.e.* es una fase estable (sin cambios internos, ni en sus relaciones con otros organismos) dentro de un proceso ontogenético. El ejemplo hennigiano clásico es alguno de los estadios en el ciclo de vida de un insecto holometábolo, pero puede ser más corto;<sup>53</sup> al conjunto total de caracteres, en todos los semaforontes de un organismo, se denomina su *holomorfología*. El semaforonte es la unidad de trabajo y estudio empírico del filogenetista; pero la unidad teórica de relación filogenética es la especie: solo hay relaciones filogenéticas entre especies, que entonces forman clados o *grupos monofiléticos*. Por debajo, hay relaciones ontogenéticas, entre semaforontes de un mismo organismo, y relaciones tocogenéticas (*i.e.* reproductivas) entre organismos de una misma especie. ‘Especie’, como categoría, denota para Hennig maximalidad tocogenética: donde las relaciones tocogenéticas y reticulares entre organismos se interrumpen por completo, para dar lugar a relaciones filogenéticas y estrictamente jerárquicas entre especies nuevas. (Fig. II.2)

---

<sup>53</sup> El semaforonte no necesariamente es un estadio completo del ciclo de vida de un organismo, con metamorfosis o sin ella. Su duración en tiempo absoluto es irrelevante; lo importante es que los caracteres estudiados no cambien durante ese periodo y por ello se dice que es una morfología ‘instantánea’, *i.e.* sin subpartes de tiempo. En ese sentido, un semaforonte no es una parte espacial sino temporal de un organismo en tanto individuo histórico.

En el contexto del problema metafísico de la identidad individual a través del tiempo (Lewis 1986, Sider 2001, Pena-Martínez 2016), el concepto de holomorfología de Hennig muestra clara afinidad con el exdurantismo, al reconocer semaforontes como partes temporales e interconectadas causalmente, a través del proceso ontogenético que es un organismo. En sentido exdurantista, una semilla y el árbol en que se convierte son estadios temporales de una misma entidad tetradimensional, que se relacionan entre sí como contrapartes temporales, al guardar relaciones causales entre sí. Puesto que el mismo organismo persiste en la bellota y el árbol, como en el bebé y el adulto humano, o en los estadios de un insecto, tiene sentido referirnos a distintos semaforontes como el mismo organismo completo en distintos momentos.

El semaforonte realiza, al menos, dos trabajos conceptuales: 1) estabiliza los caracteres bajo estudio, a lo largo del proceso ontogenético que es un organismo; 2) conecta por sinécdoque las inferencias de la parte (temporal) hacia el todo (procesual), al ser el mismo organismo completo desde la perspectiva de alguna de sus partes, transformada conceptualmente en caracteres. Dada la invarianza intraespecífica de un carácter levantado correctamente (ver sección II.2.1), el semaforonte, como concepto puente, posibilita que estudiar caracteres en algunos organismos permita inferir relaciones entre especies. Así, la sistemática filogenética estudia caracteres en semaforontes, entre otros aspectos biológicos, para abducir relaciones filogenéticas entre especies, como hipótesis explicativas de los homólogos observados.

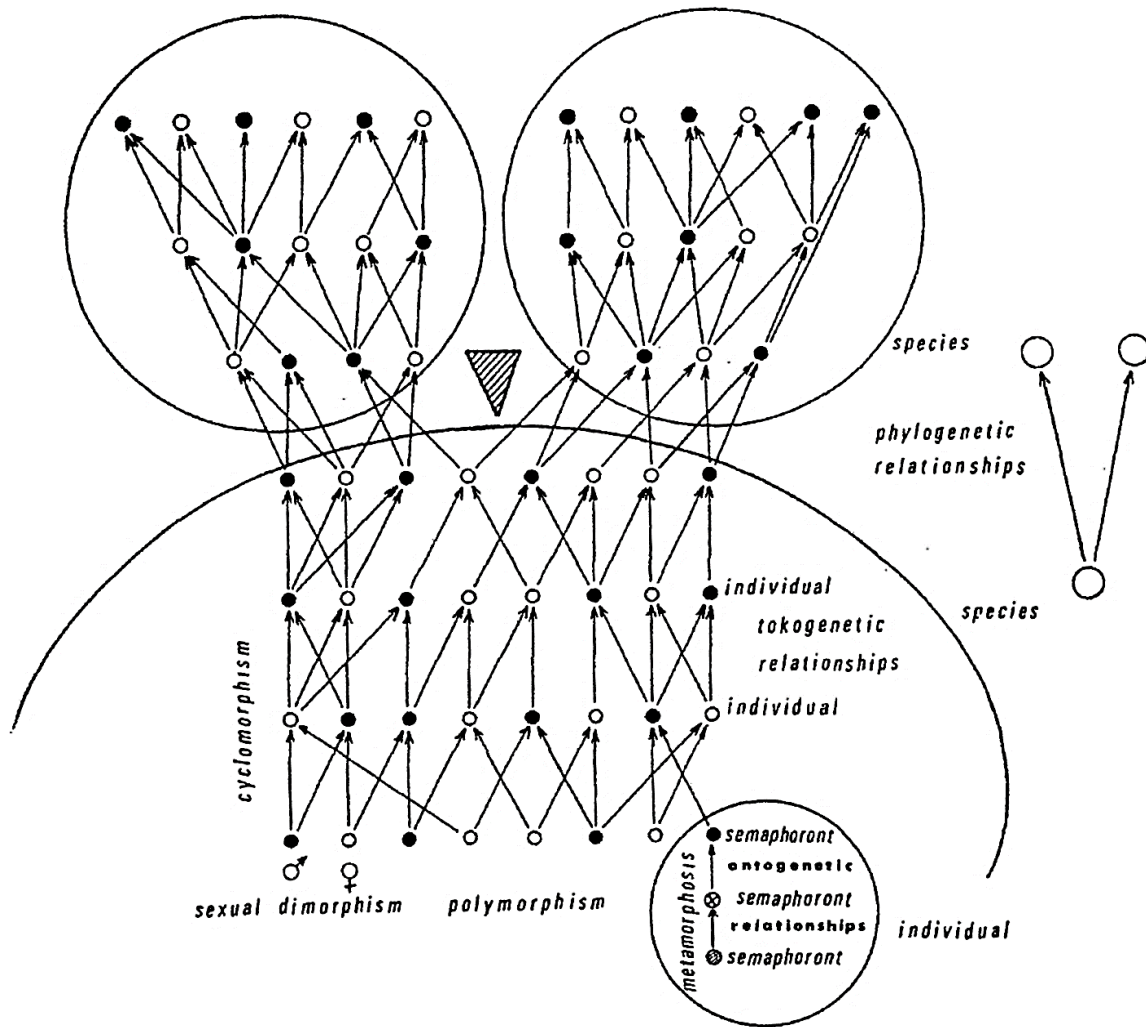


Fig. II.2. Diagrama tomado de Hennig (1966: 31), en que se ilustran las principales entidades y relaciones dentro de su teoría. Los semaforontes de un organismo poseen relaciones ontogenéticas; los organismos de una especie poseen relaciones tocogenéticas; las especies de un clado poseen relaciones filogenéticas. En sentido estricto, desde su ontología procesual, semaforontes, organismos, especies y grupos monofiléticos no son entidades, sino fases relativamente estables de procesos ontogenéticos, tocogenéticos y filogenéticos, respectivamente.

El imago, la oruga o la crisálida de una mariposa pueden fungir como semaforontes, al igual que el huevo. En principio, la investigación exocoriónica forma parte del estudio holomorfológico de organismos y especies en sistemática filogenética de Lepidoptera; sin embargo, las ideas de Llorente-Bousquets y cols., sobre cuál es el semaforonte bajo estudio, han cambiado a lo largo del tiempo. Actualmente, los autores consideran que los caracteres exocoriónicos forman parte del semaforonte imago hembra, al concebir el corion como rasgo complementario del aparato reproductor femenino, *i.e.* no como



parte del embrión en su interior, sino como un carácter transicional del estado maduro o imago; sin embargo, esta concepción del corion aún no es la práctica estándar en sistemática morfológica de insectos, que lo considera parte del huevo y así, del estudio de estados inmaduros (Flores-Gallardo *et al.* 2021).<sup>54</sup>

Llorente-Bousquets ha incursionado en la investigación de estructuras genitales especializadas en Lepidoptera (tanto masculinas como femeninas), tanto o más que en estudios del huevo. Sin embargo, según su definición, las especies constituyen comunidades de reproducción, no de parecido morfológico alguno. Hennig reconoce la importancia de estudios holomorfológicos para la demarcación de especies en la práctica, pero solo como criterio auxiliar en la labor central del filogenetista, que debe ser el descubrimiento y registro de las relaciones *hologenéticas* que existen entre los organismos, considerados en la compleja multi-dimensionalidad de sus relaciones biológicas.<sup>55</sup> Por lo tanto, persiste la pregunta por el criterio que permita dar una interpretación filogenética a caracteres morfológicos en semaforontes. La clave para ello está en el descubrimiento de *sinapomorfías*, como demarcadores de *grupos monofiléticos*.

### II.1.1.3. La monofilia como fundamento de la clasificación natural

Lo más importante en la investigación de relaciones filogenéticas, no es la simple magnitud de parecido o diferencia morfológica entre organismos, sino las conexiones entre los caracteres, convergentes o divergentes, respecto a sus condiciones ancestrales inmediatas. Dice Hennig: “Convergencia significa el parecido entre caracteres de distintas especies, que ha evolucionado a través del cambio independiente de condiciones ancestrales divergentes de dichos caracteres. Muestra cómo especies que diferían entre sí, son ancestros de especies que se volvieron similares entre sí”.<sup>56</sup> En otras palabras, la convergencia de

---

<sup>54</sup> Dicho de manera más precisa, el semaforonte bajo estudio es el imago hembra, viva o taxidermizada, que posea huevos maduros en sus ovarias. Una hembra que no ha producido huevos maduros, o que ya los perdió en oviposición, no constituye un ejemplar viable para los estudios exocoriónicos de Llorente-Bousquets y cols. El requisito de madurez de los huevos es necesario para estudios en curso sobre la ‘ontogenia’ del exocorion, entendida de modo *sui generis* por los autores como el desarrollo ordenado y secuencial de estructuras exocoriónicas (*i.e.* morfogenia *sensu lato*) en las ovarias del imago hembra (artículo en prep.).

<sup>55</sup> El principio teórico rector de la sistemática filogenética es que la ‘buena’ clasificación, natural y científica, es estrictamente genealógica. Pero determinar el grado de proximidad filogenética es un proceso complejo, que involucra morfología comparada (de distintos semaforontes, hacia la holomorfológica), biogeografía, ecología y paleontología. Las dos dimensiones del análisis filogenético, expresadas en la bidimensionalidad de un cladograma, son: tiempo y (variación/diversificación de) forma. La idea de ‘multidimensionalidad’ en estudios hologenéticos, se refiere a la consideración de distintos sistemas de caracteres en distintos semaforontes y otros aspectos biológicos (*e.g.* biogeografía, etología, ecología). El tiempo es la dimensión más importante, porque la clasificación se hace según las relaciones de grado de proximidad genealógica relativa entre grupos, y entonces según su orden de aparición en el tiempo a través de hipotéticos eventos de especiación (Hennig 1965, 1966).

<sup>56</sup> Dice Hennig (*op. cit.*, p. 103): "Convergence" means resemblance between the characters of different species which has evolved through the independent change of divergent earlier conditions of these characters. It shows how species which differed from one another are ancestors of species which have become similar to one another."

algunos caracteres lleva a agrupar por similitud especies que no provienen de un mismo ancestro común exclusivo, *i.e.* en este caso, la presencia de homólogos se explica por homoplasia *sensu* Lankester (1870).

La convergencia y otras formas de homoplasia (paralelismo, reversiones) son el problema principal a resolver en la investigación de relaciones filogenéticas. Hennig llama *polifiléticos* a los grupos obtenidos por convergencia; las otras dos posibilidades son denominadas grupos *parafiléticos* y *monofiléticos*, según si son delimitados a través de *simplesiomorfías* o *sinapomorfías*, respectivamente. Una plesiomorfía es un carácter (o estado de carácter) relativamente primitivo o anterior respecto a un proceso transformativo; una simplesiomorfía es una plesiomorfía compartida por dos o más especies. Una apomorfía es un carácter (o estado de carácter) derivado o novedoso respecto a un proceso transformativo; una *autapomorfía* es una apomorfía poseída por una única especie; una sinapomorfía es una apomorfía compartida por dos o más especies (Fig. II.3). Las simplesiomorfías, en tanto homólogos, pueden constituir caracteres apropiados para demarcar un clado de manera exclusiva; pero no exhaustiva, pues excluyen a especies descendientes de un mismo ancestro que hayan desarrollado apomorfías posteriores. Las sinapomorfías, por otro lado, permiten demarcar todas las especies de un clado y solo a ellas, de manera exclusiva y exhaustiva.

Las sinapomorfías son la herramienta empírica de diagnóstico de grupos monofiléticos. Pero no los definen ni explican: un grupo no es monofilético por tener sinapomorfías, sino que se hipotetiza que las tiene por ser monofilético; *i.e.* la monofilia es la causa hipotética de las sinapomorfías, no al revés. Al definir *grupo monofilético* como todos los descendientes de un ancestro común exclusivo y solo ellos, las sinapomorfías *sensu* Hennig devienen los únicos homógenos *sensu* Lankester (1870) asequibles, en tanto evidencia de homogenia.<sup>57</sup> La identificación de grupos monofiléticos, diagnosticados por sinapomorfías

---

<sup>57</sup> Dice Henni (1966: 73):

A monophyletic group is a group of species descended from a single ('stem') species, and which includes all species descendant from this stem species. Briefly, a monophyletic group comprises all descendants of a group of individuals that at their time belonged to a (potential) reproductive community, *i.e.* to a single species. This definition makes it possible to label as monophyletic even groups of animals that do not have bisexual reproduction if it can be shown to be probable that these groups descended from stem species with bisexual reproduction. [...] Another definition is: A monophyletic group is a group of species in which every species is more closely related to every other species than to any species that is classified outside the group. This definition contains the idea of 'kinship' [...] Unfortunately, the use of this concept in systematics is a source of endless confusion and controversy that is obstinate and superfluous.

Pese al esfuerzo clarificador de Hennig, aún hoy día la definición de monofilia es motivo de confusión y debate filosófico. La distinción teórica más importante es entre las nociones de grupo *monofilético*, que no incluye al ancestro común exclusivo, y *holofilético*, que lo incluye. La filogenética hennigiana se basa en grupos monofiléticos, con relaciones de hermandad (*kinship*) relativa entre especies y grupos. Si se buscaran grupos holofiléticos, todos los grupos obtenidos resultarían parafiléticos, pues el método no permite identificar al ancestro común, sino solo el grado de ancestría común relativa entre grupos.

y representados como clados en *cladogramas*, constituye la labor principal de una sistemática filogenética *bona fide* y de una clasificación natural. (Fig. II.3).

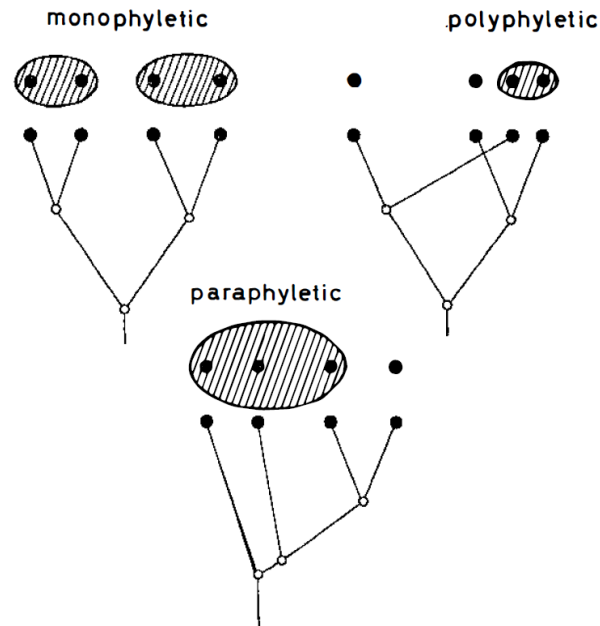


Figura II.3. Gráfico tomado de Hennig (1956), que ilustra las diferencias entre grupos monofilético (por sinapomorfías), polifilético (por convergencias) y parafilético (por simplesiomorfías). Solo el primero es relevante para la sistemática filogenética, en la demarcación de grupos naturales.

‘Cladograma’ es el término que sustituyó a *Strukturbild* (imagen de una estructura), el cual Hennig (1950) retomó de Carnap (1922; ver Rieppel 2016: 316). El cladograma *sensu* Hennig es una representación diagramática de relaciones de proximidad filogenética entre especies y grupos hermanos. Por principio hennigiano, un cladograma solo incluye grupos monofiléticos como clados, diagnosticados por sinapomorfías. ‘Naturalidad’ y ‘monofilia’ son sinónimos *salva veritate* para la sistemática filogenética: todos los grupos monofiléticos son naturales y solo ellos; en sentido lógico, las afirmaciones de monofilia y de naturalidad poseen equivalencia material: una es verdadera si y solo si la otra lo es. Las

---

La filogenética hennigiana no permite ni pretende obtener relaciones de ancestros y descendientes, sino de grupos hermanos. La ancestría común exclusiva es fundamental; pero los ancestros, fósiles o no, son indeterminables a través de su método. Esto no constituye un defecto de su teoría, sino un logro de elucidación conceptual. Hennig elucidó que las relaciones estudiadas entre caracteres homólogos no se traducen en relaciones ancestro-descendientes, como las adjudicadas por Haeckel y sus seguidores directos, sino solo en relaciones de grupo hermano: “Hennig realized that most ancestor—descendant sequences reconstructed by paleontologists correspond not to *Ahnenreihen*, but to *Stufenreihen sensu* Othenio Abel, that is, to character transformation series, not to series of ancestors and descendants” (Rieppel 2016: 320). Esto se apreciará de manera más clara a través del concepto hennigiano de *heterobotmia*, discutido más adelante.

sinapomorfías son la mejor evidencia disponible de monofilia, así que, por definición, son homogéneos. Los homoplastos, también por definición, no demarcan grupos monofiléticos, sino polifiléticos. Los homoplastos pueden figurar en un filograma (*i.e.* un cladograma con caracteres internodales que denotan cambio filético, sin cladogénesis), o como explicaciones implícitas, por homoplasia, de la ocurrencia de politomías (cladogénesis no dicotómica); pero no pueden ser los caracteres que agrupen un clado, que solo representan hipótesis de homogenia (*i.e.* ‘sinapomorfías homoplásticas’ es un sinsentido).

En síntesis, la sistemática filogenética hennigiana es la ciencia de la clasificación natural de especies (*QUÉ*) a través de la detección de sinapomorfías (*CÓMO*), pues son la mejor evidencia disponible de monofilia (*POR QUÉ*). La filogenética hennigiana es relacional y procesual, porque: i) las especies y grupos se delimitan, no por propiedades intrínsecas, sino a través de sus relaciones filogenéticas mutuas; ii) esas relaciones se descubren mediante el estudio de caracteres en semaforontes; iii) los semaforontes son fases estables a lo largo de procesos ontogenéticos (*i.e.* de organismos); iv) los organismos son fases estables a lo largo de procesos tocogenéticos (*i.e.* de especies); v) las especies son fases estables a lo largo de procesos filogenéticos (*i.e.* de descendencia con modificación).<sup>58</sup>

Las sinapomorfías —y solo ellas— permiten establecer relaciones genuinas de proximidad filogenética, entre especies y grupos naturales o monofiléticos. Esto se debe a que solo entonces el carácter agrupador puede considerarse heredado a partir de un ancestro común exclusivo. La detección de sinapomorfías es la condición de posibilidad para la interpretación de caracteres compartidos (homólogos) como indicación de ancestría común entre especies y grupos hermanos (homogenia). La explicación de una sinapomorfía *sensu lato* (*i.e.* una apomorfía compartida por dos o más especies) por monofilia, es el principio teórico rector del método hennigiano: se supone así mientras no se tengan razones mejores para suponer que los caracteres se comparten por convergencia (polifilia) o simplesiomorfía (parafilia).<sup>59</sup>

---

<sup>58</sup> Esta idea ha sido revalorada en años recientes por Dupré (2012), Nicholson & Dupré (2018). Desde un enfoque abiertamente heraclíteo (*panta rei*, o ‘todo fluye’), los editores hicieron contribuciones y compilaron una antología de ensayos a favor de un giro radical en biología hacia una ontología exclusivamente procesual, sin entidades. Resulta notable que, en dichos ensayos, se cita profusamente a Bertalanffy (influencia importante para Hennig, junto con Ziehen) y se habla mucho de filogenética; pero no se cita a Hennig ni una vez. Esto parece sintomático del olvido generalizado en que se encuentra su obra ontológica y de reflexión metacientífica, al reducir su contribución a la simple metodología de ‘búsqueda de sinapomorfías’. Como se mencionó, estudios histórico-filosóficos como el de Rieppel (2016) muestran el objetivo mucho más ambicioso del proyecto hennigiano: la cientifización de la sistemática y el reconocimiento de su lugar central en la construcción de un sistema general de referencia para toda la biología.

<sup>59</sup> Dice Hennig (1965: 104, 105):

It must be recognized as a principle of inquiry for the practice of systematics that agreement in characters must be interpreted as synapomorphy as long as there are no grounds for suspecting its origin to be symplesiomorphy or convergence. [...] the premise [is] that morphological agreement only confirms a supposition that the species concerned belong to a monophyletic group when it can be interpreted as synapomorphy.”

Hennig (1966: 121-122) insistió en este punto mediante un argumento que puede llamarse ‘de indispensabilidad’, del lado de la explicación homogénica, y de ‘carga de la prueba’, del lado de la alternativa homoplástica: considerar las sinapomorfías como evidencia de monofilia, hasta probar lo contrario, es la ‘base’ (*ground*) indispensable sobre la que descansa el análisis filogenético.<sup>60</sup> Este ‘principio auxiliar’ (*auxiliary principle*) hennigiano constituye uno de los puntos más controversiales de su método y será discutido a profundidad más adelante (ver sección II.1.3).

Llorente-Bousquets y cols. han buscado de manera explícita el descubrimiento de sinapomorfías a través de estudios exocoriónicos; *e.g.* la detección de microrretícula en Coliadinae superiores, posteriormente descartada al encontrarse estructuras microrreticulares similares en otras dos subfamilias de Pieridae (Dismorphiinae y Pierinae), que la expresan como simplesiomorfías (Nieves-Urbe *et al.* 2020, 2021a). Sin embargo, el uso de caracteres exocoriónicos y su ordenamiento en secuencias de distintos estados de carácter, contribuye por sí solo a estudios filogenéticos a través de otra de sus aristas importantes: la inteligibilidad de grupos, a pesar de sus fronteras difusas o vagas; lo cual se manifiesta en la secuencia gradual y jerárquica de estados de caracteres exocoriónicos, según el concepto hennigiano de *heterobatmia*.

#### II.1.1.4. La heterobatmia como condición de posibilidad del análisis filogenético

Hennig (1965) hace notar que un sistema filogenético no puede incluir solo grupos primitivos y derivados, debido al gradualismo inherente de los caracteres diagnósticos y a que su fijación ocurre, no al principio o al final, sino entre dos eventos de especiación. Las propiedades relativas de ser ‘primitivo’ o ‘derivado’ aplican a caracteres, no a grupos. La detección de un carácter ‘relativamente apomórfico’ para la demarcación de un grupo, conlleva que debe encontrarse un estado más primitivo o ‘relativamente plesiomórfico’ de ese mismo carácter en un grupo externo cercano. La *heterocronía*, o diferencia en ritmos de transformación de caracteres,<sup>61</sup> explica la heterobatmia, *i.e.* que especies y grupos cercanos compartan

---

<sup>60</sup> Dice: Hennig (1966: 121-122):

I have therefore called it an “auxiliary principle” that the presence of apomorphic characters in different species "is always reason for suspecting kinship [i.e., that the species belong to a monophyletic group], and that their origin by convergence should not be assumed a priori." (Hennig 1953). This was based on the conviction that "phylogenetic systematics would lose all the ground on which it stands" if the presence of apomorphic characters in different species were considered first of all as convergences (or parallelisms), with proof to the contrary required in each case. Rather the burden of proof must be placed on the contention that "in individual cases the possession of common apomorphic characters may be based only on convergence (or parallelism)."

<sup>61</sup> En este contexto, *heterocronía* se refiere a distintos ritmos de transformación de caracteres a niveles tocogenético (*i.e.* variación intraespecífica) y especialmente filogenético (*i.e.* homología transformacional entre simplesiomorfías, autapomorfías y sinapomorfías). Sin embargo, el neologismo original haeckeliano se refería a distintos ritmos de



caracteres primitivos y derivados de manera combinada. Esto resultaba un problema para la clasificación filogenética previa, en sentido haeckeliano, que buscaba relaciones de ancestro-descendiente entre especies. Pero Hennig vio en esta distribución de caracteres, graduales y superpuestos, la condición de posibilidad de un análisis filogenético que busca relaciones de ancestría común relativa entre especies y grupos hermanos. Esto ocurre gracias a que los caracteres diagnósticos se comparten entre especies y están dispuestos de manera gradual. Lo cual los hace ordenables en secuencias polarizables, con una consecuente posibilidad de distribución jerárquica.<sup>62</sup>

---

transformación de caracteres a nivel ontogenético, *i.e.* durante el ciclo de vida de organismos. La extensión histórica del concepto, para aplicarse a niveles superiores de complejidad individual (entre organismos de especies y especies de grupos monofiléticos), se ha amparado en diversas interpretaciones de la *ley biogenética* de Haeckel, o teorías similares que vinculan biología de desarrollo, o morfogénesis, con mecanismos de evolución. Dicen McKinney & McNamara (1991):

Haeckel proposed his now-famous biogenetic law. While generally abbreviated "ontogeny recapitulates phylogeny." he actually wrote (Haeckel. 1866, Vol. 2, p. 300): "Ontogeny is the short and rapid recapitulation of phylogeny. . . ." [...] The standard explanation offered by Haeckel and his contemporaries for the principle of condensation was either that there was an acceleration of developmental rate later in ontogeny, or that certain stages would be cut out of the ontogenetic sequence altogether, allowing the remaining stages to be passed through more quickly. [...] Of the many new terms that Haeckel introduced (which included "ecology," "ontogeny," and "phylogeny") one was heterochrony. Haeckel used this term to explain the displacement in time or change in order of succession of particular organs, such as reproductive organs. [...] The impetus created by Gould (1977) and Alberch (1979) in the last decade has resulted in a great increase in the number of papers describing heterochrony, both in fossil (see McNamara, 1988b, for synthesis) and living organisms [...] The momentum that is being generated by papers written in the last decade has the potential to return the study of intrinsic factors in evolution back to their rightful place in evolutionary theory. (McKinney & McNamara 1991: 6, 7, 12)

Actualmente, Llorente-Bousquets y cols estudian procesos exocoriónicos 'ontogenéticos', *i.e.* morfogenéticos *sensu lato* (ver sección II.1.3.3.1.1), a lo largo del desarrollo de estructuras exocoriónicas (artículo en prep.); no descartan la inclusión de aspectos de heterocronía en la discusión de resultados, toda vez que estos prueben tener una correlación importante con procesos heterocrónicos de diversificación exocoriónica a nivel filogenético.

<sup>62</sup> Dice Hennig (énfasis añadido):

This mosaic like distribution of relatively primitive and relatively derivative characters in related species and species-groups [Spezialisationskreuzungen, Heterobathmie der Merkmale: Takhtajan (19)] is a fact which has long been known. But one still finds it occasionally mentioned in the literature as a special peculiarity of some groups of animals that the classification of their constituent groups cannot be achieved in a definite sequence, because there are no solely primitive and no solely derivative species or species-groups. In a phylogenetic system there can indeed be no solely primitive and no solely derivative groups. The possession of at least one derivative (relatively apomorph) ground-plan character is a precondition for a group to be recognized at all as a monophyletic group. But it also follows from this that *this same character in the nearest related group must be present in more primitive (relatively plesiomorph) stage of expression.* [...] Heterobathmy of characters is therefore a precondition for the establishment of the phylogenetic relationship of species and hence a phylogenetic system. (Hennig 1965: 107)

De acuerdo con Rieppel (2016: 75–77, 320–322), la heterobathmia o *Spezialisationskreuzungen* (Abel 1908, retomado por Hennig 1950), significa la combinación de estados primitivos y derivados de caracteres, en organismos de una o más especies. Esto se debe a dos causas: i) la existencia de estados de caracteres, antiguos o derivados; ii) la existencia de ritmos diferentes de transformación de caracteres (heterocronía). Como ya había observado Gegenbaur, los caracteres homólogos surcan una transformación evolutiva a ritmos diferentes en especies diferentes; el resultado de esto es una combinación de caracteres ancestrales y derivados entre especies, que no permite determinar de manera unívoca qué especie es más ancestral o derivada que otra. Dollo (1895) se refirió a este fenómeno como *superposición* o *solapamiento* de especializaciones (*chevauchement des spécialisations*); *e.g.* se tienen dos especies A y B, con caracteres homólogos X y Y, cada uno con estados de carácter polarizados; A presenta los estados primitivos y B los estados derivados de X, pero A presenta los estados derivados y B los estados primitivos de Y; por ello, a partir de la evidencia empírica conjunta de X y Y, es imposible determinar si A es ancestral respecto a B o viceversa (no necesariamente su ancestro directo; solo relativamente ancestral,

La heterobotmia fundamenta el giro hennigiano en filogenética, al abandonar la búsqueda haeckeliana de relaciones ancestro-descendiente entre especies y sustituirla por la búsqueda de relaciones de grupo hermano, a través de la compartición de caracteres derivados (*i.e.* sinapomorfías). En consideración de la heterobotmia, una apomorfía puede considerarse un estado relativamente reciente de un carácter, no necesariamente un nuevo carácter; sin embargo, se le considera una novedad evolutiva y entonces posible evidencia empírica de un evento de especiación en la historia del grupo. Ya sea como caracteres o como estados de caracteres, las apomorfías son homólogas (transformacionales) a sus plesiomorfías correspondientes. Un estado derivado de carácter en una especie (autapomorfía), puede fijarse, heredarse y devenir un carácter propio de sus especies hijas (sinapomorfía), *i.e.* las apomorfías, en tanto estados derivados de caracteres, son también nuevos caracteres incipientes.<sup>63</sup>

Toda sinapomorfía de un grupo monofilético es homóloga a alguna autapomorfía de su especie ancestral; la cual debió presentar el estado plesiomórfico de ese mismo carácter, antes de que deviniese autapomórfico. De ello, Hennig (1965: 107) afirma que el grupo más cercano al grupo monofilético diagnosticado debería presentar el estado plesiomórfico y conservado de ese mismo carácter. Este razonamiento fundamenta el método del ‘grupo externo’ (*outgroup*) para la polarización de caracteres; *i.e.* el grupo externo al estudiado da los caracteres o estados de caracteres relativamente plesiomórficos, pues la teoría predice que estos tienen una distribución más amplia. Como se mostró en la sección I.2.2.9, el ordenamiento de caracteres y con ello su transformación conceptual en estados de un mismo carácter, son pasos previos necesarios para su polarización en uno u otro sentido. Las secuencias de estados de caracteres exocoriónicos, obtenidas mediante las técnicas estandarizadas de representación y estudio propuestas por Llorente Bousquets y cols. (Nieves-Uribe 2021b, Flores-Gallardo 2021), posibilitan su polarización y la obtención de hipótesis filogenéticas *sensu* Hennig (1965, 1966).

En principio, la aportación de un nuevo sistema de caracteres contribuye al estudio holomorfológico de los organismos. Hennig reconoce la necesidad de disponer del mayor número posible

---

*i.e.* de aparición anterior en el tiempo). Como solución a este problema, de ocurrencia ubicua, Abel (1908) propuso postular un ancestro común hipotético para especies con caracteres superpuestos:

What Abel was saying here is that the two species, A and B, cannot stand in an ancestor–descendant relationship to one another, but can at best be derived from a hypothetical common ancestor. This was an enormous conceptual step away from the Haeckelian search for ancestors and descendants, and toward the search for common ancestry instead. (Rieppel 2016: 75)

Hennig vio en esto la condición de posibilidad de su método: postular un ancestro común hipotético para especies con caracteres sinapomórficos, que forman entonces un grupo monofilético.

<sup>63</sup> “Developmental processes have also been implicated in the origin of evolutionary novelties or innovations [...] Evolutionary innovations are incipient homologues. They are apomorphies that are the backbone of phylogenetic systematics” (Hennig 1966: 78).

de recursos para un análisis adecuado del mosaico heterobátmico de caracteres, reconocidos en toda la complejidad de un organismo y sus distintos semaforontes. Lo afirma, en particular, para el estudio de insectos holometábolos (*e.g.* mariposas), cuyo ciclo de vida atraviesa etapas sucesivas, discretas y distintas, bien diferenciadas durante la metamorfosis. Para estos grupos de organismos, puede ocurrir que las sinapomorfías buscadas se encuentren en estados inmaduros, *e.g.* en el huevo; o bien, en rasgos complementarios del aparato reproductor del imago hembra, *e.g.* en el exocorion.<sup>64</sup> Allende el estudio de caracteres morfológicos, Hennig menciona la utilidad de incorporar información biológica de índole diversa para refinar el análisis filogenético, como son los ciclos de vida y la distribución geográfica de especies.<sup>65</sup> Añádase a esto la comparación con estudios moleculares, ecológicos y etológicos (*e.g.* Hernández-Mejía *et al.* 2015, sobre el caso de la hipótesis de Klots 1931–33 en el género *Leptophobia*; ver sección II.1.3.4.1), y se tendrán los primeros elementos para sopesar y valorar las contribuciones de Llorente-Bousquets y cols. a la sistemática filogenética de Papilionoidea, a través de sus estudios exocoriónicos.

El levantamiento de un sistema de caracteres, seguido de su ordenamiento y polarización, son requisitos necesarios, no suficientes, en la búsqueda de relaciones filogenéticas entre especies. Esta labor debe ajustarse, tanto a principios morfológicos en la conceptualización de caracteres homólogos, como a principios epistemológicos, lógicos y metodológicos en la explicación homogénica u homoplástica de los mismos. Un factor crucial —aunque soslayado— para ello, es tener claridad sobre los tipos de inferencias que ocurren a lo largo de la investigación filogenética, junto con sus grados respectivos de fuerza lógica y fiabilidad epistémica. Toda vez que la lógica de una investigación se considere un aspecto crucial para evaluar su científicidad, se requiere elucidar cuál sea la lógica de la sistemática filogenética para evaluar

---

<sup>64</sup> Dice Hennig:

It is sometimes alleged that consideration of as many characters as possible which have so far not been studied is a prerequisite for the progress of phylogenetic systematics. [...] This has some justification [...] The more complex is the mosaic of heterobathmic characters which we have at our disposal in a chosen group of species, the more surely can their phylogenetic relationship be deduced from it. [...] This becomes particularly obvious in animal groups such as the insects in which the life of the individual is subject to the phenomenon of metamorphosis [...] It can indeed be the case that particular instances of synapomorphy, and therefore of monophyletic groups, can be recognized only in the larval or pupal stages and others only in the imaginal stage. [...] the methods of phylogenetic systematics have a numerical character insofar as the certainty of their conclusions grows as the number of characters at their disposal increases. (Hennig 1965: 107, 108, 110)

<sup>65</sup> Dice Hennig:

The fact that not resemblance as such, but only agreement in a particular category of characters is significant for the study of phylogenetic relationship, also makes it possible for phylogenetic systematics to adduce for its purposes features other than physical (holomorphological) characters. Such non holomorphological characters are the life history and geographical distribution of species. (*op. cit.* 108)

la cientificidad de sus prácticas. Entre las cuales se encuentran los estudios en morfología exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols.

### II.1.2. Hipótesis filogenéticas como abducciones explicativas

Ante las preguntas metodológico-epistemológicas: ¿cómo se generan hipótesis filogenéticas? y ¿qué es lo que da cientificidad a la sistemática filogenética? Fitzhugh (2006) responde a través de un estudio extenso dividido en tres secciones:

- 1) Marco teórico para entender el lugar de la abducción y otras formas de inferencia lógica en la metodología científica general *sensu* Peirce (1878: 472, 1932: 623 en Fitzhugh 2006; ver también Peirce 1994).<sup>66</sup>
- 2) Análisis formal de la abducción como ocurre en sistemática filogenética en particular.
- 3) Críticas a conceptos, prácticas y creencias comunes en sistemática filogenética contemporánea; *e.g.* 'mito de los caracteres como *tests* de contrastación', criterios de congruencia, métodos computacionales, parsimonia, máxima verosimilitud, índices de apoyo, bayesianismo.

Evaluar la cientificidad de una teoría, resultado o práctica, requiere de algún criterio de demarcación de lo que se entienda por 'ciencia', si bien éste no necesariamente sea único ni categórico (*i.e.* puede ser gradual). Fitzhugh usa la teoría general de Peirce (1878) sobre la investigación científica como demarcador lógico-metodológico, para luego mostrar cómo tendría que cumplirse en sistemática filogenética hennigiana. Como resultado de este análisis lógico, Fitzhugh expone malentendidos graves y prácticas infundadas en sistemática filogenética contemporánea. Su argumento se basa en la importancia crucial de entender correctamente las hipótesis filogenéticas como *abducciones* explicativas; con ello, muestra que:

- i) La lógica en la inferencia de hipótesis filogenéticas difiere de la de su contrastación y no es tratable mediante deducción, inducción (*sensu stricto*), métodos estadísticos o bayesianos.
- ii) La división entre marcos estadístico y no-estadístico, no clarifica nada sobre la lógica y tipos de inferencia en filogenética.
- iii) La estadística es solo una forma de inducción *sensu stricto* y lo no-estadístico aún puede ser inductivo *sensu lato*, *i.e.* no-deductivo o abductivo.

---

<sup>66</sup> Por acotación temática, el presente estudio se enfoca en la abducción *sensu* Peirce (1878) reconstruida por Fitzhugh (2006) en el contexto de la sistemática filogenética. Para un panorama amplio y profundo de la abducción y sus funciones creativas e inferenciales en la investigación científica, véase la obra de Aliseda (1997, 2006, 2014) en el tema.

iv) Ante todo, las hipótesis filogenéticas deben ser ‘parsimoniosas’, *i.e.* ser buenas explicaciones de patrones de similitud observados a través de una aplicación maximal de la *Teoría de Descendencia con Modificación* (TDM).

El argumento global de Fitzhug (2006), de sostenerse, compromete o directamente refuta las pretensiones de cientificidad de gran parte de la sistemática filogenética contemporánea. Por ello, su inclusión y discusión se considera clave en el presente estudio, sobre la cientificidad de los estudios exocoriónicos de Llorente-Bousquets y cols. en el marco de su aplicación en sistemática filogenética de Papilionoidea.

Los tres modos de inferencia logica referidos por Fitzhugh, según el modelo de Peirce (1878), son variaciones de un mismo tipo básico de argumento,<sup>67</sup> el *silogismo*, a través de la permutación de sus partes:

Premisa mayor	(Regla)
<u>Premisa menor</u>	(Caso)
∴ Conclusión	(Resultado)

---

<sup>67</sup> En teoría de la argumentación, una *oración* es un ‘portador de verdad’ o contenido lingüístico susceptible de ser verdadero, falso u otra adjudicación alética. Una (regla de) *inferencia* es un esquema para transformar ciertas oraciones en otras. Un *argumento* es una lista de oraciones  $\{P_1 \dots P_n\}$  tales que  $P_j$  se sigue, se infiere o es consecuencia de  $P_i$ , con  $i < j$ , mediante alguna regla de inferencia. En particular, la *conclusión*  $P_n$  es consecuencia de todas las  $P_i$  anteriores, o *premisas*. En el caso del silogismo aristotélico, se tiene un argumento compuesto por dos premisas (mayor, menor) y una conclusión; las primeras se enlazan mediante un término medio que desaparece en la conclusión.

Peirce obtiene los tipos de inferencia a partir de permutar sus partes; *i.e.* se tienen tres oraciones, Regla/Ley (L), Caso (C) y Resultado (R), que pueden ocupar, respectivamente, tres lugares en el argumento: premisa mayor, premisa menor y conclusión. En general, el número de permutaciones de  $n$  objetos, *i.e.* las opciones para acomodarlos en  $n$  casillas sin repeticiones, es  $n$ -factorial:  $n! = n (n-1) (n-2) \dots (n-(n-2)) (n-(n-1))$ . En este caso se tienen tres elementos (L, C, R), así que su número de permutaciones es:  $3! = (3)(2)(1) = 6$ . Sin embargo, Peirce distingue solo tres tipos de argumento, no seis. Esto se debe a que, para los fines del análisis de Peirce, el orden de las premisas no importa, así que los seis argumentos obtenidos son equivalentes dos a dos. Otra manera de ver esto es que, en lógica proposicional, un argumento formal puede expresarse como la implicación entre la conjunción de las premisas y la conclusión:  $(P_1 \& P_2 \& \dots \& P_{n-1}) \rightarrow P_n$ ; en el caso del silogismo, con solo dos premisas, su proposición equivalente es:  $(\text{Premisa mayor} \& \text{Premisa menor}) \rightarrow \text{Conclusión}$ . La conjunción clásica es conmutativa, *i.e.* no importa el orden de los conjuntos; lo cual da como resultado solo tres tipos básicos de argumentos silogísticos, *e.g.* no hay diferencia lógica entre los siguientes argumentos:

*Todos los hombres son mortales* (L)  
*Sócrates es hombre* (C)  
 ∴ *Sócrates es mortal* (R)

*Sócrates es hombre* (C)  
*Todos los hombres son mortales* (L)  
 ∴ *Sócrates es mortal* (R)

Ambos equivalen a  $(L \& C \rightarrow R)$  y son *Modus Ponens*, una inferencia deductiva.



El silogismo anterior ejemplifica la *Deducción*, la cual: i) va de lo general a lo particular; ii) representa una inclusión anidada de conjuntos:  $C \subseteq A \subseteq B$ ; es un argumento *válido*, *i.e.* suponer que las premisas son todas verdaderas, garantiza la verdad de la conclusión (si todas las premisas, de hecho, son verdaderas, se dice que además es *sólido*). Por su parte, la *Inducción*: i) va de lo particular a lo general; ii) representa una intersección parcial entre conjuntos:  $C \subseteq (A \cap B)$ ; iii) no es un argumento válido: la conclusión puede ser falsa, aún con premisas todas verdaderas. Esto es la inducción *sensu stricto* o enumerativa; la cual es solo una forma de inducción *sensu lato*, *i.e.* inválida o no-deductiva. Finalmente, la *Abducción*: i) va de lo particular a lo particular, a través de lo general; ii) representa una correlación entre conjuntos, por inclusión en otro más grande:  $A \subseteq B$  y  $C \subseteq B$ ; iii) no es un argumento válido (*i.e.* es inductiva *sensu lato*). En total, se tienen tres tipos básicos de inferencia (Fig. II.4); cuyo tercer modo, la abducción, es el que ocurre en la producción de hipótesis explicativas de eventos particulares, con recurso a alguna ley general, como es el caso de las hipótesis sobre relaciones filogenéticas.

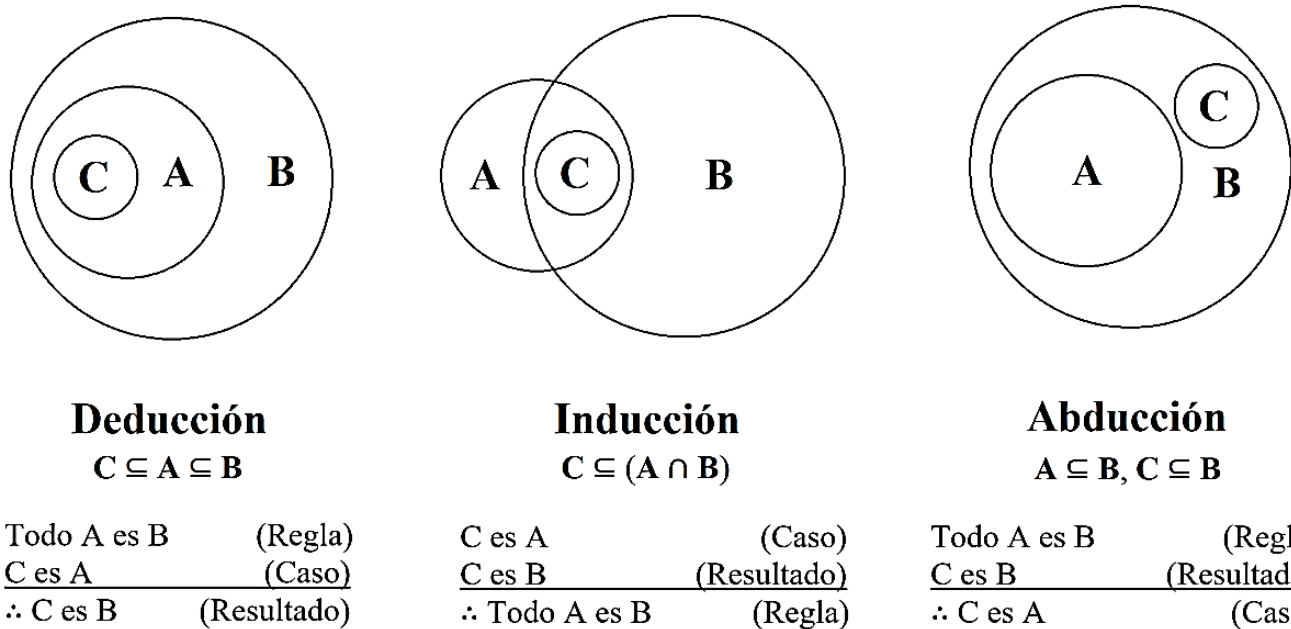


Figura II.4. Resumen de tipos de inferencia silogística y sus relaciones conjuntistas correspondientes, según la lógica de la metodología científica *sensu Peirce* (1878). En la *Abducción*, se busca una explicación de por qué C es B, a saber, porque posiblemente C es A y todo A es B. Reconstruido de Fitzhugh (2006: Figures 2, 3, 4).

La idea básica es que ‘explicar’ científicamente algo particular (C es B) es subsumirlo a una regla general (Todo A es B), *i.e.* hacer de lo sorprendente o irregular, algo regular. En la concepción peirceana de la abducción, a veces llamada ‘inferencia a la mejor explicación’, se busca una explicación de por qué

C es B, a saber, porque C *posiblemente* es A y todo A es B. Si el que  $C \subseteq A$  fuese un hecho conocido, A sería explicativo de que C sea B como ocurre en el modelo Nomológico-Deductivo de la explicación de Hempel (1959, 1965);<sup>68</sup> sin embargo, la producción de hipótesis explicativas de hechos sorprendentes, por lo general, no posee validez deductiva: es solo un ‘esbozo de explicación’ (*explanation sketch*) *sensu* Hempel (1965).<sup>69</sup>

El orden de uso de estos tipos de inferencia en la investigación científica general *sensu* Peirce, es:

- 1) Se genera una hipótesis por abducción.
- 2) Se diseña su *test* o experimento de contrastación por deducción.
- 3) Se afirman los resultados del *test* (confirmación, refutación o revisión) por inducción.

La abducción es solo la primera fase del proceso de explicación, que involucra tanto la creación como la selección de hipótesis; pero no su contrastación ni determinación de grado de confirmación (por deducción

---

<sup>68</sup> Según Modelo Nomológico-Deductivo (N-D) de Hempel (1959, 1965), la estructura lógica de la explicación y de la predicción es la misma; a saber, implicación estricta: A (regla)  $\rightarrow$  B (caso). En la predicción, conocemos eventos (presentes), los consideramos causas y buscamos sus efectos (futuros). En la explicación, conocemos eventos (presentes), los consideramos efectos y buscamos sus causas (pasadas). La única diferencia es si lo que dice B ya ocurrió (A lo explica) o aún no (A lo predice). Lo que se busca en sistemática filogenética son explicaciones. Problemas del modelo N-D incluyen: i) puede haber una relación de implicación estricta, sin haber causación entre sus partes, solo correlación; ii) las correlaciones pueden permitirnos hacer predicciones correctas, pero no necesariamente obtener explicaciones correctas; *e.g.* un descenso en la lectura del barómetro predice correctamente una tormenta, pero no es su causa. Sin embargo, están correlacionados: el barómetro mide la presión atmosférica, y un descenso brusco en la presión atmosférica, sumado a la presencia de núcleos de condensación en las nubes, es causa eficiente de precipitación.

<sup>69</sup> Esta tipología de argumentos, según su estructura formal, se basa en la exposición de Fitzhugh (2006) de las ideas de Peirce (1878). Esta concepción puede parecer arcaica y ser desestimada por filósofos contemporáneos de la ciencia. Dicen Diez & Moulines (1997: 38): “en principio, y salvo convenciones que siempre podemos adoptar, nada formal o estructural distingue los argumentos deductivos de los inductivos; la diferencia es intencional, radica exclusivamente en las intenciones del hablante respecto del sentido pretendido en que la conclusión se sigue de las premisas”. Según esta concepción intencional, los autores (*op. cit.* 35–44) admiten la existencia de argumentos deductivos válidos o inválidos, así como de argumentos inductivos válidos o inválidos, según si éstos se ajustan a las pretensiones del hablante en cada caso. En general, consideran un argumento ‘válido’ si las premisas dan a la conclusión el grado de apoyo pretendido e ‘inválido’ si no. Sin embargo, su definición de ‘deducción válida’ o ‘validez deductiva’, corresponde con la deducción *simpliciter* como aquí se ha presentado (al considerar ‘deducción’ y ‘validez’ sinónimos *salva veritate*), *i.e.* preservación de verdad garantizada, de las premisas a la conclusión, bajo el supuesto de que todas las premisas sean verdaderas. Para los fines del presente estudio, lo más importante es comprender que las hipótesis filogenéticas no son producto —intencional ni formal— de argumentos deductivos, sino abductivos (inductivos *sensu lato*) y que la abducción es parte indispensable de la investigación científica. Según Diez & Moulines (*op. cit.* 38, 396):

Es cierto que hay otros tipos de argumentos, en principio diferentes de los deductivos e inductivos, que no son meramente persuasivos o retóricos y que muchos autores consideran “legítimos” en contextos científicos, principalmente los argumentos *por analogía* y *por abducción*. [...] En la inferencia a la mejor explicación, llamada también por algunos autores *abducción*, se justifica una hipótesis porque ella explica (implica) cierto hecho observado; p.ej. cuando infero la presencia de humanos a partir de la presencia de ciertas huellas en la playa (esta inferencia se reduce en el fondo a la estadística si se considera que incluye como premisa implícita una premisa del tipo “usualmente las huellas de humanos son producidas por humanos”).

En el presente estudio se coincide con Diez & Moulines en estudiar la abducción según su función explicativa; pero no con su reducción de la misma a la estadística, en tanto la segunda es una forma de inducción *sensu stricto*. Comprender esta distinción es clave para discutir los argumentos de Fitzhugh (2006), contra el uso de métodos estadísticos o probabilísticos en la producción de hipótesis filogenéticas.

e inducción), que forman parte del ‘contexto de justificación’ de una teoría u otro contenido científico. Así, la abducción pertenece al ‘contexto de descubrimiento’ según la distinción de Reichenbach (1938, 1951). Para Peirce, ‘explicar’ significa hacer que algo sorprendente, por irregular, deje de serlo al subsumirlo a una regla conocida. La abducción no provee una explicación completa, sino la base para hacerla; tampoco dice cómo obtener la regla causal utilizada (que se requiere de antemano), sino cómo usarla al inferir causas posibles a partir de observaciones consideradas como efectos. Según Peirce y Fitzhugh, es necesario considerar la abducción, vs. solo considerar deducción e inducción, porque ninguna de las dos produce ideas nuevas (la inducción solo aumenta la cobertura de una idea que ya se tenía<sup>70</sup>), ni entonces permite un análisis lógico sobre la generación de hipótesis científicas. Pese a su uso ubicuo en sistemática filogenética, la estadística es un tipo de inducción enumerativa (*i.e.* inducción *sensu stricto*) y la inducción opera en la ponderación de resultados al contrastar hipótesis explicativas, no en su generación.<sup>71</sup> Así, la abducción se presenta como el único método lógico-inferencial que permite la generación de nuevas ideas; en particular, como hipótesis explicativas.

### II.1.2.1. La Teoría de Descendencia con Modificación (TDM)

Uno de los mayores logros de elucidación conceptual de Fitzhugh (2006), es la propuesta de un enunciado teórico semi-formal como núcleo fuerte de la sistemática filogenética hennigiana; al cual, en

---

<sup>70</sup> Esta afirmación se comprende mejor como respuesta a otra cuestión: si la inducción *sensu stricto* es un argumento ampliativo, *i.e.* si su conclusión aporta información adicional a la que se tenía en las premisas. En lógica y teoría de la argumentación, se distingue entre juicios *analíticos* y  *sintéticos*. En un juicio analítico, el sentido del predicado está contenido en el del sujeto. *e.g.* ‘Todos los solteros son no casados’; el predicado ‘no casado’ es la definición de ‘soltero’, así que el juicio no aporta información adicional. Al no aportar información adicional, los juicios analíticos, vistos como inferencias en argumentos, suelen considerarse *no-ampliativos*, *i.e.* la información de la conclusión está completamente contenida en las premisas; en una *inferencia ampliativa*, la información de la conclusión no está completamente contenida en las premisas.

Siguiendo a Peirce, Fitzhugh afirma que la inducción *sensu stricto* no es ampliativa: solo es un aumento en la cobertura de una idea que ya se tenía antes, *e.g.* sobre la idea de ‘cisne blanco’, se tenía que todos los cisnes examinados hasta entonces son blancos; luego, por inducción, se concluye que todos los cisnes son blancos. Sin embargo, puede argumentarse que ninguna cantidad de cisnes blancos incluye la idea de que *todos* los sean; esa generalización de cobertura del predicado es más información de la que contienen las premisas; visto así, la inducción sería un juicio sintético y un argumento ampliativo. Desde luego, esto ocurre porque se afirma más de lo que la evidencia permite afirmar; lo cual es el núcleo del problema humano de la inducción (ver sección II.1.3.1.1). Por su parte, las hipótesis filogenéticas son juicios sintéticos e inferencias abductivas ampliativas: toman una teoría causal y cierta distribución de caracteres como premisas, y concluyen posibles relaciones de proximidad filogenética entre especies.

<sup>71</sup> Dice el autor: “my purpose here is simply to point out that the purported statistical approach to phylogenetic inference as represented by Felsenstein (2004) is incorrect since induction does not allow for the inference of antecedent (causal) conditions from a set of consequents (effects)” (Fitzhugh 2006: 15).

consistencia con la versión darwiniana original, llama ‘Teoría de Descendencia con Modificación’ (*Descent with Modification Theory*) y dice lo siguiente (TDM):<sup>72</sup>

**TDM:** *Si el carácter  $\alpha$  existía entre los miembros de una especie ancestral  $h$ , la cual fue efecto de un evento de especiación anterior, y  $\alpha$  fue reemplazado por el carácter  $\beta$  durante la toconia de  $h$ , y  $h$  posteriormente experimentó especiación, entonces los miembros de las especies descendientes exhibirán el carácter  $\beta$ .*

Es decir, la explicación de la presencia del carácter  $\beta$ , es ser una sinapomorfía originada como autapomorfía en la especie ancestral  $h$ , a partir de una plesiomorfía  $\alpha$ . Este enunciado teórico-axiomático fundamenta el método de la filogenética hennigiana, *i.e.* inferir monofilia por presencia de sinapomorfías, al explicar los patrones de distribución de caracteres que podemos estudiar empíricamente, por eventos de especiación en un pasado distante que solo podemos inferir de manera hipotética.

Fitzhugh analiza TDM en sus dos niveles explicativos: i) el carácter  $\beta$  está ahí por ser el estado apomórfico del plesiomórfico  $\alpha$ ; ii) el carácter  $\beta$  es sinapomórfico porque hubo un evento de especiación de por medio. TDM habla de ancestría común entre especies descendientes, acompañada de alguna modificación en caracteres, *i.e.* monofilia diagnosticada por sinapomorfías. En tanto ‘teoría’ o ley explicativa general en filogenética, TDM es de cobertura amplia a costa de ser vaga. TDM explica de manera muy general por qué se observa el carácter  $\beta$  en cierto grupo de especies; a saber, por ser el estado apomórfico del plesiomórfico  $\alpha$ , heredado de una especie ancestral  $h$ . Pero TDM no dice nada sobre cómo

---

<sup>72</sup> “[**TDM:**] If character  $\alpha$  existed among members of an ancestral species  $h$ , which was an effect of an earlier speciation event, and this character was subsequently replaced during tokogeny by character  $\beta$  among members of  $h$ , and  $h$  later underwent speciation, then members of the descendant species would exhibit character  $\beta$ ” (Fitzhugh 2006: 51–52). Este enunciado de Fitzhugh, puede considerarse una versión semi-formal y post-hennigiana del siguiente pasaje darwiniano:

All the foregoing rules and aids and difficulties in classification are explained, if I do not greatly deceive myself, on the view that the natural system is founded on descent with modification; that the characters which naturalists consider as showing true affinity between any two or more species, are those which have been inherited from a common parent, and, in so far, all true classification is genealogical; that community of descent is the hidden bond which naturalists have been unconsciously seeking, and not some unknown plan of creation, or the enunciation of general propositions, and the mere putting together and separating objects more or less alike. (Darwin 1859: 565)

En el presente estudio se ha optado por la traducción española usual de ‘Descendencia con Modificación’, para no crear confusiones innecesarias. Sin embargo, la traducción contextual correcta de *descent* sería ‘ancestría’. En efecto, el enunciado teórico habla de una especie ancestral que sufrió una modificación de carácter, como autapomorfía; la cual heredó a todas sus especies descendientes, como sinapomorfía. Sería, entonces, una ‘Teoría de Ancestría (Común) con Modificación’; o bien, una ‘Teoría de Modificación con Descendencia’. Allende su traducción, lo importante es comprender el sentido del enunciado como núcleo teórico de la sistemática filogenética hennigiana; a saber, explicación de sinapomorfías *sensu lato* por monofilia. Gracias a Jorge Llorente-Bousquets por llamar la atención sobre este punto.

y por qué: i) la especie ancestral *h* surcó un evento de especiación; ii) la especie ancestral *h* adquirió el carácter  $\beta$  como autapomorfía, a partir del carácter plesiomórfico  $\alpha$ ; iii) la especie ancestral *h* fijó ese carácter  $\beta$  y lo heredó como sinapomorfía a sus especies hijas. Así, TDM solo aporta un ‘esbozo’ (*sketch*) de explicación *sensu* Hempel (1965; Fitzhugh 2006: 52, 91), que debe completarse mediante la adición de mecanismos pertinentes de especiación y de transformación de caracteres.

En sistemática filogenética, entendida de manera correcta, se usan premisas sobre un tipo de hechos, *i.e.* relaciones de similitud por sinapomorfías *sensu lato* (apomorfías compartidas por al menos dos especies), para obtener conclusiones posibles sobre otra clase de hechos, *i.e.* relaciones filogenéticas por monofilia. Se hace así porque se busca explicar lo primero, sinapomorfías, como efecto de lo segundo, monofilia, a través de TDM como ley causal y principio teórico guía. Sin embargo, esta inferencia es epistemológicamente problemática y controversial. En su sentido más amplio, dicha controversia gira alrededor del concepto de *parsimonia* y la aplicación de su principio asociado en sistemática filogenética. A continuación, se ofrece un estudio panorámico de esta controversia, algunas vías previas de solución y finalmente una propuesta de solución sintética que abarca a las anteriores. El criterio alcanzado se aplicará en la evaluación de un ejemplo selecto en estudios exocoriónicos de Llorente-Bousquets y cols.

### **II.1.3. El problema de las sinapomorfías como evidencia de monofilia**

Desde las primeras publicaciones en lengua inglesa de la obra de Hennig (1965, 1966), la sistemática filogenética ha generado reacciones polarizadas. Algunas de sus controversias, si bien continúan abiertas, se han relegado al lugar de discusiones filosóficas relativamente inocuas, al referirse a cuestiones ontológicas que, por lo general, no afectan la labor diaria de filogenetistas practicantes (*e.g.* la llamada ‘convención hennigiana’, sobre el requerimiento teórico de extinción de la especie ancestral durante un evento de especiación). Otras, sobre la justificación de prácticas de diversificación y sofisticación crecientes, en el análisis de caracteres y producción de hipótesis filogenéticas, persisten e inciden de manera determinante en las discusiones entre adeptos a tal o cual escuela lógico-metodológica. Como se describió en la sección II.1.1.3, la monofilia constituye el concepto central de la sistemática filogenética; la pregunta crucial que informa varias de estas controversias es: ¿qué es lo que justifica la interpretación de caracteres sinapomórficos como evidencia de monofilia?

La discusión de este problema ha involucrado conceptos que no pertenecen a la concepción original de Hennig, sino a sus desarrollos posteriores por parte de adeptos al llamado ‘cladismo de patrón’ (Nelson & Platnick 1981, Patterson 1982; ver también Rieppel 2014, Williams & Ebach 2014). Los cuales,



también por influencia de la ‘taxonomía numérica’ (Sokal & Sneath 1963; ver también Sterner 2014), fundamentan sus prácticas en métodos probabilísticos y estadísticos implementados en algoritmos computacionales, para el análisis de caracteres codificados y en la producción de cladogramas. Según los filogenetistas transformados, la justificación de los métodos de producción, elección y contrastación de hipótesis filogenéticas, conlleva la discusión de conceptos clave en la atribución de carácter evidencial y ‘objetivo’ a los resultados de sus análisis computacionales. Una de las controversias más persistentes y que ha llevado a la —supuesta— división entre dos grandes escuelas lógico-metodológicas, corresponde con la disputa entre dos conceptos probabilísticos que se consideran clave en la interpretación homogéneo-monofilética de sinapomorfías: *parsimonia* y *verosimilitud*.

Elliot R. Sober (1988, 1989, 1994, 2000, 2015, 2008) ha dedicado gran parte de su obra filosófica al estudio de los roles inferenciales y evidenciales de la parsimonia y de la verosimilitud, tanto en ciencias en general, como en biología y sistemática filogenética en particular.<sup>73</sup> En un artículo ya clásico, Sober (1989) parte de la distinción histórica entre tres escuelas en sistemática: fenética, evolutiva y filogenética o ‘cladista’ (ver también Wiley & Lieberman 2011); las cuales ordena según el grado de importancia que otorgan a la similitud entre organismos, al realizar sus clasificaciones. La fenética emplea similitud global; la evolutiva, considera una mezcla de similitud global y similitud especial, que incluye simplesiomorfías y cambio *filético*, *i.e.* divergencia a lo largo de un mismo linaje (*e.g.* número de autapomorfías); la filogenética o ‘cladista’, se basa en un solo tipo de similitud especial: las sinapomorfías.<sup>74</sup> El autor enfatiza este punto: el postulado fundamental de la sistemática filogenética hennigiana es que solo las sinapomorfías constituyen evidencia de (posibles) relaciones filogenéticas, *i.e.* de monofilia. De manera crucial, atribuye la corrección de este razonamiento a una cuestión de *parsimonia*: la interpretación homogénea es, en principio, más aceptable que la homoplástica, pues es la explicación ‘más parsimoniosa’ de las correlaciones observadas entre caracteres homólogos. Por ello, no basta para Sober un argumento

---

<sup>73</sup> Gracias a Mario Casanueva por la insistencia sobre la necesidad de discusión de la obra de Sober sobre esta controversia.

<sup>74</sup> Dicen Williams & Ebach (2014: 159, 162):

Just a matter of days before Patterson gave his AMNH presentation, Ernst Mayr had a paper published in the October 30 issue of *Science* titled “Biological classification: Towards a Synthesis of Opposing Methodologies”. [...] Mayr included a diagram of relationships, a treelike diagram depicting three species, A–C, with unequal distances between each. The distances were quantified by the addition of a few lowercase letters to indicate the accumulation of hypothetical characters along certain branches [...] Thus, according to Mayr, and by implication evolutionary taxonomists, the three species would be classified as (AB)C, while the cladist would classify them as A(BC).

Según Mayr, los cladistas se basan solo en sinapomorfías para establecer relaciones filogenéticas, mientras que los evolucionistas consideran también el número de autapomorfías por anagénesis, *i.e.* grado de divergencia o cambio filético. Mayr (1981: 510, 514) acuñó los términos *cladismo* y *cladística*, para referirse de manera despectiva a esta infravaloración del cambio filético en la sistemática filogenética hennigiana, en favor de la cladogénesis (ver también Rieppel 2014: 285).

de indispensabilidad, como el hennigiano, para justificar la aplicación de este principio lógico-metodológico. Desde la publicación de ese artículo programático, la obra filosófica de Sober se ha centrado en la investigación y justificación, metodológica y epistemológica, del principio de parsimonia. La clave de su propuesta global consiste en estudiar, evaluar y condicionalizar la parsimonia a otro principio asociado y que considera más fuerte y general: el principio de máxima verosimilitud.<sup>75</sup>

### II.1.3.1. Parsimonia filogenética o ‘cladista’ (PaC)

El concepto de parsimonia o ‘simplicidad’, en tanto economía de recursos expresivos o inferenciales, con funciones descriptivas o explicativas, posee una tradición filosófica que puede rastrearse hasta la obra de Aristóteles.<sup>76</sup> Suele relacionarse con la llamada ‘navaja de Ockham’ (*novacula occami*, Froidmont 1949), formulada de maneras diversas; *e.g.* según Scotus, maestro de Ockham: *Pluralitas non est ponenda sine necessitate*, *i.e.* la pluralidad no debe imponerse sin necesidad; las entidades o procesos, descriptivos o explicativos, no deben multiplicarse innecesariamente. En filosofía contemporánea de la ciencia y por la influencia del artículo seminal de Kuhn (1997) en el tema, la simplicidad suele considerarse una *virtud epistémica*, entendida como herramienta auxiliar en la elección de teorías o hipótesis científicas rivales,

---

<sup>75</sup> Dice Sober (1989: 265–267, 270, 272):

The fundamental tenet of cladistic methodology is that only derived similarities provide evidence of phylogenetic relations. [...] Cladistic theory holds that not all similarities have evidential meaning; this is its overall basic disagreement with the phenetic idea of similarity. The word ‘parsimony’ is used to describe this cladistic position: *the best supported phylogenetic hypothesis is the one that requires the fewest evolutionary changes in character stateship*. [...] But how is it possible to tell of a given character which state is ancestral and which derived? This is the problem of ascertaining *character polarity*. A number of methods have been discussed, but the preeminent one, according to cladistic theory, is the method of outgroup comparison. [...] The method of outgroup comparison says the following: *character state found in the outgroup is the best estimate of the character state present at the root of the tree*. [...] The parsimony idea apparently underlies this procedure [...] assigning character state 0 to R has the result that only a single change -in the ingroup- is needed to account for the data. [...] Statisticians standardly agree that hypothesis testing depends on adopting a model of the process that generates the data [...] Although there are many different contexts in which this meta-principle applies, it is perhaps simplest to see it at work in connection with the statistical idea of likelihood. [...] The meta-principle I want to stress is that only in the context of a process model do observations have evidential meaning. [...] I therefore think it is inevitable that cladistic parsimony will be found make to substantive assumptions about the evolutionary process. [...] the meta principle I described implies that it will not be possible to show that parsimony makes sense no matter what the evolutionary process has been like.

<sup>76</sup> Dice Sober (2015: 6–9):

In his book *Movement of Animals*, Aristotle (384–322 BCE) says that “nature does nothing in vain, but always does what is best, from among the possibilities, for the substantial being of each kind of animal” (2, 704b11–17).<sup>5</sup> Aristotle invokes this principle in many passages. [...] What justification does Aristotle provide for his maxim? In *Physics* (II.8) and in *Parts of Animals* (I.1), he defends the need for teleology by considering the alternative, which he calls “chance.” [...] This justification is full of holes. [...] There is another passage in which Aristotle suggests a different justification for his principle. In *Generation of Animals* (V.8.788b21), he says that “. . . we assume, basing our assumptions on what we see, that nature does nothing in vain in so far as is possible in each case.” [...] Aristotle does not think that his principle is *a priori*. [...] subsequent thinkers use Aristotle’s phrase *nature does nothing in vain* but give it a meaning that approximates his minimum principle. They thereby leave Aristotle’s teleology behind.

pero sujetas a subdeterminación empírica; *i.e.* cuando el mismo cuerpo de observaciones sirve de evidencia a favor de ambas. Esto usualmente se entiende como que, *ceteris paribus* (*i.e.* en igualdad de condiciones) se debe preferir la teoría o hipótesis más simple, *i.e.* aquella con el menor número de entidades, causas o procesos requeridos para cumplir su función explicativa.<sup>77</sup> Refiérase a esta noción amplia de simplicidad explicativa como *parsimonia sensu lato* (Pa) y a su principio asociado como *Principio de parsimonia* (PAR):

**Pa:** *La teoría o hipótesis más parsimoniosa es la que minimiza el número de entidades o procesos requeridos para cumplir su función explicativa.*

**PAR:** *ceteris paribus, tiene preferencia la teoría o hipótesis más parsimoniosa.*

Planteada así, la cláusula *ceteris paribus* no suele cumplirse en sistemática filogenética, pues la elección de las teorías causales y supuestos adicionales (*e.g.* modelos evolutivos) determinan las hipótesis filogenéticas obtenibles, los cladogramas resultantes y sus grados de adecuación empírica con los datos de caracteres a explicar. Sin embargo, si se debilita el significado de la cláusula *ceteris paribus* a ‘adecuación empírica’, *e.g.* preservación de las relaciones distributivas entre caracteres de una matriz de datos, entonces PAR puede aplicarse en sistemática filogenética. En todo caso, lo que signifique ‘parsimonia’ en este contexto, no se limita a PAR basado en Pa, en tanto simplicidad explicativa con

---

<sup>77</sup> Dice Sober (2015: 2):

This influential point of view holds that the search for simple theories is not optional; rather, it is a requirement of the scientific enterprise. When theories get too complex, scientists reach for Ockham’s razor, the principle of parsimony, to do the trimming. This principle says that a theory that postulates fewer entities, processes, or causes is better than a theory that postulates more, so long as the simpler theory is compatible with what we observe. [...] The long history of the principle of parsimony reveals that there were several such principles in play, not just one. [...] Different thinkers have meant different things by parsimony and different justifications for principles of parsimony have been constructed. [...] The hard problem is to explain why the fact that one theory is simpler than another tells you anything about the way the world is.

La simplicidad de una teoría, en tanto economía expresiva o inferencial, puede referir, al menos, a simplicidad de principios vs. simplicidad de métodos; las cuales no suelen ir juntas. En lógica y según la concepción sintáctica de las teorías científicas, donde una teoría es la cerradura deductiva de un conjunto de axiomas, ocurre lo siguiente: una teoría más simple en principios, *i.e.* con pocos axiomas y reglas sencillas, produce demostraciones más largas y complicadas; mientras que una teoría más complicada en principios, con más axiomas y reglas sofisticadas, produce demostraciones más simples. Así, lo que decida la ‘simplicidad’ de una teoría frente a otra es un problema complejo. Lo más importante es la cláusula *ceteris paribus*: la simplicidad solo aplica en la elección entre teorías rivales pero equivalentes, *i.e.* que deduzcan lo mismo o con igual adecuación empírica. La elección entre teorías rivales no equivalentes se ampara en otras virtudes epistémicas más importantes: *e.g.* la fertilidad, donde la teoría que explique y prediga exitosamente el mayor número de fenómenos, tiene preferencia (sea la más simple o no).

cláusula de adecuación empírica *ceteris paribus*. Sober, en reconocimiento de la polisemia del término y multivocidad del concepto, propuso una definición precisa de *parsimonia cladista* (PaC):<sup>78</sup>

**PaC:** *La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que minimiza el número de cambios evolutivos requeridos para explicar los caracteres observados en conjunto.*

Luego, afirma la equivalencia de esa definición con las dos siguientes (PaC1, PaC2):

**PaC1:** *La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que minimiza el número de homoplasias requeridas para explicar los caracteres observados en conjunto.*

**PaC2:** *Solo las sinapomorfías, no las simplesiomorfías, son evidencia de relaciones filogenéticas entre grupos (i.e. de monofilia).*

La afirmación de equivalencia, *i.e.* equivalencia lógica (doble implicación estricta:  $\alpha \leftrightarrow \beta$ ) entre estas proposiciones, amerita un análisis cuidadoso.<sup>79</sup> ‘Homoplasia’, por definición, significa la hipótesis

---

<sup>78</sup> Dices Sober (1988: x, 27, 31):

*parsimony* [...] this method holds that a set of observations best supports that phylogenetic hypothesis that requires the fewest parallelisms and convergences. [...] Cladistic parsimony takes the view that synapomorphies are evidence of phylogenetic relationship, but that symplesiomorphies are not. [When] parsimony is properly so-called. This method of inference holds that the best supported phylogenetic hypothesis is the one that requires the fewest evolutionary changes. [...] Note, in contrast, that both hypotheses can accommodate a 100 symplesiomorphy by postulating a single evolutionary change. In minimizing the number of evolutionary changes, it is synapomorphies, not symplesiomorphies, that play an evidential role. According to cladistic theory, a symplesiomorphy is explained equally well by any genealogical hypothesis and therefore fails to discriminate among them. [...] I have described cladistic parsimony twice over. The method holds that synapomorphies, not symplesiomorphies, are evidence of genealogical relationship. It also holds that the best-supported hypothesis requires the fewest evolutionary changes. These two formulations are equivalent; they are two ways of understanding the same criterion for hypothesis evaluation. It also is customary to describe parsimony as holding that the best phylogenetic hypothesis requires the fewest homoplasies.

En una presentación posterior del concepto de parsimonia y sus equivalencias, dice también Sober (2000: 176, 179–181): The idea that the principle of parsimony is relevant to the project of phylogenetic inference has been implicit in evolutionary theorizing for a long time. Arguably, appeal to parsimony lies behind every hypothesis of homology; it is more parsimonious to explain (some) similarities between species by postulating a common ancestor from which the trait was inherited than to postulate two independent originations (Nelson and Platnick 1981). [...] Derived similarities count as evidence of relatedness because they make a difference in how parsimonious the competing hypotheses are. In contrast, ancestral similarities often fail to count as evidence of relatedness because they often fail to make a difference in how parsimonious the competing hypotheses are. [...] The overall most parsimonious hypothesis is the one that minimizes the number of homoplasies needed to explain all the data

En los análisis lógicos subsecuentes se apela a ambas versiones.

<sup>79</sup> Dos oraciones son ‘lógicamente equivalentes’ cuando se tiene la doble implicación estricta entre ambas ( $\alpha \leftrightarrow \beta$ ): una se cumple si y solo si la otra se cumple, *i.e.*  $\alpha$  es suficiente y necesaria para  $\beta$ : ( $\alpha \rightarrow \beta$ ) y ( $\beta \rightarrow \alpha$ ). En sentido lógico, la ‘suficiencia’

de aparición de un mismo carácter (apomórfico) en múltiples ocasiones, de manera independiente (*i.e.* homología no-homogénea). Obtener el cladograma ‘más parsimonioso’ *sensu* PaC, implica reducir lo más posible el número de hipótesis de homoplasia, *i.e.* en sentido lógico, PaC  $\rightarrow$  PaC1 (Fig. II.5. A, B). La converso, PaC1  $\rightarrow$  PaC, no es evidente: reducir al máximo el número de hipótesis de homoplasia, podría no ser suficiente para obtener el cladograma con el menor número posible de cambios evolutivos necesarios para explicar los caracteres observado en conjunto. Sin embargo, el principio cladista (*vs.* sistemática evolucionista) estipula la formación de grupos exclusivamente por sinapomorfías, no por simplesiomorfías ni por número de autapomorfías, que son las otras dos vías en que un cambio evolutivo podría figurar en el cladograma. De hecho, uno de los ejemplos de Sober (2000: 177, 178) para ilustrar la falta de parsimonia de un árbol con convergencia, incluye un cambio evolutivo desacoplado de cladogénesis, a lo largo de una misma rama; *i.e.* cambio filético o anagénesis, que no debería figurar en un cladograma *sensu stricto* (Fig. II.5. B).<sup>80</sup> Si la única vía de añadir cambios evolutivos a un cladograma es por homoplasia, y éstas ya han sido reducidas al mínimo, entonces la parsimonia *sensu* PaC1 es suficiente para garantizarla *sensu* PaC; *i.e.* PaC1  $\rightarrow$  PaC. Con ello, se cumple la doble implicación (PaC  $\rightarrow$  PaC1 y PaC1  $\rightarrow$  PaC) y las definiciones son lógicamente equivalentes: PaC  $\leftrightarrow$  PaC1.

La afirmación de Sober sobre la equivalencia entre las definiciones anteriores y PaC2 es problemática. En un texto posterior sobre el mismo tema, Sober (2000:179) propone un ejemplo en que dos hipótesis diferentes, ambas obtenidas por simplesiomorfía, requieren un solo cambio evolutivo cada vez, *i.e.* son igualmente parsimoniosas *sensu* PaC (Fig. II.5. C, D).

---

y 'necesidad' entre 'oraciones' (*i.e.* portadores de verdad) se describe mediante la semántica de la conectiva lógica de implicación estricta ( $\alpha \rightarrow \beta$ ):  $\alpha$  implica  $\beta$ , o bien, siempre que se cumpla  $\alpha$ , se cumple  $\beta$ . Cuando esto ocurre, se dice que  $\alpha$  es *suficiente* para  $\beta$  y que  $\beta$  es *necesario* para  $\alpha$ . Al elemento izquierdo, que implica, se le llama 'antecedente' o *implicans*; al elemento derecho, implicado, se le llama consecuente o *implicandum*. Para una exposición más detallada de estos conceptos en lógica básica, pero de gran relevancia en el presente estudio, ver sección II.3.1.1.1.

<sup>80</sup> Dice Sober (1988: 24):

Figures 4b-4f may seem to demand that speciation is possible without a branching event. But this, I want to claim, is not so. The idea of *phyletic evolution* or *anagenesis*-wherein a lineage changes so much that later organisms are no longer thought of as "similar enough" to count as conspecific with earlier ones-was defended by Darwin. But more modern theory has usually emphasized that the geographical splitting of a species into separate populations-either before (allopatry) or after (sympatry) reproductive isolation mechanisms are fixed-is an important factor in speciation (see, for example, Mayr [1963]). In addition, many evolutionists hold that branching is not just important, but conceptually necessary. They reject the idea that anagenesis is ever properly treated as a kind of speciation. A lineage may change through time and still remain the same species, just as a human being may change from birth to death and still remain numerically the same organism. On this view, speciation, by definition, requires a branching event.

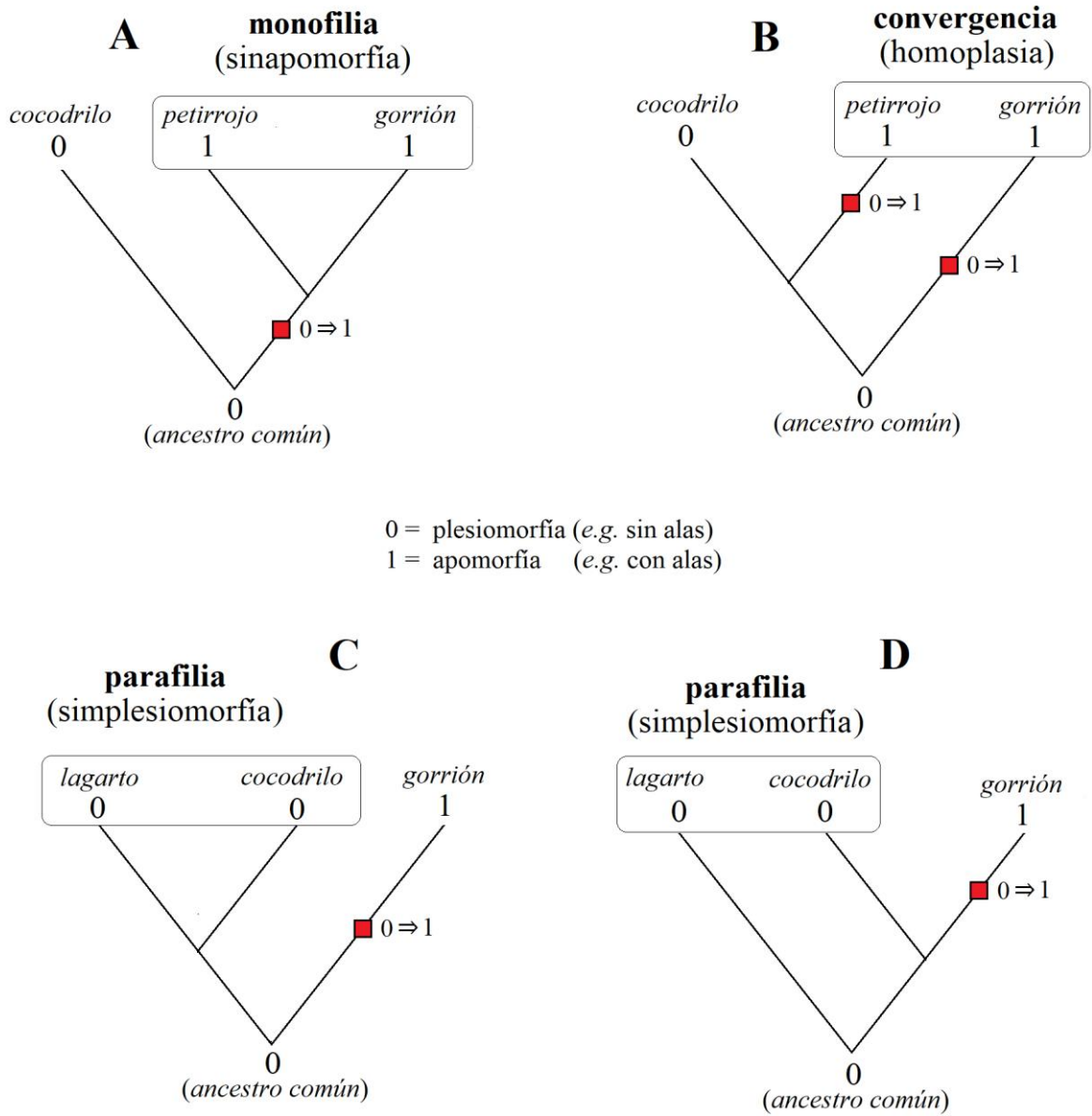


Figura II.5. Reconstrucción de los ejemplos ofrecidos por Sober (2000: 178, 180), en su argumento sobre la equivalencia entre definiciones de parsimonia cladista. La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que minimiza el número de cambios evolutivos requeridos (cuadros en rojo) para explicar los caracteres observados en conjunto; lo cual se alcanza a través de la hipótesis que maximiza el número de sinapomorfías (A), vs. las que postulan un número mayor de homoplasias (B). Las hipótesis basadas en simplesiomorfías (C, D) no permiten discriminar entre árboles igualmente parsimoniosos.



En ambos textos, Sober (1988: 27, 31; 2000: 179, 180) argumenta la falta de poder discriminatorio de las simplesiomorfías en la obtención del cladograma más parsimonioso *sensu* PaC. Según este argumento, violar PaC2 (al demarcar grupos por simplesiomorfías) conlleva un fallo de PaC, toda vez que el segundo demande unicidad de la hipótesis más parsimoniosa;<sup>81</sup> en sentido lógico, tendríamos que:  $\neg\text{PaC2} \rightarrow \neg\text{PaC}$ ; así que, por contraposición lógica,<sup>82</sup> tenemos que  $\text{PaC} \rightarrow \text{PaC2}$ . Sin embargo, la conversa ( $\text{PaC2} \rightarrow \text{PaC}$ ) no parece ser el caso; mediante análisis basados solo en sinapomorfías (no en simplesiomorfías), pueden y suelen encontrarse cladogramas diferentes que explican toda las observaciones de caracteres con igual parsimonia *sensu* PaC. PaC2 es condición necesaria para PaC (*i.e.*  $\text{PaC} \rightarrow \text{PaC2}$ ), pero no suficiente: no es el caso que  $\text{PaC2} \rightarrow \text{PaC}$ . Con lo cual, PaC2 no es equivalente a PaC.<sup>83</sup>

El análisis anterior muestra la debilidad lógica relativa de PaC2 respecto a PaC. El argumento de Sober, al proponer PaC2 como definición alternativa, se comprende en el contexto de su defensa de la sistemática filogenética o ‘cladismo’ contra la sistemática evolutiva. El requisito cladista de solo inferir monofilia a partir de sinapomorfías, por sí solo, es demasiado débil para obtener parsimonia *sensu* PaC; sin embargo, la enmienda a este problema es inmediata, en consideración del análisis propuesto en la demostración de  $\text{PaC} \leftrightarrow \text{PaC1}$ . No basta con estipular que solo se usen sinapomorfías para explicar los caracteres observados en conjunto; debe prescribirse usar *el mayor número posible* de las mismas, *i.e.* que

---

<sup>81</sup> Desde un enfoque realista y una ontología individualista, como los de la sistemática filogenética original de Hennig (1965, 966), el supuesto tácito es que el objetivo de una hipótesis filogenética es reconstruir la genealogía real de especies y grupos hermanos. Esa historia evolutiva real de eventos de especiación solo pudo ocurrir una vez, de una sola manera; así que la existencia de hipótesis alternativas, pero igualmente parsimoniosas, es un problema.

<sup>82</sup> La *contraposición* es una regla derivada (*i.e.* no primitiva) del cálculo proposicional en lógica de primer orden. Según esta regla,  $(\alpha \rightarrow \beta)$  es lógicamente equivalente a  $(\neg\beta \rightarrow \neg\alpha)$ ; *e.g.* “Está lloviendo  $\rightarrow$  Hay nubes” es equivalente a “No hay nubes  $\rightarrow$  No está lloviendo”; que no haya nubes es suficiente para saber que no llueve, porque las nubes son necesarias para la lluvia.

<sup>83</sup> Un análisis cuidadoso de las hipótesis propuestas en el ejemplo, muestra que en una de ellas (Fig. II.5. D) el cambio evolutivo aparece como autapomorfía, postula cladogenésis sin evidencia de caracteres y con ello deja sin explicar parte de los caracteres observados; a saber, la hipótesis de que los cocodrilos sean filogenéticamente más cercanos a los gorriones, carece de soporte empírico por sinapomorfía y no explica por qué los cocodrilos se ‘parecen’ más a los lagartos que a los gorriones. La otra hipótesis (Fig. II.5. C), si bien agrupa correctamente lagartos con cocodrilos por simplesiomorfía, viola el principio de grupo externo en la polarización de caracteres, al poner al grupo externo como portador del estado derivado de carácter. En otro pasaje, Sober (2000; 180, 181) argumenta que el uso del método de grupo externo también se ampara en parsimonia *sensu* PaC:

There is an intuitive connection between the outgroup comparison method and parsimony. If we say that the ancestor A is in state 0, no change is required on the branch leading from A to the outgroup. Alternatively, if we say that A is in state 1, a change must occur on that branch. But regardless of how we polarize the character, there must be at least one change in character state within the ingroup. So the hypothesis that A is in state 0 is more parsimonious than the hypothesis that A is in state 1[.]

Así, violar PaC2 en la formación del grupo interno por simplesiomorfía, implica una violación de PaC. Una vez más, en sentido lógico, tenemos que  $\neg\text{PaC2} \rightarrow \neg\text{PaC}$  y con ello que  $\text{PaC} \rightarrow \text{PaC2}$ ; pero no que  $\text{PaC2} \rightarrow \text{PaC}$ .

se maximicen las hipótesis de homogenia, lo que equivale a minimizar el número de hipótesis de homoplasia. Esto es solo una paráfrasis de PaC1, que puede decir como sigue (PaC1’):

**PaC1’:** *La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que maximiza el número de sinapomorfías requeridas para explicar los caracteres observados en conjunto.*

En resumen, la hipótesis filogenética más parsimoniosa es aquella que maximiza el poder explicativo del principio teórico guía de la sistemática filogenética (*i.e.* TDM): inferencia de monofilia por presencia de sinapomorfías. Fitzhugh (2006) coincide con Sober en que éste es el sentido correcto de la ‘parsimonia’ como virtud epistémica, en el contexto de la sistemática filogenética. Sin embargo, no coincide con el mismo en su posterior justificación de este principio mediante su subsunción al principio de máxima verosimilitud (ver sección II.1.2.5.2.). En tanto PaC1 postula minimizar el número homoplasias, *i.e.* de entidades, causas o procesos necesarios para que la hipótesis cumpla su función explicativa, es claro que cumplir PaC1 es suficiente para cumplir Pa (parsimonia *sensu lato*); *i.e.* PaC1 → Pa. La equivalencia de PaC con PaC1 / PaC’ garantiza que también PaC → Pa. Por lo tanto, un principio de parsimonia (PAR) basado en PaC, se cumplirá también en Pa.

#### **II.1.3.1.1. Principio de Uniformidad de la naturaleza (PU) y Principio de Causa Común (PCC)**

Alcanzar una definición satisfactoria de parsimonia filogenética, constituye solo el paso previo necesario en la búsqueda de justificación del principio de parsimonia (PAR) correspondiente. Sober (2000) menciona propuestas previas para justificarlo mediante falsacionismo popperiano;<sup>84</sup> la idea básica es que la hipótesis más parsimoniosa es preferible por ser la menos falsable, al tener el menor número de homoplasias. Sin embargo, Sober descarta esta propuesta porque, según el deductivismo estricto de

---

<sup>84</sup> Dice Sober (2000: 178, 181—184):

Hennig did not use the term "parsimony," but the basic ideas that he developed were widely interpreted in that idiom. [...] The overall most parsimonious hypothesis is the one that minimizes the number of homoplasies needed to explain all the data. [...] Hennig's remarks raise two questions. Even if phylogenetic inference would be impossible without the assumption that shared derived characters are evidence of relatedness, why does that show that the assumption is a reasonable [...] More recently, several cladists have tried to justify parsimony by using Popper's ideas about falsifiability [...] They conclude that the least falsified hypothesis is the one that requires the fewest homoplasies. [A] reason for rejecting this deductivist reading of what falsification means is that even the most parsimonious tree constructed from a given data set usually requires some homoplasies. It requires fewer than its competitors, but that does not mean that it requires none at all. If a tree literally were falsified by the homoplasies it requires, then even the most parsimonious tree would have to be false. [...] In my opinion, what evolutionary assumptions are required for cladistic parsimony to be a legitimate principle of inference is an open question. However [...] cladistic parsimony and other methods of phylogenetic inference should be evaluated from the point of view of likelihood.

Popper, una sola homoplasia volvería falsa cualquier hipótesis filogenética. En la práctica filogenética, incluso las hipótesis más parsimoniosas suelen requerir algunas homoplasias para explicar el total de datos de caracteres, *i.e.* se busca minimizarlas, no eliminarlas, en reconocimiento de facticidad. A lo largo de su investigación en el tema, Sober (1988, 1994, 2000, 2008, 2015) ha explorado de manera recurrente dos principios correlacionados con la parsimonia *sensu lato* (Pa): i) Principio de Uniformidad de La Naturaleza (PU), y ii) Principio de Causa Común (PCC).

El *Principio de Uniformidad de la naturaleza* (PU) forma parte del argumento escéptico de Hume, propuesto en *A Treatise of Human Nature* de 1739 (ver Hume 1998), sobre la indemostrabilidad racional o empírica —sin circularidad— del *Principio de Inducción sensu lato* (PI) en que se fundamenta la ciencia:

**PU:** *La naturaleza es uniforme, i.e. homogénea en el espacio y el tiempo.*

**PI:** *Lo aún no observado será como lo ya observado del mismo tipo.*

Según la exégesis de Sober (1988),<sup>85</sup> Hume fundamenta la inducción, *i.e.* inducción enumerativa (*grosso modo*, la inferencia de la parte al todo, o generalizaciones), en la suposición de uniformidad del todo, *i.e.* en PU; así, PI ‘presupone’ a PU, *i.e.* lo necesita, en sentido lógico:  $PI \rightarrow PU$ . El cual presupone a su vez parsimonia *sensu lato* (Pa), toda vez que asumir la uniformidad de la naturaleza es más simple, explicativamente, que asumir su heterogeneidad, *i.e.*  $PU \rightarrow Pa$ ; por transitividad de la implicación estricta (ver sección II.3.1.4.1), se tiene entonces también que  $PI \rightarrow Pa$ . Sober conoce la respuesta escéptica, naturalizada e insatisfactoria de Hume al problema de la inducción (*i.e.* pensar inductivamente es injustificable, pero natural e inevitable; PI no es *a priori* ni *a posteriori*, sino *a fortiori*); pero extrae de su

---

<sup>85</sup> Dice Sober (1988: 41, 43):

The philosophical provenance of current thought about simplicity goes back to Hume's problem of induction. In discussing whether induction could be rationally justified, Hume gave prominent place to an idea he called the Principle of the Uniformity of Nature. [...] Uniformity—the idea of homogeneity through space and changelessness through time—is a kind of simplicity. In thinking that what we locally observe has a more global application, we are making a simple extrapolation from the observed to the unobserved. [...] For Hume, inductions of this sort are not reasoned inferences at all. Hume held that the habit of expecting the future to resemble the past in particular respects is like a knee-jerk reflex. [...] My interest will be in a logical structure I shall call Hume's *rational reconstruction of induction*. This is what Hume took to be the "best case" that could be made for the thesis that our expectations about the future are rationally justified. Hume held that the best rational reconstruction of an inductive inference rests on an assumption—the Principle of the Uniformity of Nature. He held that observations by themselves do not suffice to make one inductive conclusion more reasonable than any other that also is consistent with the observations. An extra premise is needed. Hume's suggestion was that this additional ingredient is a simplicity (uniformity) criterion; once this is added, present observations can be brought to bear on what our future expectations ought to be.

legado el proyecto de una ‘reconstrucción racional de la inducción’ (*Hume's rational reconstruction of induction*), que permita justificar el uso del principio de parsimonia (PAR) como vínculo entre observaciones e hipótesis explicativas en las ciencias. En el caso de las hipótesis filogenéticas, Sober nota que éstas no son inducciones enumerativas (inducción *sensu stricto*), sino otro tipo de inferencias inductivas *sensu lato* (i.e. no deductivas; ver sección II.1.3): las hipótesis filogenéticas son abducciones *sensu Peirce*. Propone entonces que: “La parsimonia en la abducción dicta que una hipótesis es *ceteris paribus* preferible a otra, cuando postula menos entidades o procesos.” (Sober 1988: 50);<sup>86</sup> i.e. propone PAR basado en Par, como fueron aquí definidos. Fitzhugh (2006) retoma y expande este proyecto de Sober en su reconstrucción peirceana de la lógica de la sistemática filogenética hennigiana (ver sección II.1.3), cuyos resultados conllevan una serie de críticas a prácticas filogenéticas contemporáneas.

El *Principio de Causa Común* (atribuido a Reichenbach 1956 y Salmon 1975, 1978, 1984; ver Sober 1988: 71, 2008: 230, 2015: 120, Fitzhugh 2006: 70), según la reconstrucción de Sobber (2008: 231), estipula que (PCC):<sup>87</sup>

**PCC:** *Si X e Y están correlacionados, entonces X es causa de Y,  
Y es causa de X o ambos poseen una causa común.*

---

<sup>86</sup> Dice Sober (*op. cit.* 45, 50):

In both Hume's problem and in the curve-fitting problem, the philosophical thesis has been advanced that a principle of simplicity bridges the gap between observations and hypotheses. [...] Humean ideas about a principle of uniformity pertain to inductive arguments. We observe a sample of objects and describe their properties; we then wish to extend that description to objects not in the sample. [...] Parsimony, on the other hand, is not on the face of it a principle concerning smooth extrapolation. It concerns what we should postulate. It applies, not to induction, but to a variety of inference that C. S. Peirce called abduction-to inference to the best explanation [...] Parsimony in abduction says that one hypothesis is *ceteris paribus* preferable to another when it postulates fewer entities or processes. [...] Whether the problem is inductive or abductive, the role of simplicity is inevitably described as follows: Two hypotheses are both consistent with the observations. Simplicity is then cited as a reason for preferring one to the other. Simplicity plus consistency with the observations is cited as a dual criterion.

<sup>87</sup> Dice Sober (2008: 231, 234, 235):

I now want to examine a different approach to this testing problem. It appeals to an idea that Hans Reichenbach (1956) called the principle of the common cause. This principle says that if the variables X and Y are correlated, then either X causes Y, Y causes X, or X and Y are joint effects of a common cause. These three possibilities define what it means for X and Y to be causally connected. [...] In fact, if the likelihood approach is right, then Reichenbach's principle must be too strong. The likelihood approach does not say that X and Y must be causally connected if they are correlated; it doesn't even say that they probably are. The most that the law of likelihood permits one to conclude is that the hypothesis of causal connection is better supported by correlational data than is the hypothesis of causal independence. [...] if we consider an alternative hypothesis that has the same likelihood as the hypothesis of causal connection, then the data do not favor one hypothesis over the other, or so the law of likelihood asserts. [...] Whether this is true in a given case should be evaluated by considering the data and a set of alternative hypotheses, not by appealing to a principle.

Sober enfatiza que este principio es demasiado fuerte, o incompleto. Se requiere, al menos: 0) debilitamiento lógico del principio, que debe ser solo una afirmación probabilística sobre vínculos causales entre entidades o procesos correlacionados; i) un criterio adicional que justifique inferir y calcular la probabilidad de existencia de esos vínculos causales, por alto grado de correlación; ii) criterios de discernimiento entre los casos comprendidos: si un correlacionado causa al otro, el otro al uno, o poseen una causa común; iii) criterios para descartar casos de alto grado de correlación, pero obtenidos por causas independientes. Justificar la aplicación de PCC en sistemática filogenética, *i.e.* de PAR *sensu* PaC1', requiere resolver los problemas (i)–(iii) en este contexto. En sistemática filogenética, maximizar la explicación de caracteres homólogos por ancestría común exclusiva (monofilia), en lugar de por orígenes y causas independientes (homoplasia), presupone maximizar la aplicación de PCC. Es decir, PAR *sensu* PaC1/PaC1 presupone a PCC. Por otro lado, PaC1 y PaC1' son equivalentes a PaC, que es solo la contextualización de Pa en sistemática filogenética. En general, maximizar la parsimonia *sensu lato* (Pa), toda vez que requiere la inferencia de causalidad (común) por correlación, presupone a PCC, *i.e.* en sentido lógico: PAR → PCC.

Según la contextualización filogenética propuesta, dados dos conjuntos de caracteres observados y correlacionados en su distribución, la aplicación de PCC no estipula que uno sea causa, ni con ello, explicación de otro, sino que éstos posiblemente tienen una causa común, *e.g.* una correlación entre caracteres genéticos y morfológicos, no lleva por PCC a que uno explique al otro, sino a que ambos posiblemente se expliquen por monofilia. La aplicación irrestricta de TDM es una contextualización filogenética de PAR; sin embargo, por lo general, esto se satisface a costa de solo considerar los datos de homólogos explicables por homogenia, y descartar los que requieran explicaciones por homoplasia; *i.e.* no se satisface el requisito *ceteris paribus* de adecuación empírica en PAR. Clarificar la aplicación admisible de PAR y entonces de PCC en sistemática filogenética, conlleva su restricción bajo la cláusula *ceteris paribus* de adecuación empírica, *i.e.* considerar toda la evidencia de caracteres de la matriz de datos, en la formulación de una hipótesis explicativa.

### II.1.3.1.2. Requisito de Evidencia Total (RET)

Una primera constricción tácita en la aplicación del PCC, es lo que Sober llama el *Principio de evidencia total* de Carnap (1950): “debemos usar toda la evidencia disponible en la evaluación de nuestras hipótesis” (Sober 2008: 136).<sup>88</sup> Fitzhugh (2006: 26) retoma y revisa este principio carnapiano, que reformula como *Requisito de Evidencia Total* (RET) y puede redactarse como sigue:<sup>89</sup>

**RET:** *Debe considerarse toda la evidencia relevante en conjunción al producir y evaluar una hipótesis explicativa.*

Según Fitzhugh, cierta evidencia (*e.g.* datos de caracteres, registro fósil o información biogeográfica) se considera relevante si su inclusión o exclusión cambian los resultados de una hipótesis explicativa, *i.e.* si son premisas relevantes en la producción y evaluación de hipótesis filogenéticas, entendidas como argumentos abductivos. El estudio detallado de las consecuencias del análisis de Fitzhugh amerita secciones dedicadas; lo más importante a notar aquí es que:

- i) PCC y RET funcionan como *virtudes epistémicas*, no solo en tanto herramientas de elección entre hipótesis o teorías rivales, sino en tanto demarcadores (graduales) de científicidad.<sup>90</sup>

---

<sup>88</sup> Dice Sober, en ocasiones distintas:

If parsimony is the correct way to discern evidential meaning, this result does not in the slightest impugn that method's credentials. When different pieces of data point in different directions, it is essential to consider what all the data say. A natural "principle of total evidence" enjoins us to find the most parsimonious tree, relative to all one hundred characters. (Sober 1988: 142)

[...]

the *principle of total evidence* (Carnap 1950), which I discussed in §1.2. This is just the idea that we should use *all* the evidence we have to evaluate the hypotheses at hand. [...] The principle of total evidence says that we need not choose between these two partial descriptions: it is best to use both. [...] The principle of total evidence tells us to focus on logically stronger descriptions of the evidence, if doing so makes a difference in our likelihood assessments. (Sober 2008:136, 139)

[...]

The principle of total evidence dictates that you should use all the similarities and differences you know about in evaluating common cause and separate cause hypotheses. (2015: 120)

<sup>89</sup> Dice Fitzhugh (2006:26, 27):

As it is the case that the true premises of non-deductive inferences do not guarantee true conclusions, it is necessary to explicitly consider whether or not all relevant evidence has been considered as a matter of rationally accepting a hypothesis. Evidence is 'relevant' if its inclusion in or exclusion from the premises has an effect on the truth or falsity of the conclusion. [...] (1) the RTE has generally neither been correctly interpreted nor applied in phylogenetic inference, due mainly to the fact that the inferential mechanics of phylogenetics have been so poorly articulated in the past; (2) the parsimony criterion does not form the basis for the RTE; (3) 'taxonomic congruence' methods, including 'supertrees' [...] and 'conditional combination' [...] are in direct violation of the RTE, altogether precluding their use; and (4) the common practice of inferring hypotheses from disparate data sets, and the subsequent comparisons of those hypotheses, are entirely unfounded.

<sup>90</sup> RTE parece una maximización del requisito usual de adecuación empírica. PCC, aunque posee su propia y larga historia como demarcador de científicidad, también puede considerarse una aplicación restringida —para problemas explicativos—



- ii) En sistemática filogenética, PCC y RET son virtudes epistémicas en conflicto: una se maximiza en desmedro de la otra y viceversa.

Esto ocurre porque, en general, no puede explicarse el total de datos de caracteres (RET) solo con hipótesis de homogenia (PCC), sino que se requiere la inclusión de hipótesis *ad hoc* de homoplasia. Si se respeta PCC estrictamente, *i.e.* se usan solo hipótesis de homogenia, normalmente quedan datos relevantes de caracteres sin explicar y se viola RET. Si se respeta RET estrictamente, *i.e.* se consideran todos los datos relevantes de caracteres, algunos requieren explicaciones *ad hoc* de homoplasia y se viola PCC. En cada caso se viola ya sea RET o PCC en tanto virtudes epistémicas, lo que conduce a que la cientificidad de la hipótesis resultante se debilite. La solución propuesta por Fitzhugh<sup>91</sup> estipula respetar RET (explicar todos los datos relevantes de caracteres) y aplicar PCC, no de manera máxima, sino maximal regional: una causa común, sea por homogenia u homoplasia de cierto tipo, para el mayor subconjunto de datos que pueda tenerla. Así, considerar PCC, RET y sus relaciones lógico-metodológicas, elucida la operatividad de TDM en PAR; a saber, cumplir RET garantiza el cumplimiento de la cláusula *ceteris paribus* (adecuación empírica) de PAR en las aplicaciones maximales de TDM. Con ello, la aplicación maximal de TDM supeditada a RET, o *TDM módulo RET* —TDM (mod RET)— describe con suficiencia la implementación de PAR en sistemática filogenética; *i.e.* en sentido lógico, TDM (mod RET) → PAR:

**TDM (mod RET):** *Aplicación maximal de TDM supeditada a RET.*

---

de una extrapolación metodológico-epistemológica del *Principio de solución uniforme* propuesto por Priest (1994: 32) en la resolución de problemas sobre paradojas autorreferenciales en lógica: “same kind of paradox [problem], same kind of solution”. La extrapolación aquí propuesta, podría denominarse *Principio de Solución Uniforme* (PSU) y decir:

**PSU:** *Si una solución lo es para un problema de cierto tipo, debe serlo para todos los problemas de ese tipo.*

Este principio parece deseable en ciencia, pues es indicativo de que hemos encontrado leyes causales que rigen clases de fenómenos del mismo tipo, *e.g.* encestar un tiro de tres puntos, derribar una muralla con un cañón y poner un satélite en órbita son, *mutatis mutandis*, problemas del mismo tipo: efectuar un tiro parabólico de cierta excentricidad precisa. ¿Tienen una solución uniforme? sí: cinemática galileana aplicada a balística; entonces, la solución es científica. La noción neo-kantiana de cientificidad que informa esta propuesta, como *subsunción de clases de fenómenos a leyes causales*, es retomada y explorada en profundidad a lo largo de la sección II.3.1 del presente estudio.

<sup>91</sup> Dice Fitzhugh (2006: 69, 70):

While the principle of common cause still applies, the scope to which it is invoked has been narrowed to the two respective sets of effects. [...] The implication for situations in which separate causes are considered appropriate for what are initially perceived to be similar effects is that separate abductions from respective common cause theories are required. Part of the justification for this requirement comes from the principle of parsimony, *i.e.*, hypotheses should causally account for effects as completely as possible [...] part of what dictates the decision to apply one theory as opposed to another is determined by the nature of the causal questions being asked and the relations those questions have to the requirement of total evidence. What I will attempt to point out is that abductive inferences in phylogenetics are only possible with common cause theories, regardless of the degree of inclusiveness of effects.

El análisis anterior describe con mayor claridad, exactitud y precisión —*i.e.* ‘elucida’ (ver sección II.1.3.3.2)— la implementación de PAR en sistemática filogenética. Pero no la justifica. Como se mostró antes, PAR → PCC y con ello, por transitividad, TDM (mod RET) → PCC; los principios PCC y PAR son presupuestos (*i.e.* necesarios) por la teoría, no justificados por ella (sin circularidad). Como insiste Sober, lo que se requiere es una justificación independiente de la implementación de PAR en ciencia en general y en la sistemática filogenética en particular.

### II.1.3.1.3. *Tests independientes y severos de hipótesis filogenéticas*

A lo largo de su obra en el tema, Sober ha propuesto criterios para delimitar la aplicación justificable de PAR en sistemática filogenética, basados en métodos probabilísticos de máxima verosimilitud y bayesianismo. Fitzhugh coincide con Sober en que las hipótesis filogenéticas deben ser ‘parsimoniosas’ en sentido correcto; *i.e.* ser buenas explicaciones de patrones de distribución de caracteres observados, a través de una aplicación maximal de la Teoría de Descendencia con Modificación supeditada al Requisito de Evidencia Total, *i.e.* TDM (mod RET). Pero, además, muestra cómo este último (RET) es violado por defecto en la construcción de árboles de consenso, super-árboles y a través del uso de métodos de ‘apoyo’ (*support*, *e.g.* *bootstrap*, *jackknife*, permutacionales) para hipótesis filogenéticas. Esto se debe a que su uso conlleva descartar la evidencia conflictiva, en lugar de incluirla en su totalidad y tratar de explicarla; así sea mediante explicaciones *ad hoc* por homoplasia. El autor también considera infundada la comparación directa entre hipótesis filogenéticas obtenidas de datos de caracteres diferentes (*e.g.* mediante el uso de ‘superárboles’), pues cada una responde a conjuntos de preguntas causales distintas (Fitzhugh 2006: 27, 68, 98).

Como parte de su exposición y análisis lógico del ‘mito de los caracteres como *tests* de hipótesis filogenéticas’ (*The myth of characters as tests of phylogenetic hypotheses*), Fitzhugh (2006: 32, 92–95) desacredita la noción heredada y usual de ‘robustez’, referida a filogenias y clasificaciones que no cambian con la adición de nuevos caracteres, al considerarla infundada. Contra estas ideas, puede argumentarse que, si bien la congruencia de nuevas hipótesis filogenéticas obtenidas con caracteres distintos no posee la certeza de una deducción (al ser una inducción enumerativa a partir de abducciones), al menos traslada la carga teórica de la prueba en el opositor, *i.e.* en la propuesta de una hipótesis filogenética divergente.<sup>92</sup> Esto se asemeja al argumento de Hennig (1966: 121-122): asumir TDM es indispensable y la carga teórica de la prueba, en tanto menos parsimoniosa, se encuentra en la propuesta de hipótesis de homoplasia. Sin

---

<sup>92</sup> Gracias a Mario Casanueva por esta puntualización.

embargo, Fitzhugh enfatiza que la acumulación de nueva información de caracteres no da ‘apoyo inductivo’ (*inductive support*) a una hipótesis filogenética previa con la que sea ‘congruente’ (*congruent*); sino que, como se dijo, requiere la abducción de una nueva hipótesis filogenética como explicación posible para ese nuevo conjunto más amplio de observaciones. En observación estricta del RET, todos los caracteres relevantes deben considerarse de manera conjunta en la producción de una hipótesis global, que pueda contrastarse mediante un *test* independiente y severo *sensu* Popper (1957, 1971). Su conclusión tácita es que, al perderse de vista estos aspectos lógicos, ontológicos y epistemológicos, la sistemática filogenética parece haber perdido su fundamento hennigiano y desdibujado su cientificidad. Preocupaciones como las de Fitzhugh y otros (Wiley & Lieberman 2011, Williams & Ebach 2014, Rieppel 2014),<sup>93</sup> sobre una posible pérdida de cientificidad mediante la instrumentalización creciente en sistemática filogenética contemporánea, son parte de las motivaciones detrás del presente estudio, sobre la pregunta por la cientificidad de la investigación exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols.

---

<sup>93</sup> Dice Rieppel (2014: 124, 131):

Patterson (1982) formalized a set-theoretical approach to the cladistic reconstruction of phylogenetic relationships with his “test of congruence.” Confronting conflicting character distribution, organisms are sorted into sets based on shared derived characteristics, and —according to the principle of parsimony— the preferred phylogenetic hierarchy will be the one that, among all the sets under consideration, maximizes the relations of inclusion and exclusion while minimizing the relation of overlap. [...] The logic of set theory [...] thus divorced cladistic epistemology from the historicity of its objects of investigation. [...] The same ahistorical methods of analysis continue to prevail in modern systematics. Mathematical tools of ever-increasing complexity are brought to bear on the analysis of character distribution across the taxa under consideration under some optimality criterion (maximum parsimony, maximum likelihood, or Bayesian posterior probability) in search of a nested hierarchy that is as timeless as the language of mathematics used in its description. Ontological commitments to the results of such analyses are increasingly eschewed, since they would imply “ontological elimination” (Devitt 1997, 121, 159) at a breathtaking rate as different phylogenies are constantly provisionally accepted or rejected relative to some statistical measures of “goodness of fit” of characters to different tree topologies. The relevance of the early cladogenesis of cladistics that resulted in the origin of pattern cladism for modern systematics may be debatable (Brower 2000; Williams & Ebach 2008), but one of its legacies certainly is the turn away from an ontologically grounded Hennigian, or indeed Darwinian, realism toward the instrumentalism that becomes increasingly manifest in the contemporary systematics literature.

Dicen Williams & Ebach (2014: 175, 176):

to use the new computer program TNT one would not need to read Hennig [...] Once TNT produces a result, then the practitioner is satisfied that the program has done what the manual promised —delivered the phylogenetic relationships between the taxa of interest, based on the transformation of character states at various nodes of the tree. Evidence for this, namely, homology, does not need to be identified or investigated further because the literature states that the result is supported. Furthermore, popular belief that the program actually works justifies this action. In other words, a program that produces a result similar to the one the practitioner is expecting is greater than actual evidence. And if not, then collect more and more data and redo the analysis, until everything stabilizes. [...] Papers in which theory is “created” to support a popular method becomes a canon, and, by definition, anything that is critical becomes apocryphal (Nixon and Carpenter 2012a, 2012b). Now the method has a theory that is used in support of an implementation that may be flawed. Such theories corrode evidence even further. Former errors that showed a methodology to be faulty become forms of evidence that now support it. If this practice is followed every time an error occurs, a totally “artificial” theory is created, one divorced entirely from the history of systematics.

El ‘mito de los caracteres como *tests*’ incide en el requerimiento de *tests* independientes y severos *sensu* Popper (1957, 1968, 1971).<sup>94</sup> La independencia se refiere a que deben buscarse resultados deducibles de la hipótesis, en caso de ser cierta, pero que sean de una clase diferente a la de los que permitieron abducir la hipótesis; si no, es un razonamiento circular y sin valor contrastativo. Popper sustituye el término *confirmación* por *corroboración*, basado en que los *tests*, además de independientes, deben ser severos; *i.e.* se deben buscar las consecuencias deductivas más improbables en caso de que la hipótesis fuese falsa. El énfasis original de Popper es sobre la contrastación de leyes y teorías científicas completas, según sus predicciones; el resultado positivo de un *test* no ‘confirma’ una ley universal (inconfirmable por construcción), sino que solo ‘corroboración’ su fiabilidad provisional, *i.e.* no aporta conocimiento nuevo. Por otro lado, la refutación de una hipótesis o teoría científica aporta conocimiento nuevo, al corregir errores; la evidencia falsificatoria provee material para abducir nuevas hipótesis.

Fitzhugh coincide con Popper en que los *tests* de hipótesis filogenéticas deben ser severos, pero no cree que el *test* de hipótesis individuales (*vs.* teorías completas) deba estar cargado a la búsqueda de su refutación. El principal problema es que en la práctica normalmente se confunden los procesos de obtención (abductiva) y contrastación (deductiva e inductiva) de hipótesis filogenéticas. El diseño y ejecución del *test* de una hipótesis filogenética se ejecutan por deducción e inducción; pero su obtención es por abducción: la inferencia de hipótesis explicativas no es ni puede ser deductiva ni ‘popperiana’; lo que se prescribe tenga una estructura popperiana es su contrastación. La consecuencia principal del ‘mito de los caracteres como *tests*’, es que lo que normalmente se considera evidencia contrastativa no cumple ni puede cumplir con el requerimiento popperiano de independencia: ninguna cantidad de datos de caracteres sirve para contrastar hipótesis filogenéticas, parsimoniosas o no, sino solo para producirlas.<sup>95</sup>

---

<sup>94</sup> Dice Fitzhugh (2006: 80, 84, 85):

Popper (e.g., 1968, 1992) claimed that his notion of corroboration differs from confirmation in that the former stresses the performance of ‘severe’ tests, wherein the test evidence sought should be the most improbable in the event the hypothesis being tested is false. Confirmation focuses on the deduction of consequents which offer the best opportunities for providing confirming instances in favor of the hypothesis. [So we need] independent tests — tests of the *explicans* which are quite independent of whether the *explicandum* is true or not. [...] By definition, explanatory hypotheses always introduce ‘something unknown’ [which] stresses the impossibility of treating the inference of phylogenetic hypotheses as a matter of deduction, much less being ‘Popperian’. [...] What Popper intended by the notion of tests being independent of the explanandum is that the class of additional effects must be entirely different from the class of effects referred to in the explanandum. [...] Popper (1992: 133, emphasis original) referred to explanations where, the only evidence for the *explicans* is the *explicandum* as *ad hoc*. He suggested how this can be avoided: “In order that the *explicans* should not be *ad hoc*, it must be rich in content: it must have a variety of testable consequences, and among them especially, testable consequences which are different from the *explicandum*. It is these different testable consequences which I have in mind when I speak of *independent* tests, or of *independent* evidence.”

<sup>95</sup> Dice Fitzhugh (*op. cit.* 95):

### II.1.3.2. Máxima verosimilitud y bayesianismo

La idea básica de Sober (1988, 1989, 1994, 2000, 2008, 2015) es que la parsimonia debe supeditarse a la máxima verosimilitud. La preferencia por hipótesis explicativas más parsimoniosas o de causa común (*i.e.* maximalmente homogénicas, en el contexto de la sistemática filogenética), se justifica solo cuando son más *verosímiles* en comparación con hipótesis alternativas; a saber, cuando las correlaciones observadas son menos probables como producto de causas independientes (*i.e.* por homoplasia, en el mismo contexto). El refinamiento de sus modelos probabilísticos, propuestos a lo largo de décadas de estudio del problema, proviene de las complicaciones al calcular, tamizar y comparar factores de verosimilitud entre hipótesis filogenéticas. Más aún, la verosimilitud de una hipótesis debe sopesarse en conjunto con otros factores relevantes, *e.g.* probabilidades iniciales (*priors*) o parámetros ruidosos (*nuisance parameters*). Por ello, el autor ha elaborado y defendido versiones apropiadas del Teorema de Bayes, como una de las estrategias asequibles más completa —pero no definitiva— en la evaluación probabilística y comparativa entre hipótesis alternativas, que justifique empíricamente —no *a priori*— la aplicación del principio de parsimonia (PAR) en su producción y elección.<sup>96</sup> A manera de

---

No amount of character data, as shared similarities, can fit into Popper's 'evidence E'. The result is that what is often presented as the simultaneous inference and Popperian testing of a hypothesis, both on the basis of the characters in need of explanation, is not only inferentially specious, but conflates effects in need of explanation with the test evidence needed to judge the veracity of the explanation inferred from those effects.

<sup>96</sup> Dice Sober, por orden de publicación:

A common cause explanation is preferable because it makes the observations less of a miracle; it is more plausible because it strains our credulity less. The operative idea here is *likelihood*. [...] The likelihood issue focuses on the probability these explanations confer on the observations. [...] Bayes's theorem brings together these two determinants of the overall plausibility of the common cause (CC) and separate cause hypotheses (SC) in the light of the observations. [...] I do not claim that Bayes's theorem completely circumscribes everything that is relevant to how observations support hypotheses. [...] However, I do claim that we can understand many cases in which we wish to compare the credentials of common cause and separate cause explanations by taking likelihood and probability to be the operative concepts. [...] In the light of Bayes's theorem [...] the claim of common cause has a likelihood only once something is said about the probabilities associated. [...] I argued that the hypothesis of a common cause is more likely than the hypothesis of a separate cause *if* a set of assumptions is satisfied. One of those assumptions is that it is legitimate to use the best-case expedient technique for handling the nuisance parameters. [...] However, it is well to note that the preference for fewer causes over more does not receive an unconditional and *a priori* justification from this argument. Its legitimacy here clearly depends on the way probabilities were assigned to branches. [...] The general thesis that correlations or matchings always require common cause explanation need detain us no longer. Viable principles of causal explanation must be more conditional in form. (Sober 1988: 102—106, 109, 111)

[...]

Contrastive Empiricism is not the truism that the likelihoods of empirically equivalent theories do not differ. Rather, it additionally claims that no defensible reason can be given for assigning empirically equivalent theories different priors. [...] In terms of the Bayesian biconditional, parsimony is relevant because of its impact on likelihoods, not because it affects priors. [...] If parsimony is the right way to determine which hypothesis is best supported by the data, this will be because the most parsimonious hypothesis is the hypothesis of maximum likelihood. (Sober 1994: 129, 139, 152)

[...]

resumen, se ofrecen a continuación las definiciones básicas pertinentes en la reconstrucción de sus ideas sobre el tema por parte de Fitzhugh (2006: 67–79, 95–97), con el fin de distinguir sus puntos de discusión más relevantes.

### II.1.3.2.1. Máxima verosimilitud filogenética

La verosimilitud o *likelihood* ( $l$ ) de una hipótesis (H), dada cierta evidencia (E), es la probabilidad ( $p$ ) de que la evidencia (E) ocurra, dada la hipótesis (H):

$$l(H | E) = p(E | H)$$

*La verosimilitud de H dada E, es la probabilidad de E dada H*

*i.e.* la verosimilitud  $l(H | E)$  es la inversa de la probabilidad condicional  $p(H | E)$ ; por lo general, se tiene que  $p(E | H) \neq p(H | E)$ . La diferencia entre probabilidad (a secas) y verosimilitud, como medidas del grado de correlación entre Hipótesis (H) y Evidencia (E), es que al calcular la probabilidad de H dada E,  $p(H | E)$ , se conocen parámetros (*input*) y se busca predecir resultados (*output*), *i.e.* es predictiva; mientras que al calcular la verosimilitud de H dada E,  $l(H | E) = p(E | H)$ , se conocen resultados (*output*) y se buscan sus parámetros (*input*), *i.e.* es explicativa. Según el modelo peirceano de Fitzhugh (2006), las hipótesis filogenéticas, en tanto argumentos abductivos, poseen la siguiente estructura silogística básica:

<i>Regla:</i>	<b>Teoría causal</b>	TDM
<i>Resultado:</i>	<b>Homólogos</b>	Matriz de datos
<i>Caso:</i>	<b>Homogenia / Homoplasia</b>	Cladograma

En esta interpretación, parsimonia y verosimilitud se reducen a la pregunta por el grado de cobertura de una teoría causal, tomada como *Regla*, al explicar un conjunto de fenómenos observados, tomados como *Resultado*, a través de una hipótesis, tomada como *Caso*. La verosimilitud es una medida del grado de correlación entre evidencia de caracteres (E) e hipótesis explicativas (H), *i.e. de correlación*

---

(1) The most parsimonious explanation of the data is the most plausible explanation if and only if that explanation is the one with the highest likelihood. (2) The most parsimonious explanation of the data is the hypothesis of maximum likelihood only if evolution has property X. Proposition (1) says that likelihood has been adopted as the criterion of adequacy; once X is specified, proposition (2) describes what evolution must be like for parsimony to have a likelihood rationale. (Sober 2000: 184)

[...]

The law of likelihood is a proposal; it is not a mathematical theorem (like Bayes' theorem). (Sober 2008: 33)



entre el *Resultado* y el *Caso*; en sí, no involucra una *Regla* o teoría causal explícita. Esto último es crucial para entender que la subsunción buscada por Sober, de PAR a máxima verosimilitud, constituye una propuesta de justificación independiente y no un argumento circular.

Según Fitzhugh,<sup>97</sup> un malentendido común es que la parsimonia filogenética se refiere a obtener el cladograma de ‘longitud mínima’ (*minimum length*), *i.e.* minimizar el número de eventos de especiación (cladogénesis) hipotetizados. La concepción correcta, sostiene, se refiere a maximizar la cobertura explicativa de la teoría causal en la explicación de los datos tomados en conjunto, *i.e.* TDM (mod RET). Sin embargo, en un marco hennigiano estricto (*i.e.* cladista), la cladogénesis se acopla al número de cambios evolutivos, que solo pueden aumentar por número de hipótesis de homoplasia requeridas; lo cual reduce la parsimonia por ‘longitud mínima’ al PaC definido en la sección anterior, que se probó lógicamente equivalente a PaC1/PaC1’ operativos en TDM (mod RET). El punto principal de Fitzhugh a considerar aquí, es que si se aplica TDM de manera maximal, *i.e.* se es parsimonioso, es porque *se asume* que la relación entre hipótesis (H) y evidencia (E) es causal, *i.e.*  $H \rightarrow E$ . Pero si esto ocurre, entonces la probabilidad de que ocurra E dada H es segura, lo que maximiza su verosimilitud:  $l(H|E) = p(E|H) = 1$ , *i.e.* parsimonia garantiza máxima verosimilitud: toda aplicación parsimoniosa de una ley tiene máxima verosimilitud explicativa. Entendido lo anterior, afirma que hay que elegir la más fuerte, *i.e.* la que implica a la otra. Que sea la parsimonia es coherente con que ésta involucra a los tres: teoría, observaciones e hipótesis, mientras que la verosimilitud solo a las observaciones e hipótesis, a través de calcular  $p(E | H)$ . Sin embargo, esta conclusión no toma en cuenta la motivación central de Sober: buscar una justificación independiente de aplicación de TDM, *vs.* tomarla como *Regla*, axioma o ‘principio teórico’ y aplicarla amparados solo en un argumento de indispensabilidad como el de Hennig. La apuesta más fuerte de Sober, es la aplicación a este problema del concepto de máxima verosimilitud en un marco bayesiano.

---

<sup>97</sup> Dice Fitzhugh (2006: 72, 76, 77):

the acceptance of any non-minimum length phylogenetic hypothesis, or cladogram, is not indicative of being ‘unparsimonious.’ Rather, one has merely neglected to fully divulge all premises which form the basis for their acceptance of their preferred conclusion. [...] Another consequence is that the imposed methodological schism between ‘parsimony’ and ‘likelihood’ belies the lack of understanding of both concepts with respect to abduction. The likelihood of a hypothesis is the probability that the effects are the case given past causal events. Likelihood denotes the relation between effects as premises and a hypothesis accounting for those effects. [...] The result is that the accurate distinction between ‘parsimony’ and ‘likelihood’ methods has nothing to do with the actual matters of parsimony or likelihood, but rather whether or not the causal theory of strict descent with modification is applied in lieu of some other theory that does not correctly apply the common cause principle. [...] Referring to this hypothesis as having ‘minimum length’ or being ‘most parsimonious’ is to simply denote that the truth of the observations as stated in the causal question(s) is maintained as much as possible in the hypothesis [...] in either the inference of A(B(CD)) or A(C(BD)), if the respective theories or sets of causal questions used in both inferences were applied as completely as possible to the respective effects, then both hypotheses are, relatively speaking, of ‘minimum-length’ or ‘most parsimonious’[.]

### II.1.3.2.2. Bayesianismo filogenético

Uno de los aspectos más relevantes y controversiales del análisis de Fitzhugh, es que ninguna cantidad de caracteres, ni su distribución, puede explicar la ocurrencia y distribución de otros: todos los caracteres son datos de homólogos que requieren de explicación, homogénea u homoplástica. Como se expuso en la sección anterior, este punto es clave en la formulación y discusión de Fitzhugh (2006: 92) del ‘mito de los caracteres como *tests* de hipótesis filogenéticas’, *i.e.* ninguna cantidad de datos adicionales de caracteres sirve como evidencia independiente para contrastar una hipótesis previa. Su argumento se basa en la inconmensurabilidad de hipótesis que explican datos distintos; si son obtenidas a través de una misma teoría causal (*i.e.* por PCC, no necesariamente por TDM), las explicaciones son mutuamente relevantes, como aspectos distintos de un mismo hecho explicativo. Pero estas explicaciones no se ‘apoyan’ ni ‘refutan’ entre sí: cada una solo explica sus efectos respectivos y requiere de un *test* independiente y severo. Al añadir nuevos caracteres y en observación estricta del RET, lo correcto es proponer una nueva hipótesis más abarcativa que explique toda la evidencia relevante en conjunción.<sup>98</sup> Esta conclusión también incide en la aplicación del teorema de Bayes en la producción y contrastación de hipótesis filogenéticas.

Corolario importante del Principio de condicionalización simple, el *Teorema de Bayes* es una fórmula que permite medir el cambio de probabilidad de una hipótesis ante nueva evidencia. A diferencia de la probabilidad frecuentista, el bayesianismo incorpora información contingente relevante como probabilidades iniciales o *priors* (no *a priori*) y sirve para calcular la probabilidad de hipótesis particulares, no solo de generalizaciones (*i.e.* inducciones *sensu stricto*). El bayesianismo incorpora un factor de verosimilitud para el cálculo de la probabilidad final de una hipótesis, ante nueva evidencia; en principio, parece razonable y promisorio aplicar el teorema para la obtención o contrastación de hipótesis

---

<sup>98</sup> Dice Fitzhugh (*op. cit.* 92–95):

Probably the most common position taken by systematists regarding the testing of phylogenetic hypotheses is that shared similarities serve as tests of those hypotheses [But] new observations have the same standing as old observations in terms of both being in need of explanation by the same theory. [...] If one then has additional characters  $c_6-c_{10}$ , then what is required is an entirely new inference with a revised set of minor premises, *i.e.*,  $c_1-c_5$  plus  $c_6-c_{10}$ , leading to an entirely new explanatory hypothesis  $H$ . [...]  $H_2$  is completely irrelevant and in no way comparable to  $H_1$ . Both hypotheses are independent causal accounts intended to explain different sets of effects (premises) by way of different sets of causal questions. Therefore,  $H_1$  has not been ‘falsified,’ much less ‘tested’ by  $c_6-c_{10}$  since these characters do not, and cannot, have any deductive relation to  $H_1$ . [...] No amount of character data, as shared similarities, can fit into Popper’s ‘evidence E.’ The result is that what is often presented as the simultaneous inference and Popperian testing of a hypothesis, both on the basis of the characters in need of explanation, is not only inferentially specious, but conflates effects in need of explanation with the test evidence needed to judge the veracity of the explanation inferred from those effects.

filogenéticas. La aplicación en sistemática filogenética del Teorema de Bayes, en su presentación más esquemática y general, sería a través de la fórmula siguiente:

$$p(H | E) = \frac{p(E | H) \cdot p(H)}{p(E)}$$

E	= evidencia (matriz de datos)
H	= hipótesis (cladograma)
$p(E   H)$	= verosimilitud ( <i>likelihood</i> )
$p(H), p(E)$	= probabilidades iniciales ( <i>priors</i> )

Versiones de esta fórmula se implementa en programas computacionales, donde cladogramas H se construyen a partir de intentos aleatorios, o según modelos evolutivos impuestos, en busca del que maximice la verosimilitud  $p(E | H)$  dada una matriz de datos E. La crítica de Fitzhugh a esta implementación se basa en tres puntos principales: i) los métodos probabilísticos y estadísticos, incluidos máxima verosimilitud y bayesianismo, constituyen inferencias inductivas *sensu stricto*, por lo que son lógicamente irrelevantes en la producción de hipótesis filogenéticas por abducción; ii) en consecuencia, prolifera una carencia de justificación —o siquiera de sentido— en la asignación de las probabilidades iniciales  $p(H)$  y  $p(E)$  para la producción de hipótesis filogenéticas; iii) por otra parte, al intentar implementar el teorema de Bayes en la contrastación de hipótesis filogenéticas, por lo general se usan más datos de caracteres como ‘nueva evidencia’ contrastativa, en desentendimiento de su imposibilidad de cumplir esa labor (pues la introducción de nuevos caracteres solo permite y requiere la producción de una nueva hipótesis filogenética más abarcativa, por abducción). De esto, *contra* Sober y tantos otros autores, Fitzhugh concluye la inadecuación del teorema de Bayes en la generación o contrastación de hipótesis filogenéticas, entendidas como abducciones explicativas *sensu* Peirce.<sup>99</sup>

<sup>99</sup> Dice Fitzhugh (*op. cit.* 95, 97, 101):

confirming evidence as not having any relation to the shared similarities to which phylogenetic hypotheses serve as answers also has significant consequences for attempts to frame the inference of such hypotheses as a form of Bayesian inference. [...] It might then be assumed that what is referred to by Pr(Tree) is the individual plausibility of each and every possible hypothesis independent of any explanandum events or theory. This of course would not only be impossible but also nonsensical. The notion of prior probability as extended to phylogenetic inference is neither consistent with Bayesian principles nor with the principles of abductive inference. [...] As the focus of Bayesian confirmation is on changes in belief of hypotheses, the ‘data’ used by Huelsenbeck et al. (2001) are not appropriate. Those data, as characters of organisms, cannot be deduced as consequences from ‘all trees,’ and therefore do not provide the evidentiary basis for altering the probability of a hypothesis based on actual confirming instance. [...] In summary, Bayes’ Rule is not applicable to phylogenetic inference since abduction is only the step directed at providing the hypotheses on which prior probabilities are determined, assuming one wishes to argue that such probabilities can be calculated. [...] the greatest problem that has befallen phylogenetic systematics has been a rather consistent conflation of the process of inferring explanatory hypotheses with the process of testing those

### II.1.3.3. Evidencia de monofilia más allá de la similitud

Las conclusiones obtenidas hasta ahora no parecen promisorias. La aplicación de TDM (mod RET), en tanto PAR, no parece tener justificación epistemológica independiente que resulte convincente, no solo *a priori*, sino tampoco *a posteriori* a través de evidencia empírica a su favor. En particular, la tesis usual de que es posible contrastar una hipótesis filogenética —parsimoniosa o no— con más datos de caracteres, *i.e.* por correlación entre homólogos, ha sido desmontada y desacreditada como un mito (Fitzhugh 2006: 92). Se requieren vías evidenciales diferentes a la similitud de caracteres homólogos, tanto para realizar *tests* severos en la contrastación de hipótesis filogenéticas, como para justificar la explicación monofilética de sinapomorfías en su producción.

#### II.1.3.3.1. Gradualismo, Triple(s) paralelismo(s) y polarización de caracteres

En años más recientes, Sober (2008: 314–332) ha explorado y discutido vías alternativas a la similitud de caracteres homólogos como posible evidencia de monofilia; a saber: hipótesis convergentes, registro fósil y biogeografía.<sup>100</sup>

La primera vía, sobre hipótesis convergentes, puede descartarse por dos razones:

- i) Esta práctica cae bajo el alcance de la crítica sobre el ‘mito de los caracteres como *tests*’ descrito en secciones anteriores del presente estudio (*e.g.* en la producción de árboles de consenso). Ninguna hipótesis filogenética puede constituir evidencia para ‘apoyar’ o no a otra, sino solo aportar más datos de caracteres en la producción de una hipótesis más abarcativa. Todas son hipótesis explicativas que requieren de un *test* independiente y severo.
- ii) Según Sober (2008), la pregunta sobre la elección entre hipótesis parsimoniosas difiere de la pregunta sobre la preferencia por hipótesis parsimoniosas en general. El ‘apoyo’ de varias hipótesis parsimoniosas hacia alguna en particular, de ser siquiera justificable, no resuelve el

---

hypotheses. [...] on the purported schism between ‘parsimony’ and ‘likelihood’ schools of thought. By formally articulating the abductive structure of phylogenetic inference in the present paper, it has been shown that such a schism is unwarranted, as it is the case that parsimony and likelihood cannot be treated as separate optimality criteria for the inferences of hypotheses[.]

<sup>100</sup> Dice Sober (2008: 314):

What else, besides the similarities and differences of species X and Y, could be evidence that bears on the question of whether they have a common ancestor? In what follows, I examine three lines of argument. The first holds that when different data sets agree on which phylogenetic tree is best supported, that this consensus is evidence that the taxa share a common ancestor. The second appeals to the existence of fossils that are intermediate in character between X and Y. The third concerns how X and Y figure in a larger biogeographical distribution.

problema general de justificación del principio de parsimonia (PAR) como aplicación maximal restringida del PCC, a través de TDM (mod RET).<sup>101</sup>

La segunda vía, el registro fósil, se basa en que si suponemos que el cambio evolutivo ocurre de manera suficientemente gradual y las especies X e Y poseen un ancestro común, entonces deben haber existido formas intermedias o ‘intergrados’ entre ambas, que pueden buscarse en el registro fósil. Sober llama a esto la ‘suposición de gradualismo’ (*assumption of gradualism*); con la cual, apoyado en el *motto* de que “Ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia”, sostiene que encontrar intergrados fenotípicos en capas intermedias del registro fósil, apoya la hipótesis de ancestría común con más fuerza de la que —aún— no encontrarlos apoya la hipótesis de orígenes separados.<sup>102</sup> De manera similar a Hume, Sober defiende la suposición de gradualismo mediante un argumento naturalizado: “¿Qué evidencia más impresionante puede haber de que las especies X e Y provienen de un ancestro común? El ojo humano encuentra irresistible conectar los puntos” (Sober 2008: 24).

La suposición de gradualismo se extiende a la biogeografía, como tercera vía evidencial. Según Sober, el hecho de que especies X e Y vivan en una misma región provee evidencia a favor de su ancestría común. Más en general, si X e Y viven en regiones separadas, la existencia de intergrados fenotípicos que habiten una región intermedia es evidencia a favor de su origen común, *i.e.* la biogeografía al espacio lo que los fósiles son al tiempo. Sober, consciente de la propuesta de este paralelismo en la obra de Darwin (1859), llama a esto el principio darwiniano de *espacio-tiempo* (ST); el cual reformula en términos de relación filogenética, irreduciblemente ternaria, del modo siguiente:<sup>103</sup>

---

<sup>101</sup> Dice Sober (*op. cit.* 315):

If each data set favors CA&T<sub>1</sub> over CA&T<sub>2</sub>, . . . , CA&T<sub>n</sub>, do the data also favor CA [common ancestry] over SA [separated ancestry]? This is a slightly different question, since now we’re asking whether the data favor CA over SA, not whether the fact that different data sets agree as to which tree is best has that evidential significance. In any event, there is a general feature of likelihood comparisons that is relevant here: *It is possible for data to discriminate among a set of hypotheses without saying anything about a proposition that is common to all the alternatives considered*

<sup>102</sup> Dice Sober (*op. cit.* 319, 320, 323, 324):

If evolutionary change proceeds gradually, there must be intermediate forms if X and Y have a common ancestor (Z). [...] given the assumption of gradualism, CA answers that they must have existed, while SA’s reply is that they may have. [...] There is an old motto that scientists often repeat: Absence of evidence is not evidence of absence. [...] What is true, without exaggeration, is that for many values of the relevant parameters, not observing a fossil intermediate provides negligible evidence favoring SA over CA – absence of evidence is almost valueless. If discovering a fossil intermediate provides evidence that favors the hypothesis that X and Y have a common ancestor, then discovering an intermediate fossil series provides even stronger evidence for the same conclusion. [...] What more stunning evidence could there be that the extant species X and Y stem from a common ancestor? The human eye finds it irresistible to connect the dots. [...] The same is true of the footprints on the beach. In a line of footprints that lead from the parking lot to the water’s edge, it is false that earlier footprints cause later ones; rather, they are effects of a common cause, a person walking.

<sup>103</sup> Dice Sober (*op. cit.* 324, 326, 327):

**ST:** *Si X, Y y Z son organismos vivientes o fósiles y el agrupamiento genealógico verdadero es (XY)Z, entonces es probable que X e Y se encuentren geográfica y temporalmente más cerca entre sí que lo que cualquiera esté de Z.*

Este principio de correlación entre forma (tácita), espacio y tiempo, no es exclusivo de Darwin ni de su interpretación en un marco evolutivo (*i.e.* como evidencia de monofilia). Según estudios histórico-filosóficos en el tema (Gould 1977, Winsor 1979, Bryant 1995, Wilkins 2009, Richards 2010, Rieppel 2016), una breve cronología suscita de teorías sobre paralelismos morfológicos, morfogenéticos *sensu lato* (ver sección II.1.3.3.1.1), paleontológicos, biogeográficos y filogenéticos, puede decir como sigue:

- 1) *Ley de Meckel-Serres* (Meckel 1821, Serres 1860; ver Gould 1977<sup>104</sup>). Fases embrionarias de organismos complejos corresponden con adultos maduros de organismos menos complejos. Se basa en la idea medieval heredada de *scala naturae* o ‘Gran cadena del ser’, que ordena secuencialmente cuanto existe, de los más simple a los más complejo (Lovejoy 1936; ver Lovejoy 2001); la cual, en su concepción post-renacentista, se ampara a su vez en la *Lex completio* (Principio de plenitud: “Todo cuanto puede ser, es”) y *Lex continui* (Principio de continuidad:

---

Darwin cites three types of evidence in *The Origin of Species* to support the hypothesis that species alive today share common ancestors. The first is that they possess telling similarities; for example, they share vestigial organs that are useless or worse than useless. The second is the existence of intermediate fossils. The third involves facts about biogeographical distribution. [...] suppose there exists a third species that is spatially intermediate between X and Y and that it has an intermediate phenotype. This is a new kind of datum. Spatial proximity and phenotypic similarity are now correlated. [...] Fossils are to time what biogeography is to space. [Darwin] ends with a thesis about the spatial and temporal consequences of propinquity of descent: "the more nearly any two forms are related in blood, the nearer they will generally stand to each other in time and space" ([1859]1964: 410). Darwin's idea might be put like this:

(ST) If X, Y, and Z, are extant organisms or fossils and the true genealogical grouping is (XY)Z, then it is probable that X and Y will be geographically more proximate to each other, and temporally closer to each other as well, than either is to Z.

I'll call this Darwin's *space-time* principle.

<sup>104</sup> Dice Gould (1977: 37, 46):

The same laws regulate ontogeny and the historical progression of species. Russell (1916, p. 236) designated this early nineteenth century version of recapitulation as the “Meckel-Serres Law” to distinguish it from Haeckel's evolutionary formulation. Both Meckel and Serres cited the unity of nature's laws to explain recapitulation: “The development of the individual organism obeys the same laws as the development of the whole animal series; that is to say, the higher animal, in its gradual development, essentially passes through the permanent organic stages that lie below it” (Meckel, 1821, p. 514). “The animal series and man seem to perfect themselves by the same laws” (Serres, 1860, p. 352) [...] Meckel accepts the premise that nature is unified by a single set of laws.

Como puede verse, una versión fuerte del Principio de Uniformidad de la naturaleza (PU) informa esta suposición metafísica sobre la existencia de leyes naturales unificadoras de paralelismos, operativas en todo tiempo y lugar. En el presente estudio se propondrá una versión epistemológica aún demandante de este principio (ver sección II.1.3.3.3).



“Todas las cualidades se dan de manera continua, no discreta; *natura non facit saltus*) de Leibniz.<sup>105</sup> Forma una jerarquía de orden lineal.<sup>106</sup> Es un paralelismo morfológico y morfogenético.

2) *Triple Paralelismo de Agassiz* (1857): La correlación entre distribución morfológica, morfogenética y registro fósil de organismos, revela el plan creativo de Dios y fundamenta la objetividad y naturalidad en taxonomía. Fases embrionarias de organismos vivientes y más complejos, corresponden con organismos maduros extintos más simples. Se basa en la teoría de Cuvier (1812) sobre cuatro *embranchements* en el reino animal, tipificados por la distinción e irreducibilidad estructural mutua entre sus planes corporales.<sup>107</sup> Forma varias jerarquías de orden lineal entre organismos de cada tipo o *embranchement*. Es un paralelismo morfológico, morfogenético y paleontológico.

---

<sup>105</sup> Dice Wilkins (2009: 81, 239):

The Great Chain view consisted of a number of related theses held in varying ways by its adherents. One of these, named by Lovejoy [1936: 52] the principle of plenitude, [...] In short, everything that can be, is, and the world is made to be every Thing it can be. This is where Leibniz’s doctrine of the *lex completio* came from. [...] However, the second plank of the Great Chain is the law of continuity (Leibniz calls it the *lex continui*)— that all qualities must be continuous, not discrete. [...] The provenance of the saying [...] —*natura non facit saltum*— is interesting. Usually associated with Linnaeus, it can be found also in Leibniz and even, in a form, in Albertus Magnus: “nature does not make [animal] kinds separate without making something intermediate between them, for nature does not pass from extreme to extreme *nisi per medium*” [quoted in Lovejoy 1936: 79]. The idea can be traced back to the views of Plotinus and Porphyry, and probably also to the Gnostic idea of emanation. Ray also used similar phrases: *Natura nihil facit frustra* (Nature makes nothing in vain) and *Natura non abundant in superfluis, nec deficit in necessariis* (Nature abounds not in what is superfluous, neither is [it] deficient in necessities)—in the *Wisdom of God* [quoted in Cain 1999a: 233]. This saying, adopted much later by Darwin, is also found in a similar form in Leibniz’s *New Essays*: “In nature everything happens by degrees, and nothing by jumps” [Leibniz 1996, Book IV, chapter 16, p. 473]. It is an expression of the Great Chain of Being.

<sup>106</sup> En lógica formal y teoría de conjuntos, una ‘relación’ (*i.e.* un producto cartesiano de conjuntos) es *lineal* si y solo si es de *orden parcial* (ver nota 104) y es *tricotómica*. Una relación es tricotómica si y solo si, para cualesquiera dos elementos en la relación, uno se relaciona con el otro, el otro con el uno o son iguales. Esto puede visualizarse como ristas, hileras o secuencias de elementos, uno delante del otro, siempre en línea y sin cortes, ramificaciones ni radiaciones. Es el tipo de orden necesario en la interpretación de secuencias de cosas similares como fases de un proceso transformacional (discutido en esta misma sección). Con ello, es el tipo de orden propio de la noción biológica de *linaje*: secuencias generativas de ancestros y descendientes, entre individuos del mismo rango (*e.g.* linajes de células, linajes de organismos, linajes de especies). Para una exposición detallada de esta noción lógico-conjuntista de gran relevancia en biología, ver Amor-Montaño (2011:21).

<sup>107</sup> Dice Agassiz (1857: 141, 159, 160, 169):

I have learned early, from the difficulties inherent in the subject, better to appreciate the wonderful skill, the high intellectual powers, the vast erudition, displayed in the investigations of Cuvier and his successors upon the faunæ and floræ of past ages. [...] The total absence of the highest representatives of the animal kingdom in the oldest deposits forming part of the crust of the globe, has naturally led to the very general belief that the animals which have existed during the earliest period of the history of our earth were inferior to those now living, nay, there is a natural gradation from the oldest and lowest animals to the highest now in existence. [However] It is only within the limits of the different orders of each class, that the parallelism between the succession of their representatives in past ages and their respective rank in the present period, is decidedly characteristic. [...] that the character of the succession of organized beings in past ages is such, in general, as to show a remarkable agreement with the embryonic growth of animals [...] the state of our knowledge in Embryology and Paleontology now justifies such a conclusion.

- 3) *Principio espacio-tiempo de Darwin* (1859): Los organismos más cercanos en origen genealógico, suelen ser más similares en morfología y fases de desarrollo embriológico, así como más cercanos en el registro fósil (tiempo) y distribución geográfica (espacio). Se basa en: i) Principio de divergencia (*i.e.* los miembros o variedades más divergentes de cada grupo son preservados, al tener menos competencia en la economía natural de la región que cohabitan con formas intermedias, las cuales se extinguen); ii) Teoría de la selección natural de variedades como mecanismo principal —aunque no exclusivo— en la formación de especies nuevas, con un factor importante de aislamiento geográfico en la obtención de aislamiento reproductivo entre especies. Forma una jerarquía ramificada o ‘árbol de la vida’ (*Tree of life*): orden parcial<sup>108</sup> entre grupos anidados, más o menos inclusivos entre sí según su grado de ancestría común relativa. Es un paralelismo morfológico, morfogenético, paleontológico, biogeográfico y filogenético.
- 4) *Ley Biogenética de Haeckel* (1866): La ontogenia es una breve ‘recapitulación’ de la filogenia, *i.e.* fases embrionarias de organismos vivientes corresponden con fases embrionarias de su ancestro hipotético extinto, cuyos adultos maduros podrían encontrarse en el registro fósil. Se basa en: i) Principios de *heterocronía* (*i.e.* ritmos diferentes) y *heterotropía* (*i.e.* posiciones espaciales diferentes) operativos durante el desarrollo embrionario; ii) teoría de ‘diferenciación’ de von Baer (1828; ver Rieppel 2016), *i.e.* fases embrionarias de organismos menos complejos corresponden con las de organismos más complejos, que luego se diferencian y complejizan durante el resto de su desarrollo); iii) Principio de divergencia y selección natural darwinianos; iv) Principio de progresión *sensu lato*, *i.e.* la selección natural lleva a un ‘progreso’ morfológico, de lo más simple a lo más complejo; v) triple paralelismo de Agassiz, pero como evidencia *consiliente* (ver sección II.1.3.3.2) de descendencia con modificación.<sup>109</sup> Forma jerarquías lineales ancestro-descendientes,

<sup>108</sup> En lógica formal y teoría de conjuntos, una relación es de *orden parcial* si y solo si es reflexiva, antisimétrica y transitiva; lo cual, en teoría de conjuntos, se ve como una relación de *inclusión* entre clases ( $A \subseteq B$ ): *A está incluida en B*; *i.e.* todo elemento de A, es elemento de B. La relación de inclusión forma estructuras jerárquicas, de clases contenidas en otras más grandes. Esta característica es lo que les da su lugar histórico persistente en diversos esquemas clasificatorios a los que es común, dentro y fuera de la biología. Papavero & Llorente-Bousquets (2006) y Papavero *et al.* 2009) usan este y otros conceptos lógico-conjuntistas como herramientas de fundamentación formal para la sistemática. Ver Amor-Montaña (2011: 21) y sección II.2.2.1.1.2. del presente estudio, para una exposición y discusión más amplia de esta noción lógico-conjuntista de relevancia enorme en sistemática.

<sup>109</sup> Dice Rieppel (2016: 47, 51):

These bloodlines are not accessible to direct observation, but they are revealed by the science of morphology, that is, comparative anatomy and morphogeny, comparative embryology. To doubt the validity of such inference of blood relationship from relative degrees of morphological similarity reveals nothing but a deficiency in philosophical sophistication. The evidence in favor of such inductive inference is overwhelming, as it is supported by an imposing consilience of independent lines of inquiry that come together in a threefold genealogical parallelism‡: a parallelism between phyletic (paleontological), ontogenetic (individual), and systematic development, the latter manifest in

como ramas dentro de la jerarquía general del ‘árbol de la vida’ (orden parcial). Es un paralelismo morfológico, morfogenético, paleontológico y filogenético.

Bryant (1995) expone y discute la existencia de un metaparalelismo entre los ‘triples’ paralelismos (forma, espacio y tiempo) de Agassiz, Haeckel y los tres métodos admisibles de polarización de caracteres en sistemática filogenética, según de Queiroz (1985):

- i) *Método del grupo externo* (M-Ex): La morfología del grupo externo aporta los caracteres plesiomórficos relativos.
- ii) *Método ontogenético* (M-Ont): La distribución más amplia de caracteres, en estudios ontogenéticos comparativos, aporta los caracteres plesiomórficos relativos. No confundir con el *criterio ontogenético de precedencia del carácter*, u ontogenético por ‘recapitulación’ (Hennig 1966: 95, 96); según el cual los caracteres de aparición más temprana durante la ontogenia, se consideran relativamente plesiomórficos.
- iii) *Método paleontológico* (M-Pal): La morfología de fósiles que se encuentran más abajo en el registro estratigráfico, aporta caracteres plesiomórficos relativos.

M-On es solo una ampliación de M-Ex para el estudio de estados inmaduros. La aplicación exitosa de M-Pal presupone un orden lineal estricto (*i.e.* sin reversiones) y ausencia de heterocronía filogenética (*i.e.* ritmos distintos de cambio evolutivo de caracteres entre grupos) en el grupo bajo estudio, lo que puede y suele no ser el caso. Por ejemplo, el único fósil conocido de Papilionidae Latreille, 1802, *Praepapilio colorado* Durden & Rose 1978, fue datado como de mediados del Eoceno; sin embargo, un fósil provee datos de antigüedad mínima, no del origen del grupo ni de sus caracteres asociados. Según M-Ex, una especie viviente y endémica de México, *Baronia brevicornis* Salvin, 1983, presenta los caracteres más plesiomórficos del género *Papilio* Linneo, 1758 y de todas las Papilionidae, incluso más plesiomórficos que *Praepapilio colorado*. Por otro lado, la distribución amplia de *Papilio*, que abarca cuatro regiones biogeográficas, solo ha podido ser explicada mediante la conexión espacial de dichas regiones durante la historia geológica terrestre; lo cual, aunado al requerimiento de existencia de plantas huésped, retrotrae la

---

ascending plant and animal classification. What Haeckel here referred to was the threefold parallelism invoked by the Swiss-born paleontologist Louis Agassiz. (1807–1873), founder of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University and staunch critic of Darwin. In his widely read *Essay on Classification of 1857*, Agassiz had discussed in creationist terms the phenomenon that the successive attainment of increasing levels of complexity in the course of ontogeny is mirrored both in the Fossil Record and in organismic classification. [...] Haeckel, in contrast, found this threefold parallelism to result from the Darwinian mechanisms of evolution, that is, variation and natural selection. [...] Natural selection in turn Haeckel tied to two subordinate laws of nature: the Law of Divergence, which results from the struggle of existence; and the Law of Progression [...] Haeckel’s well known general conclusion was: “Ontogeny is nothing but an abbreviated recapitulation of phylogeny.” It is evident that Haeckel’s Biogenetic Law was derived from Agassiz’s threefold parallelism.

datación del género, al menos, hasta mediados del Cretácico. Este caso ejemplifica la discusión entre criterios de polarización y filogenias obtenidas por vías diferentes, que en este caso incluye también a la biogeografía.<sup>110</sup>

Hennig (1966: 95–101; ver también Hamilton 2014: 47–62) propuso criterios adicionales a los tres anteriores en la polarización de caracteres, *e.g.* criterio corológico (*i.e.* la especie más lejana en geografía, o distinta en nicho ecológico, aporta los caracteres apomórfico relativos) y criterios especiales de correlación con caracteres ya polarizados. De este segundo grupo, la correlación *alométrica* (*i.e.* correlación entre procesos y ritmos diferentes de transformación en partes distintas de organismos), basada en ideas de Ludwig von Bertalanffy (1932, 1941, 1942, en Hennig 1966: 100; ver también Bertalanffy 2018) y de D’Arcy Thompson (1959), amerita una atención especial y será retomada más adelante (ver sección II.3.4). Lo más importante a destacar aquí es que, aunque un marco teórico es necesario y con su elección cambian las explicaciones posibles de paralelismos (Bryant 1995),<sup>111</sup> estos persisten interteóricamente como datos observacionales de correlación entre forma, espacio y tiempo. Desde la concepción evolutiva de estos paralelismos, puede observarse la indispensabilidad de la suposición de gradualismo, o existencia de intergrados, en la aplicación de estos criterios de clasificación y búsqueda de paralelismo entre los mismos. En la obra seminal de Darwin (1959) la suposición de gradualismo realiza, al menos, dos trabajos conceptuales:

- i) *Transformación conceptual de secuencias en tendencias hipotéticas.* Se requiere de evidencia observacional de gradualismo suficiente, ya sea en los caracteres (forma), en el registro fósil (tiempo) o en la distribución geográfica (espacio), tales que: “Estas diferencias se mezclan unas con otras en una serie indistinguible (*insensible*); y una serie [así] sugiere (*impresses*) en la mente la idea de un tránsito (*passage*) real” (Darwin 1859: 57). Es decir, el gradualismo suficiente dentro de una *secuencia* ordenada de formas, sugiere la hipótesis de un proceso generativo, o *tendencia*, entre las

---

<sup>110</sup> Gracias a Jorge Llorente-Bousquets por la sugerencia del ejemplo y la ayuda en su interpretación.

<sup>111</sup> Dice Bryant (1995: 197, 201, 214):

A "parallel" exists between the threefold parallelism of Agassiz and Haeckel and the three valid methods of polarity determination in phylogenetic systematics. The structural gradation among taxa within a linear hierarchy, ontogenetic recapitulation, and geological succession of the threefold parallelism resemble outgroup comparison, the ontogenetic method, and the paleontological method, respectively, which are methods of polarity determination in phylogenetic systematics. [...] Although a general view of progression in organismal history may be invalid, the progressive or directional sequence of character state changes that results in the characterization of a particular clade has considerable heuristic value. [...] The parallels among taxic gradation, ontogeny and geological history were unchanged but the explanation differed; the Divine plan of creation was replaced by descent with modification. [...] The patterns are constant, whereas the theoretical explanations differ, thus illustrating the necessity for methodological rules and theoretical preconceptions in the evaluation of empirical data.

mismas. Esta idea es clave en la transformación conceptual de caracteres clasificatorios (homólogos táxicos), en estados polarizables de un mismo carácter (homólogos transformacionales).<sup>112</sup>

- ii) *Garante de operatividad del Principio de divergencia en la especiación.* Se requiere asegurar la existencia de gradualismo morfológico intraespecífica suficiente, para garantizar la producción de especies nuevas como límites divergentes y seleccionados dentro de esa variación, cuyos intergrados se extinguen. El principio de divergencia opera, entonces, a través de dos mecanismos en la selección natural: *positivo*, en la preservación de organismos y variedades mejor adaptados a condiciones divergentes; *negativo*, en la eliminación de organismos y variedades peor adaptados, menos divergentes o más parecidos entre sí, entre los que la competencia en la economía natural es mayor (Fig. II.6).<sup>113</sup>

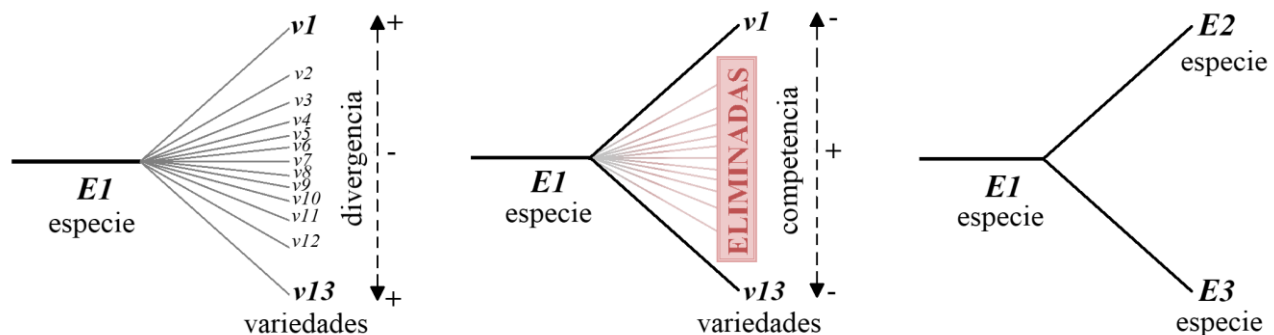


Figura II.6. Esquema ilustrativo de la operatividad del Principio de divergencia en el proceso de especiación, según Darwin (1859), a través de dos mecanismos: positivo, en la preservación de organismos y variedades más divergentes; negativo, en la eliminación de organismos y variedades menos divergentes.

<sup>112</sup> Dice Darwin:

Certainly no clear line of demarcation has as yet been drawn between species and sub-species—that is, the forms which in the opinion of some naturalists come very near to, but do not quite arrive at the rank of species; or, again, between sub-species and well-marked varieties, or between lesser varieties and individual differences. These differences blend into each other in an insensible series; and a series impresses the mind with the idea of an actual passage. (Darwin 1859: 57).

<sup>113</sup> Dice Darwin:

from the varying descendants of each species trying to occupy as many and as different places as possible in the economy of nature, there is a constant tendency in their characters to diverge. [...] I attempted also to show that there is a constant tendency in the forms which are increasing in number and diverging in character, to supplant and exterminate the less divergent, the less improved, and preceding forms. I request the reader to turn to the diagram illustrating the action, as formerly explained, of these several principles; and he will see that the inevitable result is that the modified descendants proceeding from one progenitor become broken up into groups subordinate to group. [...] Thus, the grand fact in natural history of the subordination of group under group, which, from its familiarity, does not always sufficiently strike us, is in my judgment fully explained. (*op. cit.* 358–360)

La persistencia interteórica de triples paralelismos —forma, espacio y tiempo— enmarcados por la suposición de gradualismo, junto con sus aplicaciones clave en un marco explicativo procesual (*i.e.* inferencia de causa común entre paralelismos e inferencia de estados de caracteres), ameritan su consideración seria como justificación independiente de la aplicación de PAR *sensu* PaC, contextualizado como TDM (mod RET), en la explicación monofilética de sinapomorfías *sensu lato* (*i.e.* apomorfías compartidas por al menos dos especies). La clave para justificar este enfoque unificacionista en la explicación de paralelismos, *i.e.* PCC *sensu* Pa, es la *consiliencia inductiva* como método para juzgar la veracidad y justificar la elegibilidad de una teoría o hipótesis científica parsimoniosa.

#### II.1.3.3.1.1. ‘Método genético’ y polarización previa de caracteres

La idea de que observar una secuencia gradual conduce a la inferencia de un proceso, incluso restringida al contexto de transformaciones entre formas biológicas, tampoco es una propuesta original de Darwin ni de su concepción evolutiva. De manera crucial, le antecede su formulación a través de ‘método genético’ de Johann W. von Goethe (1749–1832); la cual puede concebirse también como virtud epistémica, en tanto fundamento metodológico y criterio de demarcación para las ciencias en general.

Goethe es menos célebre por su obra científica que literaria e incluso plástica; sin embargo, como filósofo natural fue un teórico penetrante, investigador experimental riguroso y una referencia clave para la morfología idealista alemana, con la cual compitió —y de la que abrebó— la sistemática filogenética. Además de proponer una teoría del color que aventajó a la de Newton en varios aspectos,<sup>114</sup> fue quien

---

<sup>114</sup> Newton (1704) presentó su teoría de la luz y del color con base en pruebas geométricas rigurosas y en sus célebres experimentos con prismas. Según su teoría, la luz blanca está formada por todos los colores del espectro del arcoíris, en los cuales se puede descomponer y recomponer por procesos de refracción. Sin embargo, para sorpresa de algunos que repitieron los experimentos, Goethe entre ellos, éstos no se ven como Newton describe. La subsecuente teoría del color de Goethe (1810; ver Goethe 1840) es la descripción fenomenológicamente correcta: la luz blanca no está compuesta de colores, sino que estos emergen de la frontera entre luz y oscuridad, ya sea como ‘oscuridad iluminada’ (gama fría: índigo y cian) o ‘luz oscurecida’ (gama cálida: amarillo y rojo; el verde surge de la superposición de ambas gamas).

Wittgenstein (1977) dijo que la ‘teoría’ del color de Goethe no era una teoría (científica) en absoluto, pues no permitía predecir nada ni tenía experimento crucial (*i.e.* condiciones de falsación). Sin embargo, la teoría de Goethe explica de manera trivial fenómenos observables que la teoría de Newton ni siquiera considera, *e.g.* aberración cromática. En tanto fenomenología del color, su teoría es compatible con la teoría tricromática de Young (1802), quien explica la descomposición del espectro visible en tres colores básicos por un hecho fisiológico: son nuestros ojos los que tienen tres canales de fotorecepción. Las teorías aditiva y sustractiva del color de Goethe, corresponden con el funcionamiento de tecnologías contemporáneas de uso ubicuo: pantallas LED en colores (RGB, color aditivo) e impresiones en tintas de colores (CMY, color sustractivo). Dichas tecnologías se obtuvieron por otras vías, pero ahora se considera a Goethe como pionero en el tema.

Lo más relevante a destacar aquí, es que Goethe no llegó a esas ideas por vías evidenciales distintas a las de Newton, sino mediante la repetición rigurosa de sus experimentos y la descripción fiel de sus observaciones. Goethe se apejó estrictamente a su concepción fenomenológica de la ciencia: estudiar las cosas tal como aparecen, de modo que ‘el fenómeno se explique



propuso el término ‘morfología’ (*Morphologie*) como fundamento de la ciencia en general, y como teoría de la forma (*Gestalt*), formación (*Bildung*) y transformación (*Unbildung*) de cuerpos orgánicos en particular (Steigerwald 2002: 295). Según Miller (en Goethe 2009: 105 –112), Goethe aplicó en sus estudios sobre la ‘metamorfosis’ de las plantas (*Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*, 1790) lo que denominó ‘método genético’ (*genetic method* en Goethe 2009: 105; *Genetische Behandlung* en Bednarczyk 2012: 28), o en su versión más descriptiva, ‘método de despliegue del desarrollo’ (*entwickelnde entfaltende Methode* en Bednarczyk 2012: 33). Este método ‘genético’ consiste en la búsqueda del origen o ‘génesis’ de algo, junto con la develación de sus leyes transformativas, a través de la observación cuidadosa de sus variedades de formas, dispuestas de manera secuencial y ordenada; e.g. variación en formas de hojas y otras partes de plantas diversas, en busca de la ‘planta elemental’ (*Urpflanze*) que permita inferir las leyes de transformación entre formas vegetales posibles.<sup>115</sup>

El método genético no constituye un estudio de desarrollo organísmico u *Ontogenie sensu* Haeckel (1866), i.e. *Morphogenie* o *Entwicklungsgeschichte* individual (también *ontogenia sensu* Hennig 1965, 1966); sino una ‘morfogenia’ *sensu lato* en tanto estudios de morfología comparada entre organismos concretos, en aras de obtener sus leyes de generación y transformación *qua* formas instanciadas. La morfología idealista interpretó los ‘fenómenos elementales’ (*Urphänomene*) goetheanos como arquetipos *sensu* Owen (1843). La *Phylogenie* haeckeliana (*Morphogenie* o *Entwicklungsgeschichte* colectiva) interpretó al arquetipo como forma ancestral; la filogenética hennigiana asocia procesos morfogenéticos *sensu lato* con posibles eventos de especiación, a través de la producción de apomorfías y su operatividad en la Teoría de Descendencia con Modificación (TDM). La determinación de secuencias morfológicas, junto con su transformación conceptual en tendencias morfogenéticas, anteceden histórica e

---

a sí mismo’. Para una exposición y discusión detallada de ciencia goetheana en general, ver Bortoft (1996) y secciones II.2.2.1.1.1, II.3.1.4.2 del presente estudio.

<sup>115</sup> Dice Miller en Goethe (2009: 105 –112):

Goethe was deeply interested in scientific method [...] In a sketch of his distinctive approach to this type of investigation, written in the mid-1790s, he presents what he calls the “genetic method.” The term genetic here refers not to the science of genes, but rather to seeking the origin or genesis of things. He describes this method as follows: “If I look at the created object, inquire into its creation, and follow this process back as far as I can, I will find a series of steps. Since these are not actually seen together before me, I must visualize them in my memory so that they form a certain ideal whole. At first I will tend to think in terms of steps, but nature leaves no gaps, and thus, in the end, I will have to see this progression of uninterrupted activity as a whole”. [...] While Goethe saw this method as applicable to the overall metamorphosis of a plant, it is easier to see in a subset of that larger process—the sequence of changing leaf forms sequentially displayed on the stems of many plants. The images included here show six such leaf sequences, depicted in the order in which the leaves appear together on the stem. [...] The second part of the genetic method requires what Goethe called “exact sensory imagination.” We initially see the different leaves as discrete steps in a process, but since “nature leaves no gaps,” we need to consolidate these steps in order to apprehend nature’s continuous inner workings. [...] transforming the first into the second, the second into the third, and so on, following the process forward and backward, as nature has also done.

inferencialmente a su interpretación filogenética, que las requiere de antemano. Contra las pretensiones de neutralidad teórica del cladismo de proceso,<sup>116</sup> el ordenamiento y polarización de caracteres —a través de una teoría morfogenética u otro recurso auxiliar— son condiciones previas y necesarias para la inferencia de relaciones filogenéticas *sensu* Hennig (1965, 1966).

De manera crucial, el método genético requiere la observación directa de esas secuencias morfológicas ordenadas, para su interpretación como procesos morfogenéticos. Sin embargo, como se ha mencionado antes, el ordenamiento secuencial de caracteres es necesario, no suficiente, para su polarización: en numerosas ocasiones, un mismo proceso transformativo puede concebirse en ambas direcciones de manera coherente. Los criterios de polarización sugeridos por Hennig y otros, pueden entenderse como argumentos por analogía:<sup>117</sup> se comparan secuencias no polarizadas con alguna otra clase de objeto ya polarizado o polarizable, de modo que sus paralelismos permitan la inferencia de un orden común al todo y sean explicables por TDM. Así, factores importantes para una buena polarización, como parte del método genético en general, son: i) eficacia analógica por correlación paralela, al replantear el problema de polarización en contextos donde es menos problemático y heredar sus soluciones; ii) poder explicar paralelismos a través de una causa común, al subsumir grupos de regularidades a una regla más general, *i.e.* realizar una *consiliencia de inducciones*.

### II.1.3.3.2. Principio de Consiliencia Inductiva (PCI)

En su discusión sobre la importancia de unificación conceptual y teórica (explicativa y predictiva) en las ciencias, Richards (2010: 124–131) discute la influencia en la obra de Darwin de la *Consiliencia de Inducciones* (CI), propuesta en *The philosophy of the inductive sciences, founded upon their history* de su contemporáneo William Whewell (1840; 1984 en Richards 2010). Según su epistemología neo-kantiana

---

<sup>116</sup> Dicen Williams y Ebach (2014: 172—174):

Farris cited another passage from Patterson: “it is not necessary to polarize characters, or to sort them into primitive and derived, to find a cladogram that is unambiguously rooted” (Patterson 1988, 76). He then notes that Patterson’s resulting cladogram (1988, fig. 4.2) was indeed rooted, “but as Patterson’s method did not distinguish similesiomorphy from synapomorphy, it behaved like phenetic clustering” (Farris 2000, 427) [...] Many years later Nixon and Carpenter repeated this claim: “In Farris’ approach, character polarity is unimportant prior to a cladistic analysis” (Nixon and Carpenter 2012a, 162; emphasis in original) [...] Evidently, Colless, Patterson, and Nixon and Carpenter (among others) did see something of value in Meacham’s work, the source of the phrase “let the characters speak for themselves” [...] Which all sounds remarkably like Patterson: “demanding that the information within the character set dictates the polarity of characters”

<sup>117</sup> La analogía es un tipo de argumento inductivo *sensu lato*, en el cual las premisas enuncian correlaciones (horizontales) entre términos u oraciones de distintos contextos, para heredar relaciones inferenciales (verticales) de un contexto a otro (Hesse 1966; ver también sección II.2.2.1.1.4 del presente estudio). Lo más importante para obtener una analogía exitosa, es que la traducción de un problema en el contexto auxiliar sea menos problemática que en el original. En el caso de la polarización de caracteres, se requiere correlacionarlos, en paralelo, con objetos ya polarizados o más fácilmente polarizables.

(ver sección II.3.1.2.1), que plantea una oposición fundamental entre sujeto y cosa, teorías y hechos, ideas y sensaciones, Whewell define la ‘inducción’ (*induction*) como la ‘aplicación’ (*superinducement*) de ideas generales a grupos de cosas particulares, en la generación de ‘objetos’ (*objects*) de conocimiento, e.g. la idea de elipse se aplica al movimiento planetario, o la idea de tipo se aplica a clases de árboles similares entre sí.<sup>118</sup> Dicha regularidad procede de las reglas o leyes del pensamiento, que dictan la manera en que pueden generarse objetos al aplicarles ideas. La *Consiliencia de inducciones* (CI) se refiere a la subsunción de ideas a una más general, e.g. la idea de gravedad unifica el movimiento planetario, la caída de objetos en el mundo sublunar y el fenómeno de las mareas, cuyas respectivas leyes subsume a la ley de gravitación universal. En analogía con la jerga lógica, sobre lógicas de primer orden, segundo orden o superior, puede proponerse que la consiliencia de inducciones *sensu lato* es una inducción de segundo orden, aplicada a inducciones de primer orden; dicho de manera general (CI):

**CI:** *Inducción de orden superior aplicada a inducciones de órdenes inferiores.*

CI se alcanza mediante dos procesos más básicos: enlace de hechos (*colligation of facts*) y elucidación<sup>119</sup> de concepciones (*explication of conceptions*). El enlace de hechos es la inducción de primer orden, al enlazar hechos observacionales sobre cosas mediante ideas; la inducción de segundo orden se da en la elucidación conceptual, al obtener un concepto más claro que puede fungir como definición dentro

---

<sup>118</sup> Dice Whewell (1847: 149, en Richards 2010: 126):

[W]e see two trees of different kinds; but we cannot know that they are so, except by applying to them our Idea of the resemblance and difference which makes kinds. And thus Ideas, as well as Sensations, necessarily enter into all our knowledge of objects: and these two words express, perhaps more exactly than any of the pairs before mentioned, that Fundamental Antithesis, in the union of which, as I have said, all knowledge consists.

<sup>119</sup> La traducción propuesta se basa en la *explication* de Carnap (1950), que coincide con la de Whewell y que se traduce al español como ‘elucidación’. Aunque posee la misma relación de implicación lógica (*explicatum* → *explicandum*) que el modelo de Hempel (1959, 1965) de la explicación (*explanans* → *explanandum*), la elucidación carnapiana y whewelliana no son una explicación (*explanation*). La elucidación es la clarificación o desambiguación de un concepto precientífico, para llevarlo a un grado científico de exactitud y precisión. La relación entre *explicatum* y *explicandum* es de similitud, no de identidad (i.e. reflexiva y simétrica, pero no necesariamente transitiva), pues entonces sería inútil; se busca un concepto similar al original, pero no idéntico a él, sino mejorado. Dice Carnap (1950: 3):

**§ 2. On the Clarification of an Explicandum**

By the procedure of *explication* we mean the transformation of an inexact, prescientific concept, the *explicandum*, into a new exact concept, the *explicatum*. Although the *explicandum* cannot be given in exact terms, it should be made as clear as possible by informal explanations and examples. [...] The *explicandum* may belong to everyday language. The *explicatum* must be given explicit rules for its use, for example, by a definition which incorporates it into a well-constructed system of scientific either logicomathematical or empirical concepts.

La elucidación de conceptos puede llevar a la producción de explicaciones más generales, pero no son el mismo proceso: la elucidación es más básica. Por ello, tiene sentido su requerimiento por parte de Whewell en la obtención de CI, que posea la unificación teórica y ‘veracidad’ buscada, al explicar clases enlazadas de fenómenos diferentes.

de una teoría científica.<sup>120</sup> Al concebir el progreso científico como aumento en la clarificación de conceptos, Whewell propone la CI como *test* de la veracidad (*truth*) de la teoría científica en que se enmarca, *i.e.* CI constituye una virtud epistémica, en tanto justifica —por su valor alético— la preferencia por cierta teoría científica.<sup>121</sup> Esta veracidad se juzga en la medida en que una teoría es capaz de: i) enlazar y explicar por una causa común clases diferentes e inicialmente dispares de fenómenos; ii) realizar predicciones exitosas sobre clases de fenómenos diferentes a los utilizados en la formulación de la teoría (Snyder 2023: 3).<sup>122</sup> Esto fue el caso de la teoría evolucionista de Darwin (1859), erigida sobre el concepto elucidado y unificador de ‘selección natural’; según Richards (2010: 129), la CI fue una razón fuerte para Darwin en la aceptación y defensa de la veracidad de su teoría.<sup>123</sup>

La obra referida de Whewell (1840), que antecedió por casi 20 años a la de Darwin (1859), tuvo una influencia decisiva en él y en autores de obras posteriores en torno a la justificación de inferencias de monofilia y en la polarización de caracteres. Durante un periodo de resurgimiento anti-haeckeliano de la

---

<sup>120</sup> Dice Whewell (1984: 254, en Richards 2010: 128):

The Explication of Conceptions, as requisite for the progress of science, has been effected by means of discussions and controversies among scientists; often by debates concerning definitions; these controversies have frequently led to the establishment of a Definition ... the essential requisite for the advance of science is the clearness of the Conception.

<sup>121</sup> “The *Consilience of Inductions* takes place when an Induction, obtained from one class of facts, coincides with an Induction, obtained from another different class. This Consilience is a test of the truth of the Theory in which it occurs.” (Whewell 1984: 257, en Richards 2010: 129)

<sup>122</sup> Dice Snyder (2023: 3):

On Whewell’s view, once a theory is invented by discoverers’ induction, it must pass a variety of tests before it can be considered confirmed as an empirical truth. These tests are prediction, consilience, and coherence (see 1858b, 83–96). [...] Hypotheses ought to foretell phenomena, “at least all phenomena of the same kind,” [...] An even more valuable confirmation criterion, according to Whewell, is that of “consilience.” Whewell explained that “the evidence in favour of our induction is of a much higher and more forcible character when it enables us to explain and determine [i.e., predict] cases of a kind different from those which were contemplated in the formation of our hypothesis. The instances in which this have occurred, indeed, impress us with a conviction that the truth of our hypothesis is certain” (1858b, 87–8). Whewell called this type of evidence a “jumping together” or “consilience” of inductions. An induction, which results from the colligation of one class of facts, is found also to colligate successfully facts belonging to another class. Whewell’s notion of consilience is thus related to his view of natural classes of objects or events.

<sup>123</sup> Dice Richards (2010: 129):

While Whewell generally used examples from the most highly developed sciences of his day, physics and astronomy, this idea of consilience is usually seen to apply also to the arguments of his contemporary, Charles Darwin. In the last chapters of his *Origin*, Darwin argued that his theory of evolution by natural selection should be regarded as true because it makes sense of a variety of phenomena, from the patterns of similarity among organisms and classification, to embryological development, biogeography, vestigial traits and co-evolution. Through the explication of the concepts of natural selection and common descent, facts from all sorts of different domain can be colligated. The fact that the theory of evolution by natural selection unifies all this phenomena was taken by Darwin to be a strong reason to accept it as true (Darwin 1964: 458; Ruse 1998: 3).

Darwin (1959) cita a Whewell una sola vez a lo largo de todo el *Origen*, en el primero de los dos epígrafes con que inicia la obra (incluso antes de la página legal): “But with regard to the material world, we can at least go so far as this-- we can perceive that events are brought about not by insulated interpositions of Divine power, exerted in each particular case, but by the establishment of general laws.” W. Whewell: *Bridgewater Treatise*.” (Darwin 1859: ii)

morfología idealista, Tschulok (1910, en Rieppel 2016: 89–92) partió de una idea tipológica de ‘unidad en la variedad’ (*unité dans la vérité*) como fundamento clasificatorio; sin embargo, cambió de parecer ante la evidencia abrumadora, por CI, de la TDM. Esto ocurrió al concebirla como la única explicación ‘comprensible’ de: i) el gradualismo morfológica observable en la clasificación tipológica; ii) el triple paralelismo entre ontogenia, registro fósil y bieogeografía. La ‘comprensión’ (*comprehension*), en este contexto, quiere decir *consiliencia* entre esas clases de fenómenos, inicialmente desconexos pero enlazados y explicados por TDM. Como producto de estas reconsideraciones, Tschulok propuso el después llamado ‘principio de generalidad’ en la polarización de caracteres, *i.e.* la forma de distribución más amplia, en estudios de morfología comparada, aporta los caracteres plesiomórficos relativos (Rieppel 2016).<sup>124</sup>

De lo anterior, se desprende el valor epistemológico de CI como criterio independiente en la preferencia por hipótesis o teorías científicas unificacionistas, en la medida en que proveen de una sola explicación —y de predicciones sorprendentes— a clases enlazadas de fenómenos dispares. La hipótesis o teoría unificada resultante, debe tener al menos el mismo grado de adecuación empírica que las teorías o hipótesis respectivas de sus clases de fenómenos enlazados; además, debe preservar y explicar paralelismos interteóricos entre fenómenos de dichas clases. Por lo tanto, la aplicación exitosa de CI debe incluir una cláusula *ceteris paribus* de adecuación empírica global. Llámese a esto el *Principio de Consiliencia Inductiva* (PCI):

**PCI:** *ceteris paribus*, tiene preferencia la teoría o hipótesis más consiliente.

---

<sup>124</sup> Dice Rieppel (2016: 89–92):

Tschulok raised the question what this “true essence” could possibly be that is manifest in the *unité dans la variété* as revealed by relations of homology: “This unity in the multiplicity can be understood in two different ways, either in an idealistic, or in a realistic sense.” The idealistic conception considers the type to instantiate a spatiotemporally unconstrained Platonic idea; the realistic conception finds the type to instantiate blood-relationships. [...] The affirmative answer to the *Grundfrage* is based, according to Tschulok, not on the proof of any particular phylogenetic tree, but rather on the fact that without acceptance of descent we could not comprehend the graded similarity relations that are expressed in the natural system. Comprehension in this context meant once again consilience of evidence, that is, the fact that we can relate the hierarchy of the natural system with other, independently discovered regularities that prevail in nature, as those apparent in ontogeny, in the Fossil Record, and in biogeography. [...] The principle that Tschulok used to polarize morphological transformation series [...] was later dubbed the principle of generality. According to that principle, the more general condition of form is the original, primitive, or ancestral one, the less general is the derived, specialized, or descendant condition of form. [...] The three-fold parallelism that Agassiz had identified in classification, ontogeny, and fossil succession, and that Haeckel had infused with evolutionary meaning, Naef restated in terms of this principle of generality: a parallelism of morphological precedence, ontogenetic precedence, and stratigraphic precedence.

Así, se presenta a PCI como criterio interteórico para justificar la preferencia por hipótesis o teorías científicas basadas en aplicación maximal del PCC, en la medida que son capaces de elucidar una causa común de paralelismos interteóricos,. De este modo, cumplir PCI es justificación suficiente para la aplicación del principio de parsimonia PAR *sensu* Pa; en sentido lógico: PCI → PAR. De hecho, en el contexto de la sistemática filogenética, PCI es un requerimiento más demandante que la aplicación de TDM (mod RET). Aplicar TDM (mod RET) solo requiere la producción de una hipótesis filogenética parsimoniosa, con datos de algún sistema de caracteres. Aplicar PCI requiere la producción de una hipótesis filogenética parsimoniosa más abarcativa, que explique de manera conjunta los datos de varios sistemas caracteres y otra evidencia relevante (*e.g.* registro fósil o biogeografía); lo cual no es sino el procedimiento inferencial correcto ante nueva evidencia, según Fitzhugh (2006). Así, cumplir PCI, en el contexto de la sistemática filogenética, es suficiente para cumplir TDM (mod RET) (el cual, a su vez, le es necesario); en sentido lógico: PCI → TDM (mod RET).

De este modo, se obtiene un criterio epistemológico independiente y suficiente (no necesario) para la aplicación de TDM (mod RET), *i.e.* cumplir PCI *justifica lógica y epistemológicamente* la aplicación del principio de parsimonia (PAR) en sistemática filogenética. Este resultado, por sí solo, es valioso; a continuación, se presenta una versión aún más fuerte del mismo.

#### **II.1.3.3.3. Principio de Triple Consiliencia con Intergrados (3PCI)**

A lo largo de la sección II.1.3, se expusieron los puntos siguientes:

- i) Existencia histórica y contemporánea de paralelismos interteóricos entre forma, espacio y tiempo, que han formado parte de la justificación de naturalidad, objetividad o veracidad en sistemática, pre y post-evolucionista.
- ii) Importancia de estos paralelismos y su interpretación evolutiva en la aplicación y discusión de estrategias de polarización de caracteres en sistemática filogenética.
- iii) Importancia de la suposición de gradualismo, o existencia de intergrados suficientes, en aplicación de estos criterios de polarización.
- iv) Importancia central de la consiliencia, como virtud epistémica guía en la elección preferencial de teorías e hipótesis que maximicen la cobertura de explicaciones por causa común.
- v) Suficiencia de la consiliencia como justificación de la parsimonia filogenética.



Con base en este análisis, se propone el concepto de *Triple Consiliencia con Intergrados* (3CI) y al *Principio de Triple Consiliencia con Intergrados* (3PCI) como virtud epistémica, en la elección de hipótesis y teorías científicas en general, así como en la producción de hipótesis filogenéticas y polarización de caracteres en particular (toda vez que la hipótesis filogenética, o polarización correspondiente, se obtengan de correlaciones graduales de forma, tiempo y espacio):

**3CI:** *Si X e Y son tales que:*

- i) Poseen un alto grado de correlación en forma, espacio y tiempo.*
  - ii) Existen intergrados Z tales que  $X < Z < Y$  en esos tres aspectos.*
- Entonces es altamente probable que los aspectos correlacionados de X e Y se deban a una causa común.*

**3PCI:** *ceteris paribus, tiene preferencia la teoría o hipótesis más consiliente por 3CI.*

En el antecedente de 3CI, (i) es la condición de triple paralelismo, y (ii) es la condición de gradualismo; el consecuente es la inferencia abductiva de causa común, por consiliencia. La redacción propuesta es ontológicamente agnóstica *ex profeso*, fuera del requisito de que X e Y sean entidades o procesos individuales o individuables *sensu* Ghiselin (1969, 1977). Para ello, deben poseer concreción (*i.e.* finitud y localización espacio-temporal), continuidad interna (*i.e.* integración y cohesión entre sus partes) y capacidad de participar en procesos causales; ejemplos de estos individuos son: caracteres, sistemas (y subsistemas) de caracteres, semaforontes, organismos, especies y grupos monofiléticos.<sup>125</sup> En su construcción, 3CI incorpora la suposición de gradualismo (SG), el triple paralelismo en su versión más

---

<sup>125</sup> La tesis contemporánea sobre especies como individuos ontológicos, tiene su origen en el ‘nominalismo moderado’ de Ghiselin (1965; 1997) y su lista de criterios para adjudicar individualidad. Las especies son individuos, ante todo, por ser entidades históricas ubicadas espacio-temporalmente (*i.e.* son concretas) e internamente ‘continuas’, al poseer cohesión (*i.e.* sus partes tienen relaciones causales entre sí) e integración (*i.e.* sus partes se comportan como un todo en procesos). Los individuos no pueden ser definidos por propiedades (esenciales o no) o descripción alguna, solo señalados o individuados a partir de un bautismo ostensivo inicial. A diferencia de las clases, que son abstractas, los individuos son concretos, por lo que pueden participar en procesos (*i.e.* tienen relaciones causales con otras entidades concretas, *e.g.* las especies participan de la evolución por selección natural de variedades). Los individuos están sujetos a leyes científicas (*e.g.* las leyes de la física) pero no son sujetos de leyes científicas: no hay leyes para individuos, solo para clases.

Para el presente estudio, se consideró el requerimiento de que X e Y fuesen individuos o individuables *sensu* Haeckel para quien la individualidad de algo se da en la unidad de sus mecanismos generativos, ya sean ontogenéticos o filogenéticos (basado en Rieppel 2016); *i.e.* un individuo *sensu* Haeckel es una entidad o proceso monofilético *sensu lato*: algo cuyas partes tienen un origen común. Se descartó este requerimiento, pues es demasiado fuerte, vuelve redundante a 3PCI y circular en su aplicación como virtud epistémica independiente en la justificación de PAR.

general (TP) y la consiliencia de inducciones (CI) de manera integral; por lo cual es más ‘fuerte’ que su conjunción y que cada una de ellas por separado, *i.e.* las implica en sentido lógico:  $3PCI \rightarrow SG \ \& \ TP \ \& \ CI$ . En particular  $3PCI \rightarrow CI$  y se concluyó en la sección anterior que  $CI \rightarrow PAR$ ; por lo tanto, por transitividad de la implicación estricta,  $3PCI \rightarrow PAR$ , *i.e.* cumplir 3PCI es justificación *suficiente* en la aplicación del principio de parsimonia PAR *sensu* Pa.

Con base en estos resultados, el posicionamiento del presente estudio, sobre la controversia explorada a lo largo de la sección II.1.3, es que —de vuelta en el contexto filogenético que la motivó— 3PCI es el criterio epistemológico más demandante de aplicación maximal de PCC, y entonces la mejor justificación asequible del principio de parsimonia en sistemática filogenética, *i.e.* PAR *sensu* PaC.

#### **II.1.3.4. Modelo extendido de parsimonia (PAR+): resumen y relaciones lógicas**

Como producto de estas elucidaciones, se propone la definición del Modelo Extendido de Parsimonia (PAR+):

**PAR+:** *Parsimonia por gradualismo, triple paralelismo y consiliencia.*

A continuación, se presentan de manera sinóptica las definiciones y principios que lo componen, así como sus relaciones lógicas mutuas. En la sección II.1.3.4.1 se mostrará un ejemplo de aplicación de PAR+ que involucra estudios exocoriónicas de Llorente Bousquets y cols.

## Modelo extendido de parsimonia (PAR+)

*Parsimonia por gradualismo, triple paralelismo y consiliencia*

*ceteris paribus*: 'en igualdad de condiciones' (cláusula de adecuación empírica)

- **TDM *Teoría de Descendencia con Modificación***  
*Si el carácter  $\alpha$  existía entre los miembros de una especie ancestral  $h$ , la cual fue efecto de un evento de especiación anterior, y  $\alpha$  fue reemplazado por el carácter  $\beta$  durante la tocogenia de  $h$ , y  $h$  posteriormente experimentó especiación, entonces los miembros de las especies descendientes exhibirán el carácter  $\beta$ .*
- **Pa *Parsimonia sensu lato***  
*La teoría o hipótesis más parsimoniosa es la que minimiza el número de entidades o procesos requeridos para cumplir su función explicativa.*
- **PAR *Principio de parsimonia***  
*ceteris paribus, tiene preferencia la teoría o hipótesis más parsimoniosa.*
- **PaC *Parsimonia cladista***  
*La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que minimiza el número de cambios evolutivos requeridos para explicar los caracteres observados en conjunto.*
- **PaC1 *Parsimonia cladista 1***  
*La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que minimiza el número de homoplasias requeridas para explicar los caracteres observados en conjunto.*
- **PAC1' *Parsimonia cladista 1'***  
*La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que maximiza el número de sinapomorfías requeridas para explicar los caracteres observados en conjunto.*
- **PaC2 *Parsimonia cladista 2***  
*Solo las sinapomorfías, no las simplesiomorfías, son evidencia de relaciones filogenéticas entre grupos (i.e. de monofilia).*
- **PU *Principio de Uniformidad de la naturaleza***  
*La naturaleza es uniforme, i.e. homogénea en el espacio y el tiempo.*
- **PI *Principio de Inducción sensu lato***  
*Lo aún no observado será como lo ya observado del mismo tipo.*
- **PCC *Principio de Causa Común***  
*Si X e Y están correlacionados, entonces X es causa de Y, Y es causa de X o ambos poseen una causa común.*
- **RET *Requisito de Evidencia Total***  
*Debe considerarse toda la evidencia relevante en conjunción al producir y evaluar una hipótesis explicativa.*

- **TDM (mod RET)** *TDM módulo RET*  
*Aplicación maximal de TDM supeditada a RET.*
- **CI** *Consiliencia de Inducciones sensu lato*  
*Inducción de orden superior aplicada a inducciones de órdenes inferiores.*
- **PCI** *Principio de Consiliencia Inductiva*  
*ceteris paribus, tiene preferencia la teoría*  
*o hipótesis más consiliente.*
- **3CI** *Triple Consiliencia con Intergrados*  
*Si X e Y son tales que:*  
*i) Poseen un alto grado de correlación en forma, espacio y tiempo.*  
*ii) Existen intergrados Z tales que  $X < Z < Y$  en esos tres aspectos.*  
*Entonces es altamente probable que los aspectos correlacionados*  
*de X e Y se deban a una causa común.*
- **3PCI** *Principio de Triple Consiliencia con Intergrados*  
*ceteris paribus, tiene preferencia la teoría*  
*o hipótesis más consiliente por 3CI.*

#### RELACIONES LÓGICAS:

$$\begin{array}{l}
 \mathbf{PI} \rightarrow \mathbf{PU} \rightarrow \mathbf{Pa} \\
 \mathbf{PaC} \rightarrow \mathbf{Pa} \\
 \mathbf{PaC1'} \leftrightarrow \mathbf{PaC1} \leftrightarrow \mathbf{PaC} \rightarrow \mathbf{PaC2} \\
 \\
 \mathbf{3PCI} \rightarrow \mathbf{PCI} \rightarrow \mathbf{TDM (mod RET)} \rightarrow \mathbf{PAR} \rightarrow \mathbf{PCC}
 \end{array}$$

#### II.1.3.4.1. Ejemplo de aplicación de PAR+: hipótesis de Klots (hK)

En esta sección, se presenta un ejemplo de aplicación del Modelo extendido de parsimonia Extendida (PAR+) al estudio y evaluación de una hipótesis en sistemática filogenética de Pieridae: la llamada ‘hipótesis de Klots’. El principal motivo de elección este ejemplo, es la incorporación de vías evidenciales diversas en su discusión, entre las cuales se incluye el análisis de caracteres exoriónicos por parte de Llorente-Bousquets y cols. (Hernández-Mejía *et al.* 2015). Los principales objetivos de esta sección son: i) evaluar las aportaciones del uso de caracteres exocoriónicos en su discusión, según los resultados obtenidos; ii) evaluar el grado de adecuación de la hipótesis al modelo PAR+, en función de su grado de cumplimiento del Principio de Triple Consiliencia con Intergrados (3PCI).

En su monografía *A generic classification of the Pieridae (Lepidoptera) together with a study of the male genitalia*, Alexander B. Klots (1931–1933) ofreció un estudio comprensivo en sistemática filogenética pre-hennigiana de la familia Pieridae, basado en descripciones morfológicas detalladas de múltiples caracteres presentes en machos y hembras (*e.g.* forma, venación y coloración alar; longitud y forma de antenas y palpos). Klots complementó su estudio con descripciones e ilustraciones de genitales masculinos de especies de varios géneros de la familia; sin embargo, consideró esos resultados insuficientes para fines taxonómicos, al no encontrar caracteres genitales de distinción constante a niveles sub ni supraespecífico.<sup>126</sup> En particular, mediante un estudio comparativo entre caracteres alares, Klots propuso la existencia de dos subgrupos al interior del género *Leptophobia*; sin embargo, al no encontrar evidencia de esa división en los caracteres genitales de las especies correspondientes, no los consideró subgéneros (Figs, II.7, II.8).<sup>127</sup> En el presente estudio, se entiende por ‘hipótesis de Klots’ *sensu lato* (hK), la hipótesis filogenética sobre la existencia de dichos subgrupos, en tanto subgrupos monofiléticos:

**hK:** *Existencia de dos subgrupos monofiléticos en el género Leptophobia, acordes con la propuesta de división de Klots (1931–1933).*

La hipótesis de Klots *sensu stricto* (hKss) se basa en la distribución de los caracteres alares considerados, que busca explicar por monofilia; hK es una afirmación más débil y general, al solo hipotetizar la existencia de los subgrupos monofiléticos propuestos por Klots; en sentido lógico, hKss → hK.

---

<sup>126</sup> Dice Klots (1931–1933: 150):

The penis shows a great deal of variation as regards length (cf. *Leptophobia* and *Moschoneura*), shape (cf. *Colias*, *Pereas* and *Dixeia*), presence or absence of the basal prong, and armament. [...] There is thus no lack of characters for both taxonomic and phylogenetic use, although the genitalia of the family show far less differentiation than in practically any of the other families of the *Lepidoptera*. The male genitalia must be used as characters with great care, and only after the examination of sufficient series of specimens, but when so used they present facts which the careful worker cannot afford to slight or ignore.

Tradicionalmente, la morfología genital se considera de valor especial en sistemática entomológica por dos motivos correlacionados: i) su intervención directa en la cópula y con ello en la reproducción; ii) el alto grado de diferencia interespecífica que pueden alcanzar; lo cual funciona como mecanismo adicional de aislamiento reproductivo, al imposibilitar la cópula entre parejas de especies diferentes. En ocasiones, se refiere a este mecanismo como sistema de ‘llave-cerradura’ en los genitales de insectos.

<sup>127</sup> Dice Klots (*op. cit.* 214, 215):

LEPTOPHOBIA Butler ('70b) pp. 35, 45, *eleone* Hewitson, des. in O. D. *Generic characters*: Antenna very long, with somewhat gradual club; palpus with third joint slender, as long as or longer than second; [...] The species fall into two groups, those with lustrous underside of the secondary and with short *mdc* of both primary and secondary, and those with non-lustrous underside of the secondary and long *mdc*. Of the latter the author has examined only *caesia* (*tenuicornis*) and *cinerea*. *Olympia* appears to be somewhat transitional to these in the length of the discocellular. The author has been unable to distinguish any constant genitalic characters between these groups, and so does not consider them of subgeneric rank.

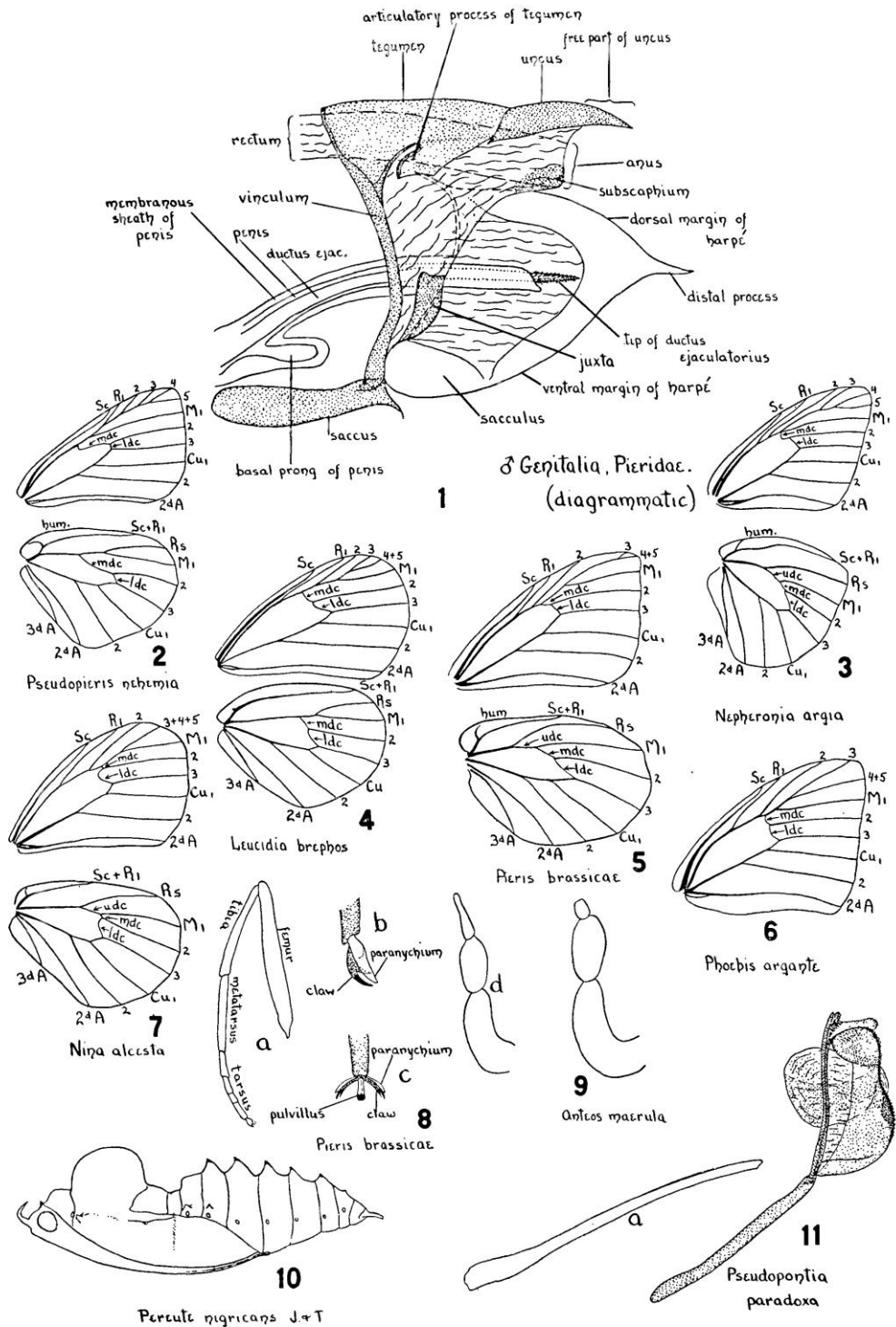


Figura II.7. Esquemas letrados de caracteres morfológicos selectos en especies de la familia Pieridae. Estos comprenden: morfología genital masculina generalizada; tipos de formas y patrones de venación alar; patas, palpos y ejemplos de crisálida y cápsula genital masculina, con su edeago. Tomado de Klots (1931–1933: *Plate V*).



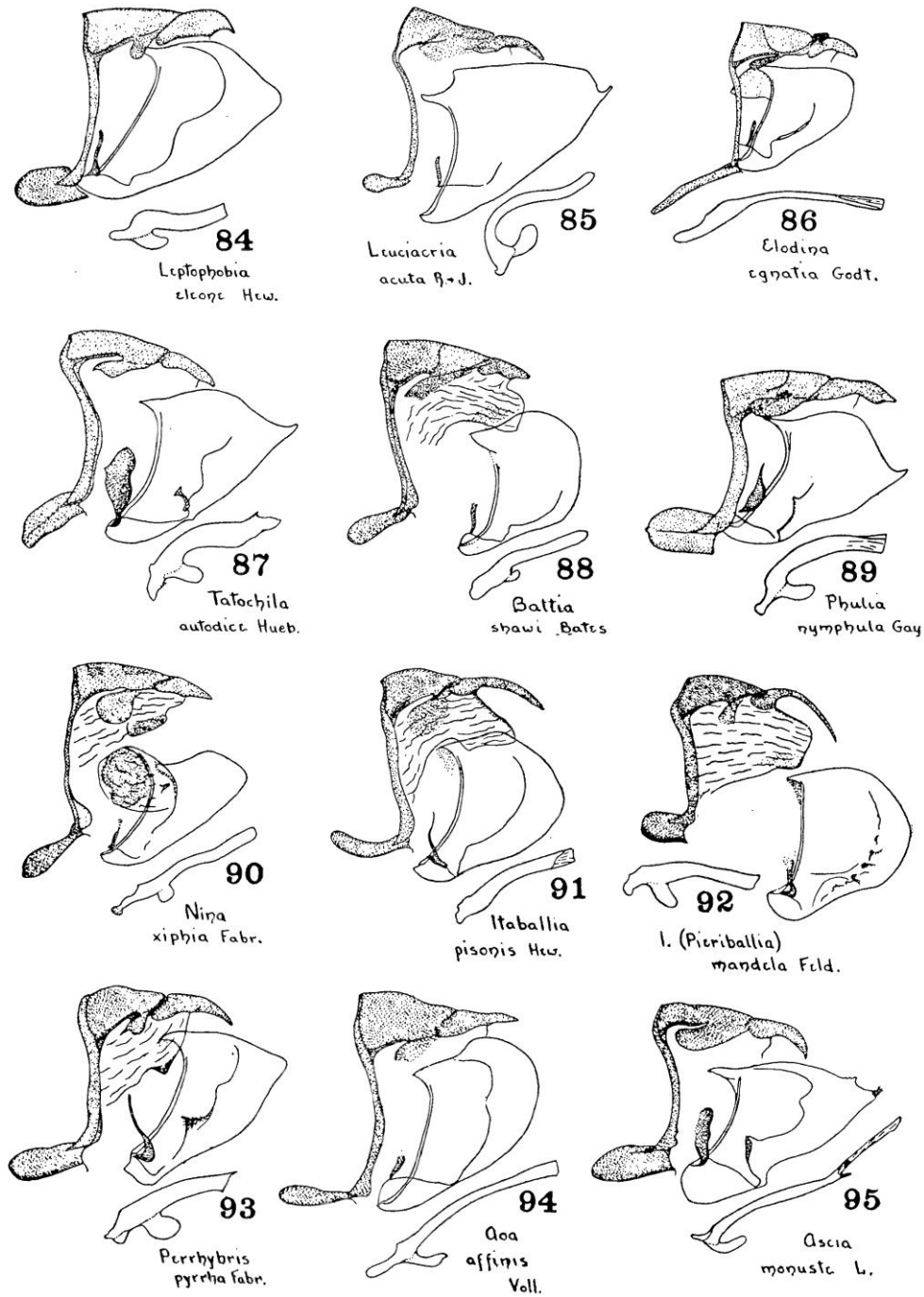


Figura II.8. Esquemas de cápsulas genitales y edeagos de especies pertenecientes a varios géneros de la familia Pieridae. El autor propuso la existencia de una subdivisión del género *Leptophobia* basada en caracteres alares; pero no pudo corroborarla con caracteres genitales, por lo que no dio a los grupos resultantes el rango de subgéneros. Tomado de Klots (1931–1933: *Plate XII*).

En su artículo *Morfología del Corion en Leptophobia (Lepidoptera: Pieridae) e Importancia Taxonómica*, Hernández-Mejía *et al.* (2015) retoman hK y la discuten mediante criterios adicionales. Dicen los autores (*op. cit.* 363):

Las especies de *Leptophobia* se integran en dos grupos notablemente distintos por sus caracteres [...] Muchas especies son multivoltinas; casi siempre están asociadas con hábitats de montaña y pradera (1000-2500 msnm). En particular, un grupo de especies habita el margen de bosques montanos andinos, en la vegetación arvense y ruderal; aunque a menudo también se les observa en la vegetación riparia. Otro grupo es más frecuente en el sotobosque. [...] Klots dividió el género en dos grupos: 1) especies con las AP [alas posteriores] lustrosas (brillantes) en vista ventral y la vena disco celular media corta (mdc), y 2) especies que no presentan las AP lustrosas y mdc larga; caracteres que fueron corroborados en los ejemplares estudiados de todas las especies. Es importante mencionar que al analizar los caracteres genitales, Klots no pudo distinguir constancia entre ambos grupos; por lo tanto no los consideró como subgéneros.

De este modo, los autores introdujeron los hábitos de vuelo como un criterio adicional de subdivisión del género que también puede explicarse por hK. La hipótesis de Klots *sensu stricto* (hKss), basada en morfología alar, constituye un paralelismo entre dos tipos de formas: venación discocelular corta ( $V_1$ ) vs. larga ( $V_2$ ), y textura ventral lustrosa ( $T_1$ ) vs. opaca ( $T_2$ ). La propuesta de Hernández-Mejía *et al.* constituye un criterio etológico, ecológico y finalmente espacial, al basarse en la relación de los organismos con su medio: hábitos de vuelo en sitios abiertos ( $H_1$ ) vs. en sotobosque ( $H_2$ ). Así, los autores muestran la existencia de un paralelismo entre dos aspectos de forma y uno espacial, explicables por hK de manera conjunta, *i.e.* permiten hipotetizar la división de *Leptophobia* en dos subgrupos monofiléticos, en consideración de la venación y textura alares, junto con hábitos de vuelo ( $VTH_1$  |  $VTH_2$ ).

El resultado anterior es valioso por sí solo, en tanto aproxima hK a cumplir los requerimientos altamente demandantes —*ex profeso*— de 3PCI, en la abducción de una hipótesis monofilética como explicación parsimoniosa de dichos paralelismos. Sin embargo, el resultado principal defendido por Hernández-Mejía *et al.* (*op. cit.* 363) es la propuesta de un tercer criterio morfológico, también explicable por hK, basado en caracteres exocoriónicos:

Entre las siete especies de *Leptophobia* se reconocen tres formas de huevo: elipsoidal oblonga, barrilete, y obovada (Figs. 3, 4). Con base en la presencia o ausencia de ejes cortos, protuberancias y retícula, las especies se pueden separar en tres grupos distintos: A, B, y C. Esta división de los huevos se asemeja con la propuesta de división en grupos para los imagos por Klots (1931-1933), la cual incluye a las especies de este trabajo.

La semejanza referida por los autores con la hipótesis de Klots, se obtiene a partir de la identificación de dos subsistemas de caracteres exocoriónicos en Pieridae: tipos de ejes (cortos o largos) y tipos de

proyecciones periapicales (protuberancias o abultamientos) (Fig. II.9). Los resultados de su análisis muestran una distribución explicable por hK de dichos caracteres exocoriónicos, al dividir las especies de *Leptophobia* en dos subgrupos: de exocoriones con ejes cortos y con protuberancias ( $E_1$ ) vs. sin ejes cortos y con abultamientos ( $E_2$ ). Este paralelismo adicional permite reformular hK en términos de cuatro vías evidenciales, que comprenden tres aspectos de forma y uno espacial, explicados consilientemente por la monofilia de cada subgrupo (Fig. II.10): venación y textura alares, hábitos de vuelo y caracteres exocoriónicos ( $VTHE_1$  |  $VTHE_2$ ). Si 'X' denota un cuerpo de evidencia explicable por hK, puede llamarse 'hipótesis de Klots módulo X' —hk (mod X)— a su versión correspondiente:

**hK (mod X)** = hipótesis de Klots (módulo X)

e.g. **hK (mod VTHE)** = hipótesis de Klots (módulo  $VTHE_1$  |  $VTHE_2$ )

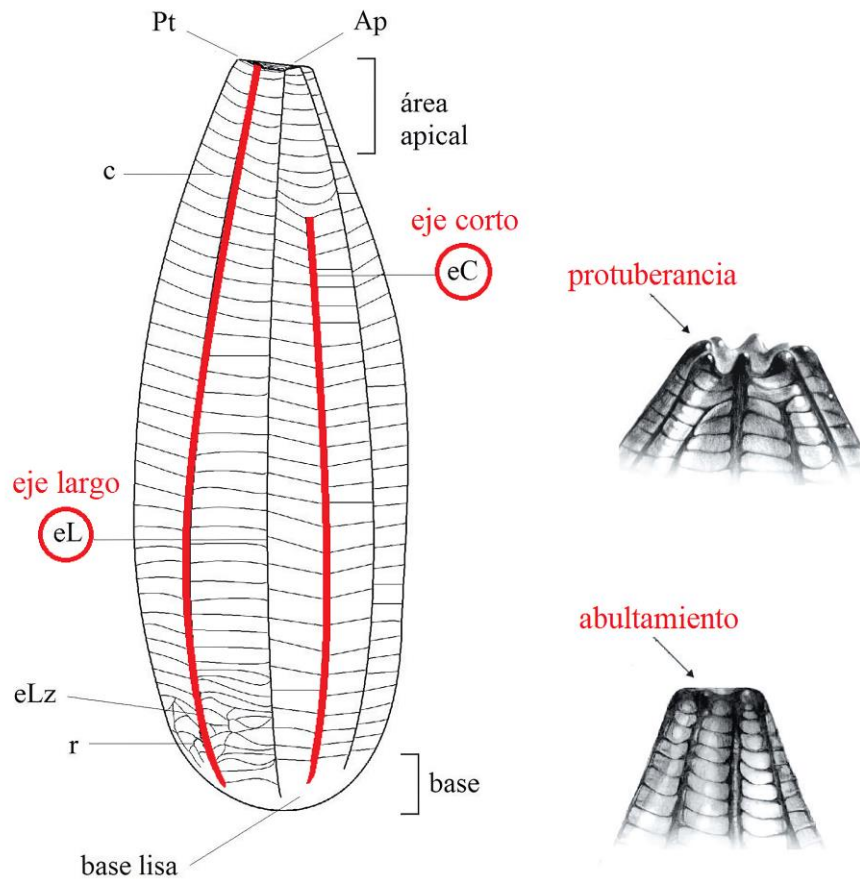
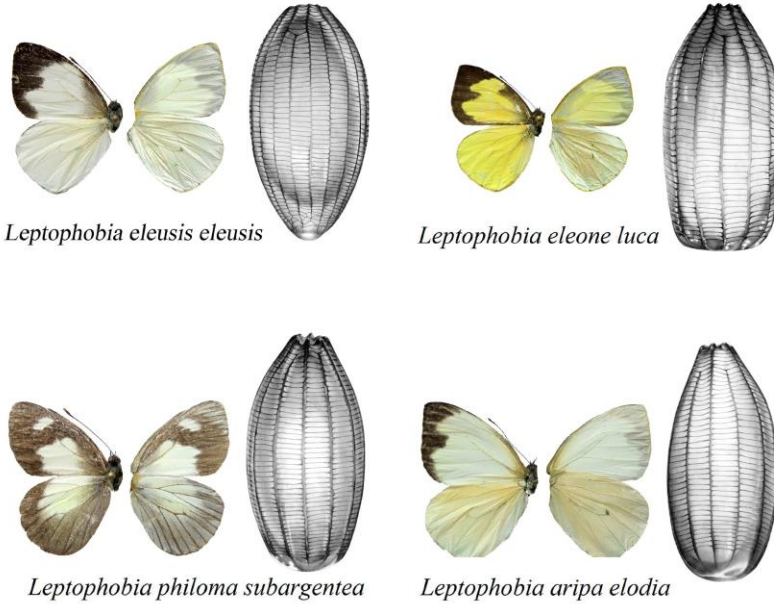


Figura II.9. Esquemas generales de huevos de Pieridae. Se resaltan en rojo los caracteres diagnósticos que los autores utilizaron en la discusión de la hipótesis original de Klots, con la subsecuente división del género *Leptophobia* en dos subgrupos: especies de exocoriones con ejes cortos y con protuberancias vs. sin ejes cortos y con abultamientos. Modificado de Hernández-Mejía *et al.* (2015: Figura 2).

### hK (mod VTHE)

hipótesis de Klots (módulo VTHE<sub>1</sub> | VTHE<sub>2</sub>)



*Leptophobia eleusis eleusis*

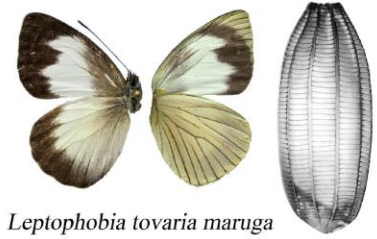
*Leptophobia eleone luca*

*Leptophobia philoma subargentea*

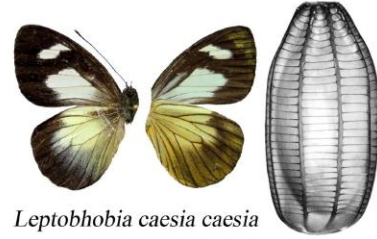
*Leptophobia aripa elodia*

#### VTHE<sub>1</sub>

- V<sub>1</sub> venación discocelular corta
- T<sub>1</sub> textura ventral lustrosa
- H<sub>1</sub> hábitos de vuelo en sitios abiertos
- E<sub>1</sub> exocorion con ejes cortos  
y con protuberancias



*Leptophobia tovaria maruga*



*Leptophobia caesia caesia*



*Leptophobia cinerea cinerea*

#### VTHE<sub>2</sub>

- V<sub>2</sub> venación discocelular larga
- T<sub>2</sub> textura ventral opaca
- H<sub>2</sub> hábitos de vuelo en sotobosque
- E<sub>2</sub> exocorion sin ejes cortos  
y con abultamientos

Figura II.10. Representación de la hipótesis de Klots módulo VTHE —hk (mod VTHE)— obtenida por consiliencia a partir del paralelismo entre tres aspectos de forma y uno espacial: venación y textura alares, hábitos de vuelo y caracteres exocoriónicos (VTHE<sub>1</sub> | VTHE<sub>2</sub>). Modificado de Hernández-Mejía *et al.* (*op. cit.* Figuras 1, 3, 4).

A continuación, se discuten aspectos destacados de hK (mod VTHE), según: i) aportaciones en la incorporación de caracteres exocoriónicos; ii) grado de adecuación al Principio de Triple Consiliencia con Intergrados (3PCI).

i) *Aportaciones en la incorporación de caracteres exocoriónicos a hK (mod VTHE).* Como se mencionó, Klots no consideró subgéneros a los subgrupos de *Leptophobia* delimitados con caracteres alares, al no encontrar evidencia consistente con esa división entre los caracteres genitales masculinos, considerados de relevancia taxonómica mayor. La incorporación de caracteres exocoriónicos puede

considerarse una enmienda en ese sentido, toda vez que el exocorion se considere, no como parte del embrión contenido en un huevo fertilizado, sino como estructura derivada de los genitales (ovariolas) de la hembra que los genera. En términos hennigianos (Hennig 1965, 1966), esto se refiere a considerar al exocorion un sistema de caracteres, no del semaforote ‘huevo’, sino del semaforote ‘imago hembra con huevos maduros en sus ovariolas’. Esto no es la concepción estándar en literatura de estudios exocoriónicos en Lepidoptera; pero es parte integral de la propuesta de Llorente-Bousquets y cols., en cuyo marco se realizó el trabajo de Hernández-Mejía *et al.* (2015). De este modo, en tanto rasgos genitales femeninos, los caracteres exocoriónicos constituyen un tipo de evidencia más cercana a la búsqueda por Klots, en la discusión y defensa de hK.

Una aportación adicional del uso de caracteres exocoriónicos, emerge de que el primer paralelismo formal-espacial, entre caracteres alares y hábitos de vuelo, puede explicarse sin recurso a una hipótesis de monofilia, *i.e.* sin necesidad de hK. Esto ocurre porque la presencia de alas claras y lustrosas en especies de vuelo en sitios abiertos, contra la presencia de alas oscuras y opacas en especies de vuelo en sotobosque (TH<sub>1</sub> | TH<sub>2</sub>), puede explicarse en sentido funcional<sup>128</sup> mediante un mismo mecanismo adaptativo: el

---

<sup>128</sup> En filosofía de la ciencia, se llama explicación ‘funcional’ a aquella según la cual: "dadas ciertas condiciones internas  $C_i$  del sistema  $S$ , y ciertas condiciones externas  $C_e$  de su entorno, el rasgo  $I$  produce en las condiciones  $C_i$  y  $C_e$  la satisfacción de una condición  $N$  necesaria para el correcto funcionamiento de  $S$ . [...] Esto conecta con las explicaciones teleológicas [que] dependen de fines con los que se desarrollan ciertas acciones" (Díez & Moulines 1997: 261, 263, 264, basados en Hempel 1959, Nagel 1961 y Wright 1973, 1976). Según Aristóteles (*Física* II 3 194b16–195a10; *Metafísica* V 2 1013a26–34), hay cuatro tipos de causas: material, formal, eficiente y final; *e.g.* un cáliz tiene como causas: material, el oro; formal, su diseño; eficiente, el arte de la orfebrería; final, beber vino. En una explicación funcional se busca la causa final o ‘teleonómica’ *sensu* Mayr (1982: 11, 48, 88); en *Analíticos Segundos* (98a1–8), se dice que el término medio de un silogismo es explicativo del funcionamiento de cierto rasgo (término mayor) poseído por cierto grupo (término menor), *e.g.* Aristóteles (*op. cit.* 98b6–10, Richards 2010: 26) explica por causa eficiente que las viñas (C) pierden sus hojas (A) porque son de hojas anchas (B):

En efecto, sea *perder las hojas* aquello sobre lo que <ponemos> A, *de hojas anchas* <aquello> sobre lo que <ponemos> B, y *viña* sobre lo que <ponemos> C. Entonces, si A se da en B (pues toda <planta> de hojas anchas pierde sus hojas) y B se da en C (pues toda viña es de hojas anchas), A se da en C, y toda viña pierde sus hojas. La causa es B, el medio.

Puesto en forma silogística, con A = [planta que] pierde hojas, B = [planta] de hojas anchas y C = viña:

*Toda B es A*

*C es B*

∴ *C es A*

Sin embargo, Aristóteles (*op. cit.* 98b10–16) también explica por causa final que las viñas (Z) son de hojas anchas (D) porque pierden sus hojas (E); *i.e.* son anchas porque su función es perderse (en temporada de secas):

Pero también es posible demostrar que la viña es de hojas anchas por <el hecho de> perder sus hojas. En efecto, sea *D de hojas anchas*, *E perder las hojas*, y *viña* en lugar de Z. Entonces E se da en Z (pues toda viña pierde sus hojas) y D en E (pues todo lo que pierde sus hojas es de hojas anchas): luego *toda viña es de hojas anchas*. La causa es el perder las hojas.

Puesto en forma silogística, con D = [planta] de hojas anchas, E = [planta que] pierde hojas y Z = viña:

*Toda E es D*

*Z es E*

∴ *Z es D*

En este caso, E es el término medio y explicativo en sentido funcional.

mimetismo de las mariposas con su entorno, producto de la necesidad de esconderse de depredadores. Así, las texturas alares y los hábitos de vuelo podrían considerarse aspectos de un mismo fenómeno (ecológico), en lugar de dos fenómenos (morfológico y etológico) enlazados y explicados por consiliencia mediante una hipótesis de monofilia. Por su parte, la subdivisión en dos grupos por caracteres exocoriónicos ( $E_1$  |  $E_2$ ) no se explica mediante dicho mecanismo mimético; por ende, su correlación con los aspectos anteriores ( $THE_1$  |  $THE_2$ ) y con los tipos de venación alar ( $VTHE_1$  |  $VTHE_2$ ) conforma un paralelismo más claro, que constituye una base empírica más fuerte para la abducción de monofilia en cada grupo, a través de hK (mod VTHE).

ii) *Grado de adecuación de hK (mod VTHE) al Principio de Triple Consiliencia con Intergrados (3PCI)*. Justificar la aplicación de 3PCI en la abducción de una hipótesis explicativa por consiliencia, conlleva mostrar el mayor grado posible de adecuación con el antecedente de 3CI, *i.e.* cumplimiento de las condiciones de triple paralelismo, en forma, espacio y tiempo, así como de existencia de intergrados en esos tres aspectos. Como se mostró, hK (mod VTHE) —*i.e.* la reformulación de hK según Hernández-Mejía *et al.* (2015)— se basa en cuatro paralelismos: uno espacial y tres de forma. Por economía argumentativa, aquí se consideró a la morfología exocoriónica como un solo aspecto adicional; pero los tipos de ejes (corto o largo) y de proyecciones periapicales (protuberancia o abultamiento) pueden considerarse por separado, toda vez que no necesariamente se observan juntos en otros grupos de Pieridae; lo cual da un total de cinco paralelismos, cuatro de forma y uno de espacio.

En principio, hK (mod VTHE) no incluye paralelismos en tiempo ni gradualismo explícito de aspectos, *e.g.* no considera intergrados entre alas lustrosas ( $V_1$ ) y alas opacas ( $V_2$ ). Los hábitos de vuelo de algunas especies en vegetación riparia (Hernández-Mejía *et al.* 2015: 363) podrían considerarse un intergrado entre hábitos de vuelo en sitios abiertos ( $H_1$ ) y en sotobosque ( $H_2$ ). Sin embargo, la evidencia más relevante de presencia de intergrados se encuentra en las proyecciones periapicales exocoriónicas, según un trabajo posterior de Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Uribe *et al.* 2021b: 308); en el cual son reconceptualizadas —mediante un modelo geométrico— como un proceso morfogenético continuo de diferenciación periapical en Pieridae (ver sección I.2.2.8, Fig. I.78). En suma, hK (mod VTHE) no cumple todos los criterios requeridos por el antecedente de 3CI, para justificar con suficiencia lógica la inferencia de una hipótesis monofilética consiliente. Sin embargo, 3PCI es un criterio gradual en tanto estipula la preferencia por la teoría o hipótesis ‘más consiliente’ por 3CI. Es claro que hK (mod VTHE) posee un grado mayor de adecuación a 3CI que hK (mod VT) (*i.e.* hKss, tal como fue propuesta por Klots); por ende, resulta un mejor candidato a explicación parsimoniosa por monofilia, según 3PCI.



Finalmente, es de importancia crucial entender que, aún si sus cladogramas poseen la misma topología, cada una de las versiones de hK analizadas constituye *de facto* una hipótesis filogenética diferente. Como se mostró a través del argumento de Fitzhugh (2006; ver secciones II.1.2, II.1.3), ninguna cantidad de caracteres adicionales sirve como evidencia contrastativa para el *test* severo de una hipótesis filogenética obtenida por otras vías, pues cada una responde a un conjunto diferente de preguntas causales representadas como columnas en sus respectivas matrices de datos.<sup>129</sup> Así, por ejemplo, hK (mod VT) no ‘apoya’, ‘corrobor’ ni ‘robustece’ a hK (mod VT), sino que la reemplaza; la adición de datos de caracteres u otras relaciones de homología, conlleva la abducción de una nueva hipótesis filogenética maximalmente parsimoniosa que explique toda la evidencia relevante en conjunción, *i.e.* una nueva aplicación de TDM (mod RET).<sup>130</sup>

A continuación, se describe y prescribe —como *desiderata*— el proceso general de producción y discusión de hipótesis filogenéticas basadas en caracteres exocoriónicos, en correspondencia estricta con los principios teóricos de Hennig (1965, 1966) y con la elucidación lógico-metodológica de Fitzhugh (2006). Esta formulación general permitirá evaluar de manera más rigurosa la línea de trabajo de Llorente-Bousquets y cols., como estudios en morfología exocoriónica aplicados a sistemática filogenética.

#### II.1.4. Caracteres exocoriónicos en sistemática filogenética de Papilionoidea

En la sección II.1.4.1 se mostró la utilidad de los caracteres exocoriónicos frente a otros sistemas de caracteres, en la producción y discusión de hipótesis filogenéticas. A lo largo de las secciones I y II.1.1 se describió cómo los estudios en morfología exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols. se incluyen y aprovechan en sistemática filogenética de Papilionoidea. En particular, se han mostrado algunas de las ventajas de su estilo *sui generis* de representación exocoriónica, frente al uso exclusivo de imágenes

---

<sup>129</sup> Dice Fitzhugh (2006: 62—63):

As it is the case that organisms can be, and usually are, described in terms of shared, multiple sets of subject-predicate relations, *i.e.*, groups of homologues, the inference of a phylogenetic hypothesis involves abduction from multiple minor premises. This simply means that as there are a series of causal questions pertaining to alternate subject-predicate relations, the requirement of total evidence stipulates that these questions be answered relative to one another in the context of the same causal theory. [...] Notice that in stating these subject-predicate relations, what are being referred to are homologues [...] The typical representation of these observations [comes] in a phylogenetic data matrix [...] Note that while each cell of the matrix indicates what has been observed of members of each taxon, each column summarizes the causal questions in [37]. Applying the requirement of total evidence to the questions in [37], in conjunction with the ‘descent with modification’ theory, the following [phylogenetic] inference is then obtained[.]

<sup>130</sup> Los resultados posibles de un *test* independiente y severo *sensu* Popper (1957, 1971) son: verificación, refutación o revisión de la hipótesis; lo que suele ocurrir en sistemática filogenética es el tercer caso: al añadir caracteres, no se verifica ni refuta una hipótesis filogenética previa, sino que se reemplaza por otra que requiere de un nuevo *test*.

algorítmicas (*i.e.* fotografía y MEB) o quirográficas. Sin embargo, aún no se ha justificado la pertinencia o utilidad especial de su línea de investigación en sistemática filogenética, frente otros grupos de trabajo en investigación exocoriónica. Secciones siguientes (II.2 y II.3) se centran en aspectos epistemológicos más finos de su propuesta representacional; por ahora, en el contexto de su aplicación en sistemática filogenética hennigiana, la afirmación de base (A1) a discutir es la siguiente:

**A1 i)** *Las técnicas de representación de Llorente-Bousquets y cols. permiten el levantamiento, ordenamiento y polarización de estados de caracteres exocoriónicos, relativamente plesiomórficos o apomórficos. ii) Esto posibilita su eventual interpretación como sinapomorfías y evidencia de monofilia, en la abducción de relaciones filogenéticas entre especies.*

Una descripción general del proceso completo de *Análisis Filogenético Exocoriónico (AFEx) sensu* Hennig (1965, 1966), podría decir como sigue:

- 1) A partir de la captura y sacrificio de ejemplares, pertenecientes a especies de géneros y familias de Papilionoidea, se localiza el semaforonte ‘hembra con huevos maduros en sus ovariolas’ como portador de caracteres exocoriónicos.
- 2) Diseccionados los huevos desde las ovariolas, se visualizan, estudian y conceptualizan sus estructuras exocoriónicas; se levantan y representan caracteres y estados de caracteres de variación intra e interespecífica, de modo que puedan ordenarse en secuencias o jerarquías que conformen sistemas y subsistemas de caracteres.
- 3) A través de alguna estrategia de polarización, secuencias o partes secuenciales de jerarquías morfológicas se interpretan como posibles tendencias morfogenéticas. Se determinan los caracteres y estados de caracteres relativamente plesiomórficos o apomórficos correspondientes y se incluyen dentro del mosaico heterobátmico, como parte de la holomorfología de las especies bajo estudio.
- 4) Según un análisis de distribución de caracteres, se localizan las posibles sinapomorfías y simplesiomorfías, según si las especies bajo estudio comparten caracteres de manera exclusiva, exhaustiva o ambas.
- 5) Se consideran hipótesis homoplásticas de convergencia, paralelismo o reversión, como posible explicación de la compartición de caracteres apomórficos; si estas hipótesis no aparecen o pueden

descartarse, se mantiene provisionalmente la interpretación de sinapomorfías como demarcadores de grupos monofiléticos.

- 6) A través de la detección de sinapomorfías y mediante un criterio de monofilia estricta, se producen hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies bajo estudio.
- 7) A través de algún criterio de *ranking*, se obtiene una clasificación linneana de grupos monofiléticos selectos.
- 8) Se comparan los resultados obtenidos con la literatura filogenética de los grupos estudiados.

Por lo general, Llorente-Bousquets y cols. se detienen en los puntos (2) o (3) de AFEx, *i.e.* realizan solo el punto (i) de A1, o A1(i). En pocas ocasiones han incursionado parcialmente en los puntos (4) o (5) y no han considerado tener evidencia suficiente para llegar a (6) o (7), a través del estudio exclusivo de caracteres exocoriónicos, *i.e.* no suelen realizar A1(ii). Sin embargo, como parte de las secciones de discusión de sus artículos, puede afirmarse que participan del punto (8) al comparar sus resultados en morfología y morfogenia exocoriónica con filogenias de la literatura.

Como se mostró a lo largo de la sección II.1.3, la manera en que esta discusión suele tener lugar, en términos de ‘apoyo’ o ‘robustecimiento’ de hipótesis filogenéticas, es insostenible en consideración del argumento de Fitzhugh (2006). Llorente-Bousquets y cols. no recurren a métodos probabilísticos, algorítmicos o computacionales en la generación de hipótesis filogenéticas, por lo que sus estudios exocoriónicos están fuera del alcance de las críticas de Fitzhugh a esas prácticas. Sin embargo, su investigación exocoriónica parece vulnerable a la crítica de Fitzhugh sobre el ‘mito de los caracteres como *tests*’, toda vez que los autores afirman que sus estudios de caracteres exocoriónicos ‘apoyan’ o no a alguna hipótesis filogenética previa. Los resultados del análisis crítico de Fitzhugh (2006), conllevan dos conclusiones principales en este contexto:

- i) Hipótesis filogenéticas obtenidas con caracteres exocoriónicos, no pueden corroborar ni refutar hipótesis filogenéticas obtenidas con otros sistemas de caracteres, pues son incommensurables. Cada una constituye un esbozo de explicación parsimoniosa, a través de una aplicación maximal de TDM (o minimización de hipótesis homoplásticas *ad hoc*), de conjuntos diferentes de hechos observados.
- ii) La adición de patrones de distribución de caracteres exocoriónicos a una matriz de datos, no puede ‘robustecer’ o dar apoyo inductivo (*sensu stricto*) a una hipótesis filogenética previa, obtenida con

otros caracteres. Al añadir nuevos datos de caracteres, lo que procede es la generación de una nueva hipótesis filogenética, como esbozo explicativo del nuevo conjunto total de datos de caracteres, a través de una nueva aplicación maximal de TDM y en observación estricta del RET.

Estos puntos podrían comprometer la científicidad de las discusiones filogenéticas propuestas por Llorente-Bousquets y cols. en sus estudios exocoriónicos. Sin embargo, como se mencionó, los autores no suelen alcanzar los puntos (5)–(7) de AFEx, donde, de hecho, operan las críticas de Fitzhugh. Los autores suelen quedarse en los puntos (2) o (3) de AFEx, *i.e.* solo cumplen A1(i), al proponer caracteres, secuencias de estados de caracteres y sugerir polarizaciones posibles de las mismas, sin llegar a proponer hipótesis filogenéticas como se enuncia en A1(ii). Esta práctica, no solo no es vulnerable a las críticas de Fitzhugh, sino que atiende una de las demandas adicionales de su metodología; a saber, la necesidad de involucrar mecanismos de especiación y de transformación de caracteres para la obtención de explicaciones filogenéticas completas. En consideración de lo anterior, puede afirmarse (A2) que:

**A2** *Los estudios de Llorente-Bousquets y cols., junto con sus técnicas sui generis en la producción de imágenes, contribuyen de manera inédita a la compleción explicativa de eventuales hipótesis filogenéticas al visualizar secuencias y posibles tendencias de transformación de caracteres exocoriónicos.*

En sistemática filogenética de Papilionoidea, la aportación más novedosa y única de la línea de investigación exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols. es la propuesta de secuencias morfológicas y posibles tendencias morfogenéticas entre caracteres exocoriónicos, mediante técnicas *sui generis* de representación pictórica que las ‘visualizan’, *i.e.* las hacen visibles.

La visualización de caracteres como fases de procesos transformativos, es condición necesaria para su reconceptualización como estados polarizables de un mismo carácter. Este objetivo se alcanza a través de un estudio cuidadoso de la variación intra e interespecífica de rasgos exocoriónicos, seguido de su conceptualización visual como sistemas y subsistemas de caracteres, mediante representaciones pictóricas de estilos adecuados para su despliegue en secuencias ordenadas, según sus grados de proximidad por similitud. Esto con el objetivo global de que, como dijo Darwin (1859: 52): “la serie sugier[a] en la mente la idea de un tránsito real”; lo cual no es sino una versión evolucionista del ‘método genético’ de Goethe (*ca.* 1790 en Goethe 2009, énfasis añadido; ver sección II.1.3.3.1.1):

Si veo el objeto creado, indago en su creación y sigo este proceso tan atrás como pueda, encontraré una serie de pasos. Dado que, de hecho, estos no se ven juntos ante mí, *debo visualizarlos* en mi memoria para que formen una totalidad ideal. Al principio tenderé a pensar en términos de pasos, pero la naturaleza no deja espacios, así que, al final, tendré que ver esta progresión de actividad ininterrumpida como un todo.

Para los fines del presente estudio, la parte más importante de A2 es hacer explícito que esa aportación teórica comienza con la visualización de caracteres como estados de un proceso transformativo, *i.e.* con medios pictóricos, no verbales, en la representación, conceptualización, razonamiento y comunicación de información morfológica y morfogenética. Sobre el dibujo como herramienta expresiva y generativa, Goethe (1786-1788; ver Goethe 1982: 10) escribió, a propósito de su encuentro con un amigo y colega artista en Italia: “Hablamos demasiado, de hecho. Deberíamos hablar menos y dibujar más. Por mi parte, desearía dejar de hablar por completo y, como la naturaleza creadora, expresarme solo en dibujos”.

Las secuencias y posibles tendencias de transformación de caracteres exocoriónicos, son el resultado de las técnicas *sui generis* de Llorente-Bousquets y cols. en la producción estandarizada de imágenes. Hasta ahora, ningún otro proyecto colectivo de investigación exocoriónica ha incorporado este tipo de información; una abducción explicativa de este hecho metacientífico, puede ser que: i) sus tecnologías y estilos preferidos de representación pictórica del exocorion, fotografía y MEB, no lo han posibilitado (*i.e.* no hay aún herramientas automatizadas y fiables para producir esquemas letrados); ii) como suele ocurrir en la producción de hipótesis filogenéticas (según Fitzhugh 2006), la producción de imágenes exocoriónicas por métodos algorítmicos suele desacoplar su aplicación de los principios lógicos, ontológicos y epistemológicos que deberían guiar su elección, estudio e interpretación. Con independencia de su aplicación en sistemática filogenética, las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols. representan un sistema de caracteres morfológicos; por ello, los principios mínimos para evaluarlas deberían ser teorías definitorias de los conceptos de *representación*, *sistema*, *carácter* y *morfología*. Dado que la preferencia de uso de la fotografía y del MEB en estudios exocoriónicos se justifica por la mayor ‘objetividad’ de las imágenes que producen, es pertinente incorporar en la discusión una teoría definitoria de la objetividad y otras posibles ‘virtudes’ o *desiderata* en la producción de imágenes científicas; esto para explicar por qué imágenes menos objetivas, como las quirografías *sui generis* de Llorente-Bousquets y cols., posibilitan la obtención de información científica inédita. A lo largo de la sección II.2, se proponen marcos teóricos para elucidar cada uno de estos términos; el propósito global es discutir la científicidad de las imágenes exocoriónicas *sui generis* de Llorente-Bousquets en su sentido más amplio, *i.e.* en tanto representaciones pictóricas de un sistema de caracteres morfológicos.

## II.2. Imágenes exocoriónicas como representaciones pictóricas

En esta sección se ofrece un marco teórico para concebir las imágenes exocoriónicas como representaciones pictóricas de conceptos científicos. Esto permitirá evaluar su eficacia representacional y epistémica.

La manera en que se responda a la pregunta ‘¿qué es representar?’, constituye una primera guía para entender las imágenes del estudio de caso como representaciones y evaluar sus funciones epistémicas. Adeptos a la escuela artefactual rechazan que numerosos modelos científicos sean representacionales, y los conciben más bien como tecnologías o herramientas al servicio de comunidades epistémicas (e.g. Morgan & Morrison 1999, Knuuttila 2011, Grüne-Yannoff 2013). Este fallo de representación, en principio, se entiende como un fallo de equivalencia o isomorfismo entre la representación y el fenómeno que se intenta representar, a veces en aspectos irreconciliables. Esto ha llevado a algunos a afirmar que las abstracciones e idealizaciones en ciencia, en tanto representaciones, constituyen simulacros o modelos ficticios, pues refieren a objetos y fenómenos que sabemos que no existen ni pueden existir (e.g. Cartwright 1980, 1983, Fine 1993, Suárez 2009); surge entonces el problema de explicar cómo podemos obtener conocimiento científico a partir de ficciones. Una salida alternativa, explorada por diversos autores (e.g. Goodman 1976, Barlow *et al.* 1990, Vitta 2003, Suárez 2003, Casanueva 2009, Zamora-Águila 2006, Gómez 2009, Martínez 2009, Aguilar-Tamayo 2015, Bredekamp *et al.* 2015, Barceló 2016) es replantear de manera adecuada lo que sea ‘representar’ y cómo consideramos exitosa una representación, particularmente en ciencia.

Como punto de partida, puede proponerse una noción amplia de representación como sustitución; según la cual, *A representa a B* solo quiere decir que A ‘toma el lugar de’ B: *A en lugar de B*. Esta noción sería solo una ampliación extralingüística de la significación en la semiótica de Saussure (1916), *i.e.* un *signo* es la sustitución de una cosa (*significado*) por otra (*significante*) que le *representa* en un espacio semiótico o de *representación: A por B (A~B)*.<sup>131</sup> Esta definición es operacional y de cobertura amplia; pero no aporta criterios de éxito o fallo representacional: cualquier cosa podría representar cualquier otra de manera *ad hoc*. Si se estipula que los signos no sean creados de manera arbitraria, sino a partir de alguna regla (*i.e.* darles estructura nomológica), obtendríamos una versión generalizada del signo triádico

---

<sup>131</sup> Dice Saussure (1916: §1)

In our terminology a *sign* is the combination of a concept and a sound pattern. But in current usage the term *sign* generally refers to the sound pattern alone [...] We propose to keep the term *sign* to designate the whole, but to replace *concept* and *sound pattern* respectively by *signification* and *signal* [...] The link between signal and signification is arbitrary. Since we are treating a sign as the combination in which a signal is associated with a signification, we can express this more simply as: *the linguistic sign is arbitrary*.



de Peirce,<sup>132</sup> *i.e.* un signo es la sustitución de una cosa (*objeto*) por otra (*representamen*) que le *representa*, según alguna regla (*interpretante*), en un espacio semiótico o de *representación*: *A por B según C* ( $A \sim B/C$ ). Esto constituye un avance, pero solo en apariencia, pues las reglas de representación estipuladas aún pueden ser del todo convencionales. En particular, no dice nada sobre la lógica de la representación, ni sobre qué haga a una representación mejor o peor que otra, para fines adicionales a los estipulados por sus reglas admisibles. Para el presente estudio, se requiere una definición mínima de ‘representación’ que permita: i) conocer su estructura lógica; ii) comparar representaciones entre sí, en función de su adecuación con lo representado; iii) aplicar a imágenes; iv) evaluar su cientificidad.

En su teoría sobre ‘lenguajes’ del arte, que ha tenido gran influencia en el estudio de representaciones científicas, Goodman (1976: 28–31) propuso la siguiente definición de representación pictórica:

In general, then, an object *k* is represented as a soandso by a picture *p* if and only if *p* is or contains a picture that as a whole both denotes *k* and is a soandso-picture. [...] Representation, then, are pictures that function in somewhat the same way as descriptions. Just as objects are classified by means of, or under, various verbal labels, so also are objects classified by or under various pictorial labels.

Para los fines del presente estudio, es relevante que el autor ubique la representación pictórica dentro de un marco clasificatorio. Goodman (*op. cit.* 3, 4) propuso esta definición en respuesta a la concepción de la representación por similitud; según la cual: “A representa a B si y solo si A se asemeja apreciablemente a B”. Como parte de su crítica, mostró que la relación de representación posee propiedades lógicas (irreflexividad, asimetría) opuestas a las de la relación de similitud (reflexividad, simetría).<sup>133</sup> Suárez

---

<sup>132</sup> Dice Peirce (CP 1.540, 2.92, 2.263):

I confine the word **representation** to the operation of a sign or its **relation** to the object **for** the interpreter of the representation. The concrete subject that represents I call a **sign** or a **representamen** [...] A **Sign** is anything which is related to a Second thing, its **Object**, in respect to a Quality, in such a way as to bring a Third thing, its **Interpretant**, into relation to the same Object, and that in such a way as to bring a Fourth into relation to that Object in the same form, **ad infinitum**. [...] An Argument is a sign whose interpretant represents its object as being an ulterior sign through a law, namely, the law that the passage from all such premisses to such conclusions tends to the truth. Manifestly, then, its object must be general; that is, the Argument must be a Symbol.

<sup>133</sup> Dice Goodman (1976: 3, 4):

The most naive view of representation might perhaps be put somewhat like this: "A represents B if and only if A appreciably resembles B", or "A represents B to the extent that A resembles B". Vestiges of this view, with assorted refinements, persist in most writing on representation. Yet more error could hardly be compressed into so short a formula. Some of the faults are obvious enough. An object resembles itself to the maximum degree but rarely represents itself; resemblance, unlike representation, is reflexive. Again unlike rerepresentation, resemblance is symmetric: B is as much like A as A is like B, but while a painting may represent the Duke of Wellington, the Duke doesn't represent the painting. Furthermore, in many cases neither one of a pair of very like objects represents the other [...] Plainly, resemblance in any degree is not sufficient condition for representation.

(2003) complementó esta crítica; al añadir que: i) si bien la relación de similitud no necesariamente es transitiva, pero puede serlo, la relación de representación parece ser necesariamente intransitiva; ii) la lógica de la relación de representación (irreflexiva, asimétrica e intransitiva), es también opuesta a la lógica de la relación de identidad o ‘isomorfismo’ (reflexiva, simétrica y transitiva), con la que también se ha asociado de manera reiterada. El punto (ii) es de especial relevancia para las representaciones científicas, pues la falla del requisito —desaforado— de isomorfismo representacional constituyó el punto de partida para la escuela artefactual en filosofía de la ciencia. En relación con el marco clasificatorio propuesto por Goodman, puede sorprender que la lógica de la representación sea opuesta a la lógica del isomorfismo, ejemplo paradigmático de relación de equivalencia; la cual informa el *desiderata* usual de una buena clasificación, al inducir una partición (ver sección II.3.1.4.1). Por su parte, la propuesta de solución de Suárez (2003: 18, 19), sobre lo que constituye una buena representación científica, no se justifica por similitud (o mimesis) en grado alguno, sino por correspondencia *estructural* u *homomórfica* con lo representado (énfasis añadido):

A substantive theory must make clear that scientific representation is indeed a type of representation; i.e. that it shares the properties of ordinary representation. [...] Representation is also non-transitive and non-reflexive (as a matter of fact representation is probably in addition irreflexive, asymmetric and intransitive; but I will not here need to argue that much). A theory of scientific representation must do justice to these features. Nelson Goodman (1975, pp. 3-10) used these logical properties of representation to argue against resemblance theories, and his argument carries over against [sim] and [iso]. I shall pursue here an illuminating analogy with painting – a particularly apt analogy in this context, as [iso] and [sim] both assume that *scientific representation is essentially an object-to-object relation rather than word-to-object, or mental state-to-object relation*. That is, both [iso] and [sim] assume that both relata of the relation of representation are similarly structured entities endowed with properties. This explains why [iso] and [sim] have been particularly attractive to defenders of the semantic view of theories, since on this view theories are not linguistic entities but structures. [...] *We say that an extensional structure A is faithfully homomorphic to an extensional structure B if and only if there is a function that maps all the elements in the domain of A into the elements in B's domain, while preserving the relations defined in A's structure.*

Establecido este marco teórico básico, considérese en adelante que:

- i) La representación pictórica de un objeto, es su sustitución por otro en un espacio pictórico, conforme a reglas.
- ii) Aunque los fines de una representación pictórica sean clasificatorios, la lógica de la representación es fundamentalmente opuesta a la lógica de la clasificación, ya sea por similitud o por isomorfismo.
- iii) La similitud aparente entre una representación pictórica y el objeto representado, no es más relevante que su correspondencia homomórfico-estructural, desde un enfoque científico.

A continuación, se discute la cientificidad de las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., concebidas como representaciones pictóricas de un sistema de caracteres morfológicos, con aplicaciones en sistemática filogenética de Papilionoidea.

### II.2.1. Imágenes exocoriónicas como representantes de caracteres vs. rasgos

Esta sección se centra en definir lo que son los ‘caracteres’ de un sistema de caracteres. Su parte de sistematicidad, *i.e.* lo que lo hace un sistema y no solo un conjunto de caracteres, se refiere a que sus elementos no se agrupan arbitrariamente, sino a través de algún principio regulador; en este caso, uno que forma jerarquías. Se extrae esta noción de ‘sistema’ directamente de Hennig (1965: 98),<sup>134</sup> quien lo retomó de Bertalanffy (1932, 1941, 1942, en Hennig 1966: 100; ver también Bertalanffy 2018):

Such arrangement of monophyletic groups of animals according to their degree of phylogenetic relationship is called, in the narrower sense, a phylogenetic system of the group in question. Such a system belongs to the type called a "hierarchical" system. Since "system" in the wider sense means every arrangement of elements according to a given principle, the phylogeny tree, too, can be termed a phylogenetic system. [...] In some cases, a hierarchical arrangement of group names, that is, a phylogenetic system in the narrower sense, is to be preferred to a phylogeny tree.

En principio, las imágenes exocoriónicas representan caracteres que, a su vez, pueden representar especies y otros taxones en un sistema de clasificación. Su uso en sistemática introduce así dos problemas interrelacionados: la construcción de un sistema de caracteres y sus modos de referencia por medio de imágenes. Según Vitta (2003), existe una tensión entre descripción hiperrealista y abstracción absoluta en las imágenes, debido a que éstas refieren a un objeto empírico de dos modos: i) ser su *mimesis* o intento de copia fiel, desde cierta perspectiva; ii) hacer explícitas relaciones estructurales relevantes entre sus partes o con otros objetos. El autor plantea esta distinción a través de la concepción leibniziana de *caracteres*, que informa su *Characteristica geometrica* (Leibniz 1679, en Vitta 2003: 44–45):

Los caracteres son cosas, a través de las cuales se expresan las relaciones recíprocas de los objetos y cuyo uso resulta, sin embargo, más sencillo que el de los propios objetos. [...] Cuanto más exactos son los caracteres, cuantas más relaciones ente cosas son capaces de expresar, mayor es la utilidad que éstos garantizan.

Estos modos de referencia *sensu* Vitta, mimético-descriptivo vs. característico-estructural, se asemejan a otras diferencias introducidas en filosofía de la imagen; *e.g.* arte descriptivo-estático vs.

---

<sup>134</sup> Los sistemas de caracteres son ‘sistemas’, porque las relaciones entre caracteres diagnósticos de monofilia (*i.e.* las sinapomorfías) dividen jerárquicamente la biodiversidad mediante relaciones de proximidad filogenética entre especies, a través de un principio regulador dado por la Teoría de Descendencia con Modificación (ver sección II.1.2.1).

narrativo-dinámico (Alpers 1987); representación icónica vs. simbólica (Zamora-Águila 2006); tecnologías algorítmicas vs. artesanales en su producción (Pauwels 2008); objetividad mecánica vs. estructural (Daston & Galison 2009); función lógico-epistemológica vs. ergonómica de una representación (Barceló 2016). La noción Leibniziana de *carácter* que informa la distinción de Vitta, sirve como punto de partida para concebir los caracteres morfológicos como representantes de relaciones entre organismos, cuyo uso resulta más sencillo que trabajar con los organismos mismos, para fines clasificatorios u otros.

Tal vez el problema práctico principal en sistemática sea la identificación de caracteres genuinos, *i.e.* diagnósticos, de entre los rasgos presentes en organismos. La diferencia entre ‘rasgos’ y ‘caracteres’ (*sensu* Nixon & Wheeler 1990, Wheeler & Platnick 2000), es que los primeros varían intra e interespecíficamente y los segundos solo interespecíficamente. Los caracteres son rasgos suficientemente invariantes al interior de una especie, pero claramente distintos entre especies, por lo que permiten distinguir especies entre sí y sirven como marcadores del paso de relaciones toco genéticas a filogenéticas (Wheeler y Platnick 2000). Sin embargo, Hennig (1965) ya había reparado en que el grado de parecido morfológico y de proximidad filogenética no siempre corresponden entre sí, pues los caracteres aún pueden ser apomórficos, plesiomórficos o incluso reversiones o convergencias (*i.e.* homoplastos *sensu* Lankester 1870). Willman & Meier (2000) consideran arbitraria la distinción entre rasgo y carácter, debido a su aplicación *ad hoc* según el grupo y la consecuente falta de criterios objetivos en su determinación. Más adelante (sección II.3) se mostrará cómo las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols. ejemplifican distintos modos de objetividad y otras virtudes epistémicas (*sensu* Daston & Galison 2007). En la sección siguiente, se discuten las particularidades de sus técnicas *sui generis* en la representación pictórica de caracteres exocoriónicos, ante otras opciones presentes en la literatura científica.

## **II.2.2. Estilos de representación pictórica del exocorion en Lepidoptera**

En la sección I.2 se expusieron en detalle las técnicas, utensilios y convenciones de Llorente Bousquets y cols. en la producción y uso de imágenes exocoriónicas. Este énfasis en su proceso de producción, en contraste con solo estudiar los productos terminados, se inscribe en la concepción de ‘estilos’ (*styles*) representacionales de Bredekamp *et al.* (2015). Un estilo es un conjunto de rasgos similares entre al menos dos formas, producidas por al menos dos diseñadores. Esta definición, en apariencia demasiado vaga, adquiere precisión a través de sus modificaciones a la noción original en que se basa. Bredekamp *et al.* (2015) propusieron esta unidad de análisis en su proyecto colectivo de investigación sobre la imagen técnica (*Das Technische Bild*), enfocado en el estudio de imágenes

científicas, tecnológicas y médicas.<sup>135</sup> Bredekamp retomó el término de los ‘estilos’ colectivos y de pensamiento introducidos por Fleck (1935, 1986), referidos a sistemas histórico-socialmente ubicados de ideas y prácticas científicas,<sup>136</sup> con dos modificaciones: i) énfasis en aspectos materiales, no psicológicos, en la producción de imágenes científicas; ii) concepción de las imágenes, no como ‘ilustraciones’ pasivas, sino como ‘agentes’ activos en la producción de conocimiento científico.<sup>137</sup> En el presente estudio, se retoma la noción de estilos de Bredekamp *et al.* (2015) al realizar un análisis de imágenes exocoriónicas presentes en la literatura científica de Lepidoptera; el cual considera: i) su concreción física, en correspondencia con sus soportes materiales respectivos; ii) un enfoque procesual, sobre sus técnicas y medios de producción colectiva; iii) las diversas funciones —no solo ilustrativas— que cumplen en la producción de conocimiento científico, durante su proceso de elaboración y como productos finales.

Tanto en el programa de investigación de Bredekamp, como en el presente estudio, se coincide con Fleck sobre el rol activo que juegan los distintos estilos, de pensamiento o de representación, para la

---

<sup>135</sup> Dicen Bredekamp *et al.* (2015: 1, 3, 18, 28):

Our objects of study are “technical images” in the sense that they are not artistic, instead primarily originating in the fields of science, technology, and medicine; they are predominantly instrument-based or the results of imaging procedures. [...] The terms “style” and “form” are generally used interchangeably in this volume. We favor “form” as the more neutral and general term of analysis that avoids the historic connotations of “style” [...] The term *style*, I believe, designates recognizably shared traits of created forms that transcend the individual producer. Two elements need to be involved: at least two designers and no fewer than two works that, though made independently of one another, nonetheless evince sufficient similarity that shared features of their created forms become evident. That is the smallest common denominator of an art-historical definition of style. [...] The “first image” has no “style.” It becomes associated with a style only when, as an “icon,” it acquires super-individual appeal, spurring the production of similar images in various places and infecting other subject areas.

<sup>136</sup> Dicen Schäfer & Schnele (en Fleck 1986: 23, 26):

La ciencia es algo realizado cooperativamente por personas; por eso deben tenerse en cuenta [...] las estructuras sociológicas y las convicciones que unen entre sí a los científicos. Como instrumentos conceptuales para comprender esta cualidad del conocer, Fleck acuña los conceptos de *colectivo de pensamiento* y *estilo de pensamiento*. El primero designa la unidad social de la comunidad de científicos de un campo determinado; el segundo, las presuposiciones acordes con un estilo sobre las que el colectivo construye su edificio teórico. [...] El saber se modifica según el estilo de pensamiento. Por tanto, cuando hay un cambio de estilo de pensamiento no puede hacerse nunca una comparación cuantitativa del saber de los distintos estilos de pensamiento.

<sup>137</sup> Dicen Bredekamp *et al.* (2015: 2, 18, 19):

The goal that “Das Technische Bild” set itself was accordingly to comprehend images not as illustrative representations, but as productive agents and distinctive multi-layered elements of the epistemic process. [...] The fundamental conviction guiding this critical approach to images is that they must be regarded not as finished products [...] images, that is to say, must be considered in process. [...] The technologies of image production, in particular, constitute a central element in the study of scientific imagery, as a distinct class of instruments, devices, and tools have been constructed and continually refined that are explicitly designed for the purpose of visualization. [...] The history of science that evolved after Fleck has tended to use the term *style* to describe one element of mentality more broadly conceived. Thomas Kuhn replaced the thought style with the concept of the paradigm; imagery slipped out of focus. [...] Style in the art-historical sense, by contrast, describes a form, a material quality. [...] If such a recognizable style exists, we have offered strict proof that images never—not even and especially not in the natural sciences—illustrate; that, on the contrary, they fuse the visualization of an object with the history of their own application.

construcción colectiva de conocimiento científico. Sin embargo, a diferencia de en los trabajos de Fleck (1935) y de Kuhn (1962), no se endosa la supuesta incomensurabilidad que existe en las unidades de análisis, sean estilos de pensamiento, paradigmas o estilos de representación pictórica. Por el contrario, el presente estudio parte de que los distintos estilos de representación exocoriónica (quiografía, fotomicrografía, MEB): i) son comparables entre sí, con base en la unidad referencial y concreta del material biológico que representan (exocorion de huevos maduros diseccionados de ovarios de hembras), y ii) su comparación y revisión recíproca, permiten producir representaciones exocoriónicas *sui generis* más ventajosas para la investigación en que se sitúan (como hacen Llorente-Bousquets y cols.), que la simple inclusión de imágenes de diversos estilos en una misma publicación (como suelen encontrarse en la literatura científica). Llorente-Bousquets y cols. han publicado dos trabajos sobre técnicas estandarizadas para la producción de imágenes exocoriónicas (Nieves-Urbe *et al.* 2021, Flores-Gallardo *et al.* 2021). A la par, probaron su repetibilidad al capacitar nuevos colaboradores, quienes produjeron imágenes, descripciones y publicaciones de calidad coherente (Campos *et al.* 2020, Rivera-Galicia *et al.* 2020). Sin embargo, aún faltan otros grupos independientes de investigadores que apliquen esas técnicas de representación; por ello, en el presente estudio se refiere a sus imágenes como un caso *sui generis* en la literatura, producto ‘híbrido’ de estilos de representación exocoriónica bien establecidos.

Como se mostró en la sección I.1, existen al menos tres estilos preponderantes de representación exocoriónica en Lepidoptera: quiografías, fotografías e imágenes obtenidas mediante el MEB. Según su modo de representación, las quiografías aún pueden dividirse en dos subestilos distintos: *mimético*, correspondiente con un estilo descriptivo-realista; o *estructural*, correspondiente con un estilo esquemático-idealizado, al que aquí se propone llamar *esquema letrado*. A lo largo de la sección I.1, se ofreció una revisión crítica de cada estilo establecido de representación exocoriónica; la conclusión general fue que, salvo por casos excepcionales, la fotografía y el MEB permanecen relativamente desaprovechados como herramientas de exploración conceptual. La quiografía es el estilo de representación preferido por Llorente-Bousquets y cols.; sus quiografías descriptivo-realistas se realizan a partir de conjuntos selectos de fotomicrografías e imágenes del MEB. Su calidad mimética es similar a la de sus fuentes, pero con ventajas de claridad y legibilidad a escalas relevantes, al enfatizar rasgos diagnósticos y deshacerse de ruido cognitivo o aberraciones producidas por las herramientas algorítmicas (ver secciones I.2.2.5 y I.2.2.6). Por otro lado, sus quiografías esquemático-estructurales no pueden justificarse por mimesis o similitud con referentes concretos. A continuación, se presenta un marco teórico para analizar las propiedades y virtudes representacionales particulares de las quiografías.



### II.2.2.1. Quirografía

Gubern (2017: 197, 201) llama imágenes *quirográficas* a aquellas de producción manual o artesanal, en oposición a las imágenes *digitales*, de producción mecánica o automatizada. Más que una distinción categórica, el autor propone que la imagen digital surge de la maximización de principios constructivos heredados de la imagen quirográfica, pero liberados de su compromiso mimético con lo representado:

El sistema de producción digital constituye una tecnografía que libera a la imagen de la tiranía de la realidad empírica y es tan libre y versátil como la palabra, que siempre ha podido mentir y crear universos imposibles. [...] La novedad técnica y ontológica de las imágenes digitales deriva, en definitiva, de su proceso genético y de sus modos de manipulación, conservación, transmisión y exhibición, pues la imagen digital maximiza la tradición constructivista de las antiguas imágenes de producción manual (quirografías), pero mediante una sofisticada tecnología anóptica.

Esta tipología de imágenes, según sus modos de producción, corresponde con la distinción de Pauwels (2008: 152) entre imágenes *no-algorítmicas* y *algorítmicas*. El autor describe esta distinción como los límites de un continuo, en el que se gradualiza la asociación monotónica usual entre automatización y objetividad.<sup>138</sup> Pauwels se refiere a las imágenes dibujadas a mano (*hand-drawn*) como *intencionales*, al depender de las habilidades, decisiones y juicios personales de quienes las producen. No obstante, la elección e interpretación de imágenes algorítmicas también incluye intencionalidad, incluso en casos de automatización sofisticada, *e.g.* síntesis de imágenes digitales asistidas por robots en astrofísica (Ibarra & Zubia 2009). En principio, la mayor subjetividad inherente a las quirografías parece hacerlas menos fiables como imágenes científicas, toda vez que su científicidad se base en su objetividad. Sin embargo, Daston & Galison (2007) mostraron la existencia histórica y contemporánea de ‘virtudes epistémicas’ distintas de la objetividad, que también sirven como demarcadores de científicidad para imágenes, según sus medios de producción y fines de uso (ver sección 2.III).<sup>139</sup>

---

<sup>138</sup> Dice Pauwels (2008:152):

Every representation requires some kind of device or medium. Yet it is useful to make a distinction between mediation processes that are highly automated, or *algorithmic* processes (e.g. photography), and more manually and intentionally performed activities (e.g. hand-drawn or driven representations). However, these are not absolute categories and it is better to think about this useful distinction as two extremes of a continuum. Moreover, current digital technologies have blurred the dichotomy between ‘machine-generated’ and ‘handmade’ imagery and increasingly have allowed for more combinations of the two (for instance, digital photographs that can be manipulated at will with the aid of sophisticated software).

<sup>139</sup> Sobre este punto, dice también Pauwels (*op. cit.* 164):

Technically sophisticated instruments that produce representations or images in a highly automated and standardised way (such as cameras and scanning devices) are generally thought of as the most suitable for scientific purposes [...] However, in some cases more intentional processes and products may be far more convenient. This is true, for instance, if the depiction is *too detailed* for the intended purpose. [...] intentional processes may provide a much-needed synthesis of features rather than a simple transcript of a particular (snapshot-like) instance of a phenomenon.

En el presente estudio se harán explícitas las virtudes epistémicas que rigen la producción de imágenes exocoriónicas de distintos tipos, según sus técnicas de producción involucradas y combinadas. El objetivo principal es evaluar la científicidad de las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., en el marco de su investigación en sistemática filogenética de Papilionoidea.

### II.2.2.1.1. Quirografía diagramático-estructural

En libros de texto sobre morfología y fisiología biológica, desde bioquímica (*e.g.* Nelson & Cox 2009) hasta entomología (*e.g.* Coronado & Márquez 1972), los términos ‘diagrama’ y ‘esquema’ suelen usarse para denominar ilustraciones idealizadas de ‘estructuras’ morfológicas bajo estudio. Esta práctica también abarca artículos sobre morfología de Lepidoptera que incluyen esquemas exocoriónicos (*e.g.* Barbosa *et al.* 2010, Dias *et al.* 2012, García-Barros & Martín 1995); sin embargo, los textos científicos no ofrecen definiciones que regulen el uso de esta terminología de manera clara. En esta sección se proponen criterios para desambiguar estos términos interrelacionados, y se propone el término *esquema letrado* para referir de manera más exacta y precisa a un tipo importante de quirografías estructurales.

#### II.2.2.1.1.1. Morfología

En esta sección se revisa el concepto goetheano original de morfología y su transformación histórica, para evaluar la científicidad de las quirografías exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols, ubicadas entre la morfología y la filogenética. En sus estudios sobre plantas y animales, Goethe definió morfología (*Morphologie*) como la teoría de la forma (*Gestalt*), formación (*Bildung*) y transformación (*Umbildung*) de cuerpos orgánicos.<sup>140</sup> En sentido amplio, la morfología goetheana es la ciencia (*Wissenschaft*) de todo lo que se manifiesta y aparece tal como es, ante nuestros sentidos externos e internos, como imagen de la realidad de que participamos.<sup>141</sup> Estudios especializados en el tema (*e.g.* Bortoft 1996, Steigerwald 2002, Breidbach & Vercellone 2015a,b, Vercellone & Tedesco 2020) concurren en concebir la morfología como fundamento (*Grundsatz*) fenomenológico, ontológico y epistemológico de la ciencia holista y organicista de Goethe. Según su noción de científicidad, la ciencia requiere el encuentro y estudio directo de

---

<sup>140</sup> “Goethe defined his new science of morphology as “the theory of form [*Gestalt*], formation [*Bildung*] and transformation [*Umbildung*] of organic bodies” (GA 17: 115).” (Steigerwald 2002: 295).

<sup>141</sup> Dicen Vercellone & Tedesco (2020: 18):

MORPHOLOGY [...] presents itself as a phenomenological investigation about the conditions (*Bedingungen*) of reality; and it is a question, however, of an investigation that develops precisely in the *Gestalt dynamics*, in its acting in the same world of which it is an IMAGE [...] MORPHOLOGY understood by Goethe (1987: 349) [is] the science of everything that *manifests itself, appears as what it is, to our outer and our inner sense* [ST].

fenómenos singulares primitivos (*Urphänomene*), para develar las leyes dinámicas, de generación y cambio (*Metamorphose*) a partir de formas primordiales (*Urformen*), que rigen y unifican clases de fenómenos naturales. La morfología es así, para Goethe, lo que la sistemática es para Hennig un siglo y medio después: la ciencia más fundamental, que debe servir como referente para todas las demás, tanto en su contenido como en sus métodos (Steigerwald 2002, Rieppel 2016).<sup>142</sup>

Breidbach interpretó el *Gestalt* goetheano como: “invariantes de una colección de patrones que pueden ser mutuamente transformados uno en otro, a través de una clase de transformaciones encodificadas o co-determinantes del (mismo) *Gestalt*” (Vercellone & Tedesco 2020: 8).<sup>143</sup> La clave de este concepto es que, al identificar objetos mediante sus características compartidas, en el sentido de haber reglas de transformación entre sus formas, lo que se define es una *clase de equivalencia*<sup>144</sup> que puede devenir un *grupo* algebraico<sup>145</sup> y taxonómico, al recibir un nombre específico dentro de un sistema de clasificación (Breidbach & Vercellone 2015a: 105–110):

---

<sup>142</sup> Dice Steigerwald (2002: 295–296):

He conceived morphology as having a unique character and place amongst the sciences not with respect to its subject matter, which was familiar, but with respect to its “viewpoint and method.” [...] Goethe did not argue that morphology was to replace existing sciences of living organisms, but rather, as an auxiliary science, it was to link together the considerations that lie scattered throughout the other sciences. It was to draw upon the material of natural history, which studied form in general and the relation and combination of parts.

Dice Rieppel (2016: 303):

Hennig opened his *Grundzüge* by identifying systematics as an essential component of all true sciences. Science, after all, is not just about the recording and describing of individual episodes or events, but about generalization instead. Sciences seek to systematize, rationalize, or order phenomena or events in a way that would result not just in a catalog or a classification, but in a way that would reveal the laws of nature.

<sup>143</sup> “Olaf Breidbach would propose: “We define a *gestalt* as the invariants of a collection of patterns that can mutually be transformed into each other through a class of transformations encoded by, or conversely, determining that *gestalt*” (Breidbach and Jost 2006: 23).” (Vercellone & Tedesco 2020: 8). La circularidad aparente de esta definición, al incluir el *definiens* en el *definiendum*, es solo un artefacto de su estilo de redacción que será corregido en un trabajo posterior de los autores, referido a continuación.

<sup>144</sup> En matemáticas, una relación binaria  $R$ , definida en un clase  $A$  (i.e.  $R \subseteq A \times A$ ), es *de equivalencia* si y solo si es reflexiva, simétrica y transitiva. Las relaciones de equivalencia forman *clases de equivalencia*, que inducen una *partición* sobre sus elementos. Esto es lo que, idealmente, querríamos de una buena clasificación: que fuese una partición dada por clases de equivalencia. Más adelante (ver sección II.3.1.4.1) se retoma la discusión sobre la imposibilidad de obtener esto en sistemática y una propuesta de solución.

<sup>145</sup> En matemáticas, un grupo es una *operación* (i.e. función *cerrada*, que manda su imágenes en el mismo conjunto del dominio) binaria que cumple las propiedades de asociatividad, existencia de elemento neutro y de los inversos de todos los elementos del conjunto, i.e. elementos del conjunto tales que, operados entre sí, dan como imagen el elemento neutro; el neutro es un elemento destacado tal que, operado con cualquier elemento del conjunto, da como imagen el mismo elemento. Ejemplos de grupos son: la suma en los número enteros (el 0 es el neutro aditivo y para cualquier entero  $z$ , su inverso es  $-z$ ), la multiplicación en los número racionales, las matrices cuadradas (i.e de dimensión  $n \times n$ , para cualquier número natural  $n$ ), los estados conectables con el estado resuelto del cubo de Rubik, etc.

Breidbach y Vercellone (2015a) usan el concepto de grupo como formalización —o metáfora— matemática de las relaciones de invarianza estructural y transformaciones continuas entre objetos que comparten una misma forma o tipo, e.g. dos organismos ejemplares son del mismo tipo, no solo por compartir el mismo plan corporal, sino porque pueden ‘operarse’ entre sí de modo que el resultado sea un ejemplar con el mismo plan corporal. En sentido biológico, esta ‘operación’ puede concebirse también como el acto de reproducción, cuyo resultado es una versión del concepto ‘hiperbiológico’ de especie

Goethe calls these dynamic and structured forms *Gestalten*. This comparative vision traces affinities, common traits and differences, allowing them to enter into a shared system by providing them with a collective name that [...] encompasses the identification of characteristic traits that then take on representative form. [...] The models obtained in this way are, in turn, capable of influencing scientific classification. [...] intuition has carried itself to completion [...] it has developed into a taxonomic category. [From] morphology as a theory of form [...] to the mathematical point of view, [...] a form defines a class of equivalence modeled on transformations [...] these transformations constitute a group in the mathematical sense. [...] Those [models] which do not belong to the group are those which, because of the transformation effected on the set, no longer participate in the representational structure of the form.

Las invariantes obtenidas, en tanto expresión de la continuidad o discontinuidad transformacional entre formas, son *invariantes topológicas*.<sup>146</sup> Estas invariantes, o rangos de variación metamórfica, pueden entonces representarse de manera sinóptica a través de ejemplares (*Urphänomene*) o formas (*Urformen*) ‘tipo’.<sup>147</sup>

De este modo, el *Gestalt* goetheano fundamenta la noción de *arquetipo* de la morfología idealista germánica, contra la que se enfrentó Haeckel durante el llamado ‘giro evolutivo’ post-darwiniano (Rieppel 2016). En filogenética, los tipos formales fueron reentendidos como caracterizaciones de posibles e hipotéticos ancestros comunes a grupos monofiléticos; sin embargo, estas interpretaciones históricas de la tipicidad no deben confundirse. Según Bortoft (1996), un error filosófico e historiográfico común es adjudicar un sentido ‘analítico’ y estático a las nociones holistas y dinámicas de la morfología goetheana. Los *Urphänomene*, como la *Urpflanze* (Goethe 1790 [2020]), no son abstracciones inamovibles obtenidas del análisis de una muestra, como en la interpretación histórica usual de la morfología idealista; pero tampoco son ancestros comunes hipotéticos, como en la interpretación filogenética subsecuente. Los *Urphänomene* son fenómenos concretos y directamente observables; cuyo estudio fenomenológico escrupuloso permite intuir leyes ‘metamórficas’, *i.e.* morfogenéticas *sensu lato*, que expresen la totalidad de manifestaciones posibles de una forma o *Gestalt*, *i.e.* su intervalo de variación.<sup>148</sup> Esta diferencia entre

---

de Hennig: panmixia intraespecífica y aislamiento reproductivo interespecífico completo, *i.e.* ‘especies’ como maximalidad tocogenética (ver sección II.1.1.1).

<sup>146</sup> En matemáticas, la topología estudia el conjunto de propiedades invariantes bajo transformaciones continuas de un espacio métrico, con la continuidad definida en términos de conjuntos ‘abiertos’ (la topología de un espacio son los ‘abiertos’ del mismo; una función es continua si la preimagen de abiertos es abierta). En términos coloquiales, esto se refiere a las deformaciones que se le pueden hacer a algo ‘sin romperlo’; transformaciones de este tipo incluyen la rotación, la translación y la multiplicación escalar (agrandar, encoger), pero no la reflexión. En el contexto de la morfología, la topología se refiere a las relaciones de conectividad y de orden que guardan entre sí las partes de un organismo; las cuales permiten identificar organismos entre sí, si se puede transitar entre sus estructuras ‘sin romperlas’.

<sup>147</sup> “a single example is proposed as the model for a species. In other words, *this* individual becomes the *type* of a species, insofar as it (ideally) sums up the qualities of the species in question. [...] variations then come to be understood in light of this type, this model which is both empirical and transcendental. (Breidbach & Vercellone 2015a: 207)

<sup>148</sup> Dice Bortoft (1996: 82–85, 98):

la morfología fenomenológica original de Goethe y su posterior transformación histórica, tendrá consecuencias al discutir la científicidad de representaciones de ‘tipos’ morfológicos en sistemática.

Owen (1843: 379) definió el término *homólogo* como: “HOMOLOGUE. (Gr. *homos* ; *logos*, speech.) The same organ in different animals under every variety of form and function.” El autor opuso el término al de *análogo*: “ANALOGUE. A part or organ in one animal which has the same function as another part or organ in a different animal” (*op cit.* 374). La homología es una relación de identidad, no solo de similitud: un homólogo es *el mismo* órgano en dos o más organismos, independientemente de sus variaciones de forma y función. Su identidad se predica, ya sea con respecto a un plan anatómico general o arquetipo (*homología general*), debido a su posición topológico-estructural equivalente en dos o más organismos (*homología especial*) o entre partes de un mismo organismo (*homología serial*) Este concepto de homología imperó en la morfología idealista, desde su demarcación disciplinaria por Gegenbaur (1878), hasta su transformación conceptual post-darwiniana por influencia de Haeckel (Laubichler 2014, Rieppel 2016). Desde entonces, la *homología*, entendida como alguna teoría explicativa de la existencia de homólogos, adquirió dos lecturas: 1) *ontogenética*, por desarrollarse a partir de un mismo *Anlage* o primordio; 2) *filogenética*, por herencia a partir de un ancestro común. Con independencia de interpretaciones morfogenéticas *sensu stricto* (*i.e. Morphogenie sensu* Haeckel 1866), el descubrimiento de caracteres homólogos, por correspondencia morfológico-estructural entre partes de organismos (incluidos sus genes), persiste como base empírica de clasificación en biología.

#### II.2.2.1.1.2. Estructura

En estudios biológicos, es común referir a ‘estructuras’ morfológicas homólogas, entendidas como órganos o partes comunes a organismos bajo estudio. Sin embargo, la noción de estructuras como ‘partes’ de algo más grande o complejo, confunde y hasta invierte el orden mereológico del concepto. Tanto para el holismo goetheano, como para la homología oweniana y la sistematicidad hennigiana, sus nociones de ‘estructura’ y ‘sistema’ caen bajo la definición matemática y más general del concepto. En filosofía de las matemáticas, Shapiro (2000) propuso el *estructuralismo* como solución al ‘problema de la identificación’

---

He came to believe that there must be an *Urpflanze*, a primal or archetypal plant, whose metamorphic variations are what we see as all the many different plants. [...] this experience is not to be confused with a mental abstraction, as if it were a sort of lowest common denominator of all plants. But this error is just as common as the error of supposing the archetypal plant to be a primitive organism. [...] The process of comparing external appearances to find what is common to them is the way that the analytical mode of consciousness tries to find unity [...] The unity of the archetypal plant is inside-out to the unity of "unity in multiplicity." The unity of this "one plant which is many" is better described as "multiplicity in unity." [That is] Goethe's organic vision, which permits diversity within the unity and therefore "in no way contradicts the abundant variety of nature."

de Benacerraf (1965), sobre la definición correcta de lo que es un 'número' y los objetos de estudio de las matemáticas. Su idea básica es que la matemática es la ciencia de las *estructuras*, entendidas como conjuntos de relaciones esenciales, *i.e.* suficientes y necesarias<sup>149</sup> en abstracto que definen un *sistema* de objetos (Shapiro 2000: 257–259):

The slogan is that mathematics is the science of structure. [...] The structuralist vigorously rejects any sort of ontological independence about natural numbers. The essence of a natural number is the *relations* to other natural numbers. The subject of arithmetic is a single abstract structure, the pattern common to an infinite collection of objects that has a successor relation, a unique initial object, and satisfies the induction principle. [...] Define a *system* to be a collection of objects with certain relations among them. [...] Define a *pattern* or *structure* to be the abstract form of a system, highlighting the relationships among the objects, and ignoring any features of them that do not affect how they are related to other objects in the system.

Según esta definición, las estructuras no son partes de algo, sino relaciones entre esas partes, *i.e.* la estructura es la relación, no lo relacionado (*relata*). La estructura de algo, clase o individuo, es el conjunto de relaciones entre sus miembros o partes, respectivamente. En biología, la morfología estudia estructuras de individuos orgánicos, de menor o mayor complejidad (*e.g.* células, tejidos, órganos, organismos, especies), para fines diversos. En sistemática, la homología es una relación de identidad estructural entre organismos, que permite clasificarlos, *i.e.* distribuirlos en clases definidas por homología, entendida como principio regulador y explicativo de la ocurrencia de homólogos. En particular, el estudio morfológico de estructuras exocoriónicas permite su levantamiento como caracteres homólogos; lo cual posibilita explicaciones filogenéticas de sus patrones de distribución, por homogenia u homoplasia.

Este concepto general de estructura subsume a la noción de 'tipo' en morfología y a la noción de 'sistema' en filogenética (Hennig 1965), *i.e.* las especies no se definen por propiedades intrínsecas, sino por sus relaciones mutuas dentro del sistema filogenético. La Teoría de descendencia con modificación (TDM), como principio regulador, da al sistema una estructura estrictamente jerárquica, 'arborescente' o de *orden parcial* (Papavero y Llorente-Bousquets 2006, Papavero *et al.* 2009), que solo admite la inclusión de grupos monofiléticos en una clasificación natural.<sup>150</sup> Desde este enfoque, la discusión ontológica sobre

---

<sup>149</sup> Según la noción de definición *intensional* (Quine.1951: 22) una clase se define intensionalmente por propiedades esenciales o 'suficientes y necesarias': todo los miembros de la clase las poseen y solo ellos, de manera exclusiva (por suficiencia) y exhaustiva (por necesidad). Más adelante (ver sección II.3.1.4.1) se retoman las ideas de esencialismo y definición intensional, para discutir diferencias entre las virtudes epistémicas propuestas por Daston & Galison (2007).

<sup>150</sup> La relación de implicación estricta define una relación de *orden parcial*, *i.e.* reflexiva, antisimétrica y transitiva, que en teoría de conjuntos se ve como una relación de inclusión entre clases ( $A \subseteq B$ : A está incluida en B; todo elemento de A, es elemento de B); lo cual, le da su función clasificatoria. La relación de inclusión forma clasificaciones jerárquicas. La relación de pertenencia ( $a \in A$ : a pertenece a A; a es miembro de A), similar a la de 'parte' euclidiana (donde el todo es estrictamente mayor que la parte, según la noción común 5), es irreflexiva, asimétrica y no necesariamente transitiva.

si las especies son clases abstractas o individuos concretos (Wilkins 2009, Richards 2010, Zachos 2016), puede traducirse en el modo estructural de cada postura. Según Shapiro (2000: 264, 285), en el estructuralismo *ante rem* se afirma que las estructuras existen como formas platónicas, antes que e independientemente de sus instancias; en el estructuralismo 'eliminativo' o *in rebus* (Horsten, 2022) se prescinde de esta ontología idealista: las estructuras existen solo en sus modelos, de los que son abstracción en sentido aristotélico. En filogenética, el modelo correcto del sistema natural de clasificación es la historia real y única de la evolución de la vida en la Tierra, que el investigador intenta descubrir. Según la distinción anterior, si las especies son definidas por estructuras morfológicas, pueden tener existencia abstracta *ante rem*, como clases; pero si las especies se definen como lugares ocupados dentro del sistema filogenético, solo poseen realidad estructural *in rebus* como individuos históricos concretos.

Así, el concepto de estructura opera en sistemática por dos vías: i) *morfológica*, en el levantamiento de caracteres homólogos de especies; ii) *filogenética*, al explicar por homogenia los caracteres sinapomorficos de grupos monofiléticos anidados. Ambas vías son aprovechadas por Llorente-Bousquets y cols., en sus estudios de morfología exocorionica y el subsecuente levantamiento de caracteres, útiles en la abducción de hipótesis filogenéticas. Al ser el concepto 'puente' fundamental entre estudios morfológicos y filogenéticos, es de especial importancia elucidar cuál sea la mejor manera de representar estructuras morfológicas para fines diversos. Una de las contribuciones más importantes de Llorente-Bousquets y cols., para el estudio morfológico del exocorion y su aplicación en sistemática, es el modo en que sus imágenes *sui generis* expresan tipicidad gestáltica y sistematicidad hennigiana, al:

- i) Representar formas invariantes y rangos de variación exocoriónica.
- ii) Levantar y nombrar caracteres diagnósticos, como parte integral de su proceso de representación.
- iii) Ordenarlos de manera gradual, *i.e.* por grados de similitud morfológica en (sub)estructuras de orden lineal o parcial.
- iv) Proponer criterios de polarización, lo que posibilita la detección de sinapomorfías y la abducción de hipótesis filogenéticas.

Esas cuatro labores epistémicas se cumplen de manera secuencial, a través de su proceso estandarizado en la elaboración colectiva de imágenes exocoriónicas; cuyo producto final suelen ser quirografías diagramático-estructurales, a las que aquí se propone llamar *esquemas letrados*.

---

Papavero & Llorente-Bousquets (2006; Papavero *et al.* 2009) se sirven de estas relaciones y otros conceptos lógico-conjuntistas para dar un fundamento formal a la sistemática. Llorente-Bousquets y cols. suelen representar formas exocoriónicas dispuestas en estructuras de orden lineal o a veces parcial, para representar sus posibles secuencias transformacionales.



### II.2.2.1.1.3. Diagrama o esquema

El diccionario de la RAE define ‘diagrama’ como: “*m.* Representación gráfica, generalmente esquemática, de algo”. Según su significado etimológico hispánico (Corominas 1987: 252), ‘esquema’ proviene del latín *schema*, que significa ‘figura geométrica’, a su vez tomado del griego *skhēma* (σχῆμα), que significa ‘forma’, ‘figura’ o ‘actitud’. Diccionarios en lengua inglesa también establecen relaciones dispares, pero siempre próximas, entre los términos ‘esquema’ y ‘diagrama’, *e.g.* los consideran sinónimos (Weekley 1921), sinonimizan esquema con representación diagramática, o definen diagrama como figura ilustrativa que da un esquema general de un objeto, para exhibir la forma y relaciones de sus partes (Simpson, 2009).

Es claro que, en ambos idiomas, los usos y significados de estos términos están enlazados. También es claro que parecen referir a representaciones pictóricas que muestran, más que la apariencia de objetos, conjuntos de relaciones entre objetos, *i.e.* estructuras *sensu* Shapiro (2000). Sin embargo, ‘esquema’ y ‘diagrama’ tienen una diferencia semántica importante; mientras que un diagrama se define en función del tipo de representación que es, *i.e.* geométrico-espacial, un esquema se define en función del tipo que cosa que representa, *i.e.* una forma; según el *Oxford English Dictionary* (Simpson 2009):

**diagram**, *n.* (ˈdaɪəgræm) [a. F. *diagramme*, or ad. L. *diagramma*, Gr. διάγραμμα that which is marked out by lines, a geometrical figure, written list, register, the gamut or scale in music, f. διαγράφειν to mark out by lines, draw, draw out, write in a register, f. δια- through + γράφειν to write.] [...] A figure composed of lines, serving to illustrate a definition or statement, or to aid in the proof of a proposition. [...] An illustrative figure which, without representing the exact appearance of an object, gives an outline or general scheme of it, so as to exhibit the shape and relations of its various parts. [...]

**schema** (ˈski:mə) Pl. *schemata* (ˈski:mətə), schemas.[a. Gr. σχῆμα form, figure: see scheme n. 1] [...] In Kant: Any one of certain forms or rules of the ‘productive imagination’ through which the understanding is able to apply its ‘categories’ to the manifold of sense-perception in the process of realizing knowledge or experience. [...] A diagrammatic representation. Also in extended use.

Así, su relación se clarifica en sentido lógico: un diagrama es solo un tipo de esquema. Un diagrama no es la única manera de representar formas, pues hay también formas ligüísticas; pero todo diagrama representa formas o relaciones estructurales entre formas de algún tipo, *e.g.* pictóricas, anatómicas, inferenciales o de flujo dinámico. Lo más importante para los fines de este estudio, es elucidar el objeto y estilo representacional de un esquema diagramático, y las maneras en que las quirografías exocoriónicas idealizadas de Llorente-Bousquets y cols. cumplen funciones diagramático-esquemáticas.

En sus publicaciones, Llorente-Bousquets y cols. llaman ‘esquemas’ a quirografías diagramáticas, acompañadas de terminología y señalizaciones, que representan estructuras morfológicas. También han llamado ‘esquematar estructuras’ al proceso descrito en la sección I.2.1, de traducir a fórmulas (ampliada, condensada y sintética) los patrones de ejes largos y cortos observados en ejemplares de la familia Pieridae.<sup>151</sup> Corcoran (2016) define *esquema* como una plantilla, marco o patrón lingüístico, acompañado por un regla que permite la formación de una multitud de frases, oraciones o argumentos como ‘instancias’ de ese esquema. Este uso lógico-filosófico contemporáneo da a los esquemas un sentido lingüístico-formal, cuyos ejemplos paradigmáticos son los esquemas de axiomas, reglas de inferencia o reglas semántico-formales en lógica, *e.g.* el esquema del *Axioma de inducción* de Peano, el esquema de *Modus ponens* de Aristóteles o el *Esquema-T* (definición de la verdad de una oración) de Tarski.

En su *Crítica de la razón pura*, Kant (1781, 1787; ver Kant 2009) llamó esquema (*Schema*) a la: “representación [*Vorstellung*] de un procedimiento universal de la imaginación [*Einbildungskraft*] para suministrar su imagen [*Build*] a un concepto” (KrV: B179–B181); llama entonces ‘esquematismo’ (*Schematismus*) al uso de esquemas, que permite conectar representaciones sensibles con conceptos. Si bien la noción kantiana de esquema parece referirse a una imagen mental, más que a una representación material concreta, se destaca aquí su cualidad universal al representar, no entidades individuales, sino conceptos. Este sentido kantiano del término es retomado por Putnam (1992: 82, 86, 90) y su realismo pluralista, al llamar ‘esquemas conceptuales’ (*conceptual schemes*) a las maneras de determinar y categorizar los objetos básicos del mundo. Los usos del término ‘esquema’ por Llorente-Bousquets y cols. son compatibles con esta tradición, debido a: i) su etimología como ‘forma’, al representar estructuras morfológicas, y ii) su función de conectar imágenes con conceptos morfológicos, a través de la introducción de texto y señalizaciones.

#### II.2.2.1.1.4. Esquema letrado

Según la definición de Martínez (2009: 99):

---

<sup>151</sup> Dicen Nieves-Urbe *et al.* (2016a: 511):

Un eje corto no alcanza dicha área [apical], pues a menudo se ve interrumpido previamente por una fusión y quedan una o más costillas hasta la cúspide. Tal situación lleva a esquematizar la estructura en una fórmula extensa, por ejemplo: LC2LC3LCLL, que expresa la sucesión de ejes largos (L) y cortos (C), cuyos subíndices indican el número de costillas entre ejes largos hasta la cúspide. En la fórmula condensada, se antepone un número arábigo según la cantidad de ejes cortos o largos (LCLCLC2L), sin indicar número de costillas; la fórmula simple sería la siguiente: 5L3C. En la descripción se incluyen las últimas dos.

Un diagrama es un tipo de imagen (generalmente acompañada de texto, o por lo menos de letras) constituida por elementos espacialmente distribuidos que guardan relaciones significativas entre ellos, que dependen y varían de acuerdo con su proximidad espacial y de acuerdo con ciertas convenciones estables dentro de una comunidad, que permiten identificar su significado dentro de cierto tipo de saber.

Basado en Elgin (2007), Martínez retoma nociones de la escuela artefactual sobre modelos científicos, al: “hacer ver que la ciencia utiliza muchas veces idealizaciones y modelos que estrictamente hablando son falsos, y por lo tanto el entendimiento no puede consistir en un mera correspondencia con los hechos” (*op. cit.* 95). Propone entonces que los diagramas, aún entendidos por esta escuela como ‘modelos falsos’,<sup>152</sup> alcanzan su fin cognitivo al aportar un nuevo saber, constituido por la integración normativa de saberes diversos. Martínez justifica esta idea a través de una estrategia kantiana, al entender la objetividad diagramática como la intersubjetividad *a priori* que posibilita entre sus usuarios. Según esta idea, los diagramas: “contribuyen al entendimiento en la medida en que nos dan una justificación *a priori* por medio de la intuición [...] porque está[n] basado[s] en la habilidad del agente racional de adquirir y desplegar ciertos conceptos que capturan propiedades espaciales (que reconocemos *a priori*)” (*op. cit.* 99, 100). Martínez (*op. cit.* 100, 101, 103) ejemplifica esta idea a través de estudios en geometría euclidiana de Netz (1999), con quien afirma que:

[D]eben entenderse como prácticas que unen a la comunidad de geómetras euclidianos precisamente porque articulan normas implícitas respecto a qué es una buena inferencia. [*i.e.*] hay maneras correctas e incorrectas de leer un diagrama. [...] Si bien un diagrama no describe las cosas «tal y como son» (fácticamente), tiene una capacidad para hacernos ver relaciones entre cosas que son verdaderamente relevantes, importantes como parte de una caracterización de una visión coherente y comprensiva de las cosas[.]

Este componente normativo de los diagramas euclidianos describe también las virtudes representacionales de un buen diagrama exocoriónico: a saber: i) integrar diversas perspectivas posibles de un mismo fenómeno, a través de las relaciones topológico-estructurales entre sus partes; ii) permitir, con ello, la caracterización (*i.e.* transformación conceptual en caracteres) de organismos y especies con rasgos

---

<sup>152</sup> *Sensu stricto*, hablar de ‘modelos falsos’ no tiene sentido. Según la concepción modelo-teórica o semanticista en filosofía de la ciencia, un modelo es una interpretación que ‘satisface’, *i.e.* hace verdaderas, las leyes de una teoría (Díez & Moulines 1997: 332); si una interpretación no hace eso, no es un modelo. Por otro lado, adjudicar verdad o falsedad a una imagen, como modelo científico no-verbal de una teoría, se dificulta al desacoplar su análisis de un concepto de verdad correspondentista, que vincule oraciones de una teoría con hechos empíricos. En particular, al no existir un referente empírico para una representación diagramática, su éxito o fallo representacional no pueden darse en correspondencia con algún objeto concreto, sino con objetos teóricos abstractos. A continuación, en línea con Martínez (2007), se argumenta que un diagrama corresponde con relaciones estructurales entre objetos empíricos que éste representa, no con verdad o falsedad, sino con algún grado de *precisión o exactitud*.

variados; iii) guiar su interpretación correcta al interior de una comunidad epistémica de investigadores del exocorion, a través de la incorporación de señalizaciones y componentes verbales.

Un ‘diagrama letrado’ (*lettered diagram*) *sensu* Giardino (2011), es una combinación de elementos pictóricos y textuales, que permite hacer una generalización inferencial a partir de un ejemplo ofrecido. Giardino (2011: 504) retoma este término de Netz (1999), quien lo propuso para referirse a una invención original de la cultura griega, manifiesta en las construcciones geométricas de los *Elementos* de Euclides:

the lettered diagram is a combination of distinct elements that taken together make it possible to generalize an argument that is given in a single diagram having specific geometrical properties. [...] At the logical level, it is composed, as the name suggests, by a combination of the continuous – the diagram – and the discrete – the letters added to it.

En concierto de ideas con estos autores, pero de manera conservativa con el sentido de Netz, se propone aquí el término *esquema letrado* para referir a lo que Llorente-Bousquets y cols. llaman ‘esquema’ sin más, *i.e.* quirografías que representan caracteres y estructuras morfológicas con un estilo idealizado y geométrico, acompañadas de texto y señalizaciones, *e.g.* flechas, escalas, terminología, medidas. Se justifica la introducción del término, debido a: i) el poder inductivo de un esquema morfológico, referido a su capacidad de representar invariantes o límites de variación característica dentro y más allá de una muestra, como idealización geométrica obtenida a partir de múltiples observaciones (*i.e.* por inducción enumerativa); ii) sus funciones ‘puente’ entre contenidos pictóricos y verbales, al mostrar relaciones entre términos teóricos y sus referentes morfológicos ‘tipo’ de manera sinóptica.

La tipicidad del esquema letrado se asemeja a la de un *arquetipo* según la homología general de Owen (1943, 1846). Con independencia de su interpretación mediante alguna teoría evolutiva, los esquemas letrados resultan especialmente útiles para estudios morfológicos, al representar estructuras de manera eficaz y más eficiente. Cali (2020: 119, 120) hace explícita esta ventaja representacional de los diagramas ante el lenguaje oracional (*sentential*), y la explica por su especificidad de ser representaciones irreduciblemente bidimensionales o espaciales:

DIAGRAMS are two-dimensional representations of a domain in which relations among elements like points, lines, open/bounded regions on a plane match relations among the elements of that domain. The relations are spatial relations like intersection among points and LINES, overlap, meet, covering, disjointness, inclusion among regions. Once a finite set of ordered pairs of one relation and one uniquely assigned label to locations is chosen, a DIAGRAM can represent the structure of a domain by mapping spatial relations and labels to relations and elements of the domain, under a given interpretation. [...] SPACE is relevant to sentential languages only for the concatenation of token symbols. The construction of sentences depends on the syntax, whose rules are independent of elements. Instead, the geometrical and the topological properties of diagrammatic elements induce a hierarchical order that constrains the

syntax and connects it to semantics. [...] This semantic import accounts for the analogical correspondence by which the efficacy of DIAGRAMS is often justified.

Esta concepción del diagrama como representación analógica de una estructura, cuya eficacia representacional depende de constricciones semánticas en su interpretación, tiene consecuencias en sus funciones inferenciales. Si se concibe un diagrama como la representación pictórica de un argumento por analogía,<sup>153</sup> su primer criterio de eficacia es ser una representación menos problemática que lo representado, *i.e.* que trabajar con el diagrama permita resolver problemas no resolubles (o disolubles<sup>154</sup>) en la intervención directa del fenómeno diagramado. Cuando el propósito es la representación y estudio de secuencias y posibles tendencias de transformación de caracteres exocoriónicos, a su vez indicativas de posibles relaciones filogenéticas entre especies, la justificación del uso de diagramas adquiere la forma de un argumento de indispensabilidad. Puesto que es imposible observar de manera directa el pasado distante al que pertenecen los eventos de especiación buscados y sus transformaciones de caracteres asociadas, requerimos de la representación y estudio comparativo de caracteres y sus estructuras para abducir la filogenia de especies (Fitzhugh 2006). Sin embargo, por sí solo, esto no justifica la preferencia por cierto estilo representacional de caracteres exocoriónicos en vez de otro.

---

<sup>153</sup> En teoría básica de la argumentación, una *oración* es un ‘portador de verdad’ o contenido lingüístico susceptible de ser verdadero, falso u otra adjudicación alética. Una (regla de) *inferencia* es un esquema para transformar ciertas oraciones en otras. Un *argumento* es una lista de oraciones  $\{P_1 \dots P_n\}$  tales que  $P_j$  se sigue, se infiere o es consecuencia de  $P_i$ , con  $i < j$ , mediante alguna regla de inferencia. En particular, la *conclusión*  $P_n$  es consecuencia de todas las  $P_i$  anteriores, o *premisas*. Un argumento es *deductivo* si la verdad de todas premisas garantiza la verdad de la conclusión. Un argumento es *inductivo sensu lato* si no es deductivo. La analogía es un tipo de argumento inductivo *sensu lato*; en el cual, las premisas enuncian correlaciones (*horizontales*) entre términos u oraciones de distintos contextos, para heredar relaciones inferenciales (*verticales*) de un contexto al otro. Según Hesse (1966: 58-72):

An analogy may be said to exist between two objects in virtue of their common properties. [...] If we have reason to think that the properties in the positive analogy are causally related, [...] the argument will be strong. [...] the pairs of corresponding terms are never identical but only *similar* [There are] two sorts of dyadic relation, and so I shall call these *horizontal* and *vertical* relations [...] *similarity*, and [...] *causal*. [...] The vertical relations may be conceived as no more than that of whole to its parts, or they may be regarded as causal relations depending on some theory or interrelation of parts [Sometimes] there is no horizontal relation independent of the vertical relations [...] It seems to be exclusively analogies of this kind that Richard Robinson is thinking of when he asserts that analogy in any sense other than mathematical proportionality "is merely the fact that some relations have more than one example," that is that "*a* is to *b* as *c* is to *d*" is merely equivalent to asserting the existence of a relation *R* such that *aRb* and *cRd*. But Robinson overlooks analogies of the other kinds we have mentioned. [...] analogical argument is not just inductive generalization, and any account which reduces it to this is misleading.

Las relaciones filogenéticas *sensu* Hennig (1965, 1966) son hipótesis explicativas de similitudes entre caracteres, al ser su causa putativa. Según Fitzhugh (2006) el esquema inferencial que les corresponde es abductivo; el cual, al igual que la analogía, es inductivo *sensu lato* sin ser inducción enumerativa (inducción *sensu estricto*).

<sup>154</sup> Resolver un problema es diferente a disolverlo. En el primer caso, el problema se considera legítimo y se propone una solución al mismo. En el segundo, se muestra que el problema estaba mal planteado, por lo que no era realmente un problema y no requiere solución; o bien, se propone un nuevo marco teórico que reemplaza al anterior y donde éste problema ya no aparece. Carnap (1932, 1967), filósofo de influencia importante para Hennig (ver sección II.1.1), promovió la disolución de pseudoproblemas filosóficos a través de un análisis lógico, lingüístico y conceptual de sus componentes.

La preferencia de uso de quirografías por parte de Llorente-Bousquets y cols., para cumplir fines epistémicos diversos a lo largo de sus procesos de investigación exocoriónica, puede plantearse en términos de su eficacia o eficiencia. Una herramienta o proceso es *eficaz*, si cumple con su objetivo; es una propiedad catgórica: se es eficaz o no. Una herramienta o proceso es eficiente, si cumple su objetivo con economía de recursos (*e.g.* materiales, dinero, tiempo, esfuerzo); es una propiedad gradual: se es más o menos eficiente. En sentido lógico, eficiencia (suficiente) implica eficacia (necesaria), pero no al revés; por contraposición, ineficacia implica ineficiencia. En general, suele encomiarse la automatización de procesos por su mayor eficiencia; las imágenes digitales, u obtenidas por métodos algorítmicos o automatizados, suelen además considerarse provistas de mayor objetividad, lo que les da una ventaja inicial como representaciones científicas. Sin embargo, la eficacia o eficiencia representacional de imágenes exocoriónicas algorítmicas puede verse comprometida de maneras diversas. En el proceso descrito en la sección I.2.2.3, el *stacking* automatizado incluido en Photoshop CS6 es mucho más rápido que uno manual y entonces, en principio, más eficiente; pero produce imágenes inservibles como base para quirografías exocoriónicas a partir de fotomicrografías, por lo que resulta ineficaz y entonces ineficiente.

En general, los esquemas letrados resultan especialmente útiles para estudios morfológicos, al representar estructuras de manera eficaz y más eficiente. Darden (2013: 21–23) afirma que los esquemas ocupan un lugar privilegiado en la representación de los ‘mecanismos’ descriptivos o explicativos (según su caracterización ‘MDC’, dada por Machamer *et al.* 2000) que suelen constituir objetos centrales de estudio en biología contemporánea, *e.g.* la representación del ‘dogma central’ de la biología molecular, a través de un un esquema letrado que describe el mecanismo de síntesis de proteínas. El autor enumera características de los mecanismos que pueden considerarse producto directo de su representación esquemático-estructural (presencia de entidades y relaciones, modularidad, orientación, conectividad, compartimentalización y localización de sus partes dentro de jerarquías o series) y distingue entre el esquema (*schema*) y boceto (*sketch*) de un mecanismo, según si sus componentes representativos han sido determinados por completo o no. Casanueva (2017) concurre con Darden en la indispensabilidad de uso de esquemas y diagramas en biología moderna, al enfatizar sus funciones como instrumentos pre-verbales de representación, procesamiento e intervención de datos, así como de relaciones inferenciales entre componentes propios o auxiliares de teorías científicas. El autor ejemplifica este punto mediante el desarrollo histórico de los cuadros de Punnett en genética mendeliana, cuyas versiones diagramáticas actuales desglosan el mecanismo de obtención e interpretación teórica de la matriz de datos genéticos.

En términos de ‘virtudes epistémicas’ *sensu* Daston & Galison (2007; ver sección II.3), el grado de *objetividad mecánica* de las quirografías descriptivo-realistas depende de la calidad de las fotomicrografías e imágenes del MEB en que se basan, así como de la estandarización de sus técnicas de reconstrucción quirográfica. Pero para cumplir su función representacional en sentido amplio (ver sección II.1.3), como herramientas de investigación de homología entre caracteres exocoriónicos, se requiere la aplicación de *juicio entrenado* en la calibración de dispositivos, interpretación y depuración de resultados. Por otro lado, debido a su tipicidad *sensu* Owen (1843), los esquemas letrados responden mejor a la *fidelidad con la naturaleza* o a la *objetividad estructural*, como virtudes epistémicas alternativas a la objetividad mecánica de la fotografía y del MEB en la construcción de imágenes científicas. Finalmente, debido a la lógica inductivo-enumerativa detrás de su construcción, estas representaciones esquemático-estructurales suelen fungir como pictorización de caracteres *sensu* Wheeler y Platnick (2000); *i.e.* de rasgos con estabilidad intraespecífica y distinción interespecífica, diagnósticos de especies u otros grupos biológicos relevantes.

Puede y suele ocurrir que los caracteres sean levantados de manera simultánea a su esquematización, como parte integral de un proceso de ‘caracterización’ leibniziana (Vitta 2003), al permitir ver de manera clara relaciones estructurales no detectadas durante el examen de ejemplares concretos.

#### **II.2.2.1.1.5. *Characteristica* o *Begriffsschrift* (conceptografía)**

La ‘caracterización’ leibniziana de rasgos exocoriónicos, *i.e.* su transformación conceptual en caracteres estructurales (*characteristica geometrica*), se alcanza por Llorente-Bousquets y cols. de manera simultánea a la elaboración, revisión y refinamiento de esquemas letrados. Dicha caracterización del exocorion es también leibniziana en otro sentido: los caracteres de los esquemas letrados funcionan parcialmente como *characterística universalis* (Leibniz, 1679), al representar conceptos pre-lingüísticos y sus relaciones estructurales de manera directa. La *characteristica universalis* leibniziana, se ha interpretado históricamente como una versión temprana de lenguaje formal para la lógica matemática, introducida alternativamente por Boole (1847, 1854) o por Frege (1879).<sup>155</sup> Sin embargo, esta interpretación empobrece la idea original de Leibniz; según Casanueva (2009: 216):

---

<sup>155</sup> Para George Boole (1847, 1854), las reglas de la lógica no necesariamente tienen una cobertura metafísico-ontológica, sino solo psicológica: son las leyes del pensamiento, que fundamentan las operaciones lógicas del cálculo de probabilidades. Esto podría constituir el nacimiento de la lógica matemática *per se*, entendida como inversión del orden fundamental entre ambas disciplinas, mediadas por un psicologismo. No es que la matemática y sus demostraciones se



El proyecto de Leibniz no era tanto una cuestión de lógica, sino más bien de representación del conocimiento. [...] que nuestras representaciones exosomáticas (materiales), en términos de cuadros, esquemas, diagramas, estuviesen en consonancia (idealmente isomórfica) con nuestras representaciones endosomáticas, en términos de unos pocos conceptos atómicos más un cierto arte de combinación e invención que permitiría la construcción de conceptos más complejos y podría eventualmente representar todos los pensamientos humanos. El *ars characteristic* era el arte de ir formando y ordenando los caracteres (que incluían: signos, marcas, dibujos, símbolos, notaciones, números, etc.) «de modo que mantengan entre sí la relación que mantienen los pensamientos» (Bodeman 1985 en De Olaso 2003, p. 181) así se obtendría una escritura ideográfica que representaría directamente los pensamientos.

Leibniz atribuye a su *characteristica* funciones inferenciales, para un cálculo de probabilidades más allá de la opinión subjetiva; pero no la reduce a una herramienta automatizada de cálculo lógico, o *calculus ratiocinator*. También la enmarca en el proyecto relacionado de contar con una vía de comunicación universal, pero no en el sentido de ser una lengua común para hablantes de distintas lenguas, más o menos traducible a las mismas, o *lingua franca*. Tal como Frege (1879) comprendió y retomó como proyecto general,<sup>156</sup> la *characteristica universalis* de Leibniz no es solo un *calculus ratiocinator*, menos una *lingua*

---

fundamenten en la lógica (*i.e.* que la matemática sea lógica); sino que la lógica, o cálculo de probabilidades, se fundamenta en leyes del pensamiento cuya estructura es algebraica, *i.e.* la lógica es matemática (Boole 1854: II.15, III. Proposition IV):

Let us conceive, then, of an Algebra in which the symbols x, y, z, etc. admit indifferently of the values 0 and 1, and of these values alone. The laws, the axioms, and the processes, of such an Algebra will be identical in their whole extent with the laws, the axioms, and the processes of an Algebra of Logic. Difference of interpretation will alone divide them. Upon this principle the method of the following work is established. [...] *That axiom of metaphysicians which is termed the principle of contradiction [...] is a consequence of the fundamental law of thought, whose expression is  $x^2 = x$ .* [...] viz., that what has been commonly regarded as the fundamental axiom of metaphysics is but the consequence of a law of thought, mathematical in its form.

Estas dos ideas, sobre la anterioridad de la matemática respecto a la lógica y sobre el fundamento psicológico de las mismas, se oponen diametralmente a las del otro inventor putativo (Bocheński 1956, Barceló 1993) de la lógica matemática: Gottlob Frege (1879). Según Barceló (1993: 3–5):

Tal era la firmeza de las verdades matemáticas [para Frege], que no podía descansar en algo tan débil y mutable como las ideas y el pensamiento. Si así fuera, perdería su carácter objetivo y universal. [...] Esta posición [fregeana], según la cual, los verdaderos fundamentos de las matemáticas se encontraban dentro de la lógica, de tal manera que la matemática fuera una rama de la lógica, es conocida aún hoy en día como ‘logicismo’. [...] En la Conceptografía, aparecen por primera vez las funciones lógicas, las pruebas recursivas, la teoría cuantificacional y, por supuesto, el cálculo lógico – en el que he centrado mi investigación. No por nada es llamado Frege el inventor de la lógica matemática y padre del giro lingüístico en la Filosofía.

La discusión sobre la autoría de la lógica matemática, según como se conciba, es ajena a los propósitos del presente estudio. El objetivo de esta sección es presentar la noción más general de la conceptografía fregeana, como evolución de la *characteristica universalis* leibniziana, para retomar su labor central de representar conceptos y relaciones entre los mismos de manera directa, a través de diagramas.

<sup>156</sup> Dice Frege (1879, en Frege 2016: 42–44):

En § 3, he designado como *contenido conceptual* [*begrifflicher Inhalt*] aquello que únicamente me importaba. [...] También de aquí resultó el nombre: "conceptografía". Puesto que me he limitado a expresar, inicialmente, relaciones independientes de las propiedades específicas de las cosas, pude también emplear la expresión "lenguaje de fórmulas para el pensamiento puro". [...] También Leibniz reconoció las ventajas de un modo adecuado de simbolización. Su idea de una característica general, de un *calculus philosophicus* o *ratiocinator*, era tan gigantesca que el intento de desarrollarla hubo de quedarse en los meros preparativos. [...] Pero si no se puede

*franca*, sino una ‘conceptografía’ (*Begriffsschrift*), *i.e.* un sistema para representar conceptos de manera directa, que entonces pueden nombrarse y clasificarse en múltiples lenguas de manera inmediata, sin necesidad de traducción alguna;<sup>157</sup> según Casanueva (2009: 215):

Como señala Borges, hacia el final de su tratado sobre el lenguaje analítico de Wilkins, el problema principal de este tipo de intentos radica en la justificación de los géneros iniciales y del sistema taxonómico que les sigue. [...] Leibniz deseaba un alfabeto para el pensamiento (*alphabetum cogitationum humanorum*) [y] conceptuó su *characteristica universalis* como una lengua ideográfica o pasigráfica, donde más que fonemas o palabras se escribiesen conceptos.

Para los fines del presente estudio, lo más relevante es que tanto Leibniz como Frege utilizaron diagramas para alcanzar este objetivo de representación conceptual directa. Frege (1882) fue explícito en la necesidad de una cualidad figurativo-visual, no verbal ni lingüística, en la construcción de una buena conceptografía;<sup>158</sup> lo cual posibilita una analogía con los esquemas letrados. La parte textual, que incorpora también nueva terminología propuesta, contribuye en la búsqueda de una *lingua franca* para referir de manera más clara, exacta y precisa a estructuras exocoriónicas. Su parte pictórica, por otro lado, se asemeja a una *characteristica universalis* o conceptografía, de modo similar a como lo hacen los ‘caracteres’ (*i.e.* ideogramas) chinos,<sup>159</sup> los señalamientos de tránsito, las acotaciones en un mapa, o los

---

alcanzar una meta tan alta en un intento, no hay que desesperar de lograr, paso a paso, una aproximación más lenta. [...] En los símbolos aritméticos, geométricos, químicos, se pueden ver realizaciones de la idea leibniziana en áreas particulares. La conceptografía aquí propuesta añade una más a éstas, y ciertamente una que se sitúa en el medio, adyacente a todas la demás. [...] Si es una tarea de la filosofía romper el dominio de la palabra sobre la mente humana descubriendo los engaños que surgen casi inevitablemente sobre las relaciones de los conceptos en el uso del lenguaje, al liberar al pensamiento de la contaminación que proviene únicamente de la naturaleza de los medios lingüísticos de expresión, entonces mi conceptografía, más desarrollada para estos propósitos, podría ser un instrumento útil a los filósofos.

<sup>157</sup> Dice Leibniz (1966, en Casanueva 2009: 216):

Los primeros términos, de cuya combinación consistirán todos los otros, serían designados por signos [...] Si éstos están correcta e ingeniosamente establecidos, esta escritura universal será tan fácil como es común, y podrá ser leída sin ningún diccionario [...] La totalidad de tal escritura estaría hecha de figuras geométricas, como si fuesen una clase de dibujos —tal como lo hicieron los antiguos egipcios, y los chinos hacen hoy.

<sup>158</sup> Dice Frege (1882, en Frege 2016; 156–159):

Sin símbolos, también sería difícil remontarnos hasta el pensamiento conceptual. Al dar el mismo símbolo a cosas diferentes aunque similares, propiamente ya no designamos la cosa individual, sino lo que tienen en común: el concepto. [...] Pero el lenguaje se muestra incapaz, cuando de esto se trata, para librar de fallas al pensamiento. [...] Lo visible es del todo distinto; las figuras son especialmente apropiadas. Por lo general, éstas están definidas con precisión y diferenciadas claramente. Esta seguridad del símbolo escrito [...] solo se alcanza si el símbolo significa inmediatamente la cosa. [...] Para aprovechar las ventajas peculiares de los símbolos visibles, tal escritura tiene que ser diferente de todo lenguaje verbal.

<sup>159</sup> Leibniz no fue el primero en considerar de este modo los ideogramas chinos; según Wilkins (2009: 58):

Bacon argued that letters of the Latin alphabet are conventional signs, but the Chinese characters were “real characters, not nominal,” which he said “represent neither letters nor words, but things and notions; insomuch that a number of nations whose languages are altogether different, but who agree in the use of such characters . . . communicate with each other in writing; to an extent that indeed any book written in characters of this kind can be read off by each nation in their own language”.

pictogramas de las estaciones del STC Metro de la Ciudad de México (Casanueva 2009).<sup>160</sup> Los esquemas constituyen una representación visual o ‘icónica’ *sensu* Macbeth (2012: 290–291) de caracteres exocoriónicos, al concebirlos como conceptos reconocibles de manera evidente y prelingüística, de modo tal que pueden inferirse nuevas relaciones relevantes entre los mismos:

Geometrical concepts, at least those of concern to Euclid, are given by parts in spatial relation [...] And because they are, the contents of such concepts can be exhibited in paper-and-pencil drawings. [...] A drawn circle in a Euclidean diagram is, in other words, a Peircean icon; it exhibits the relevant relations of parts, and in so doing generates the appearance of a circle. And because, as I have indicated, a Euclidean diagram is composed of primitive parts that are combined in wholes that are geometrical figures, and are themselves proper parts of the diagram, one can perceptually reconfigure various parts in new ways in order to reach the desired conclusion. The demonstration is fruitful, a real extension of our knowledge for just this reason: because we are able perceptually to take parts of one whole and combine them with parts of another whole to form a new whole, we are able to discover something about our geometrical concepts that was simply not there, even implicitly, in the materials with which we began.

Según Macbeth (2012), los diagramas conceptográficos de Frege comparten esta cualidad euclidiana de licitar inferencias deductivas ampliativas, *i.e.* juicios sintéticos *a priori* kantianos, como los defendidos por Martínez (2007), mediante los cuales obtener nuevos conceptos a partir de otros.<sup>161</sup>

Llorrente-Bousquets y cols. han comenzado a explorar la función de sus esquemas lerados como *calculus racionator* (lo cual requiere de reglas de transformación claramente definidas e instanciadas entre componentes de esquemas), al proponer y tabular estándares para la representación geométrico-esquemática de estructuras apicales (engrosamientos, abultamientos, tres tipos de proyecciones) y sus transformaciones en especies de la familia Pieridae (Nieves-Uribe *et al.* 2021: 308). Al concebir la ‘evidencia’ como aquello cuyo contenido *oracional* asociado (*i.e.* portador de verdad) no requiere de mayor justificación que su presentación, pues es evidente o está ‘a la vista’, Bredekamp *et al.* (2015: 114)

---

<sup>160</sup> Sobre el ‘Sistema internacional para la educación tipográfico visual’ (ISOTYPE) de Neurath (1936), dice Casanueva (2009: 219–221)

consistía en un código icónico destinado a comunicar información sobre objetos, procesos y relaciones mediante una narrativa visual. [...] El ISOTYPE no tuvo los resultados globales que Neurath deseaba, sin embargo, sus ideas fueron antecedente directo de la señalización internacional de aeropuertos, hoteles y centros de recreo. El ISOTYPE también es antecedente, entre otros, de los íconos utilizados para representar los deportes olímpicos y de la señalización de las líneas del metro de la Ciudad de México.

<sup>161</sup> Dice Macbeth (2012: 289, 292):

Although Kant had thought it impossible, perhaps there *could* be a kind of concept-writing or concept-script [...] Frege’s *Begriffsschrift* was to enable one to exhibit the contents of mathematical concepts in written marks in a way enabling one to reason deductively from those contents [...] As one builds numbers out of numbers in the formula language of arithmetic so Frege would build concepts out of concepts in his formula language of pure thought. In *Begriffsschrift* “we use old concepts to construct new ones . . . by means of the signs for generality, negation, and the conditional” (Frege 1880/1881, p. 34).

resaltan la función evidencial de los diagramas en la construcción de objetividad y de conocimiento científico:

Terms such as *evidence* and *demonstration* are closely associated with the concept of objectivity as a scientific ideal. Images have turned out to be a constitutive elements of scientific argumentation (fig. 5) because they are seen as especially suited to convey unquestionable, obvious, and immediately manifest truth. In its original philosophical sense, the Latin word *evidentia* refers quite literally to seeing: what is evident is “directly present to the eye.” Diagrams, for example, are predicated on their claim to make something manifest (fig. 6).

En el caso de los esquemas letrados exocoriónicos, esta ‘objetividad’ (o intersubjetividad maximal; ver sección II.2.1.2.2.) quiere decir una representación mejor de un objeto teórico regulado. La integración de cierto rango de variación fenoménica en un solo esquema, representa lo universal y necesario (o *a priori*) del fenómeno observado, *i.e.* la invarianza o variación típica de caracteres dentro y más allá de una muestra escrutada (según su poder inductivo). Al hacer evidentes relaciones entre caracteres y posibilitar otras nuevas, puede apreciarse cómo los esquemas letrados exocoriónicos, en su concreción material como quirografías, proveen de evidencia para:

- i) Identificar y conceptualizar, visualmente, caracteres homólogos.
- ii) Ordenarlos secuencialmente en estados de caracteres, según sus grados de proximidad o similitud estructural.
- iii) Darles direccionalidad, a través de algún método de polarización de secuencias de estados de caracteres.
- iv) Explicarlos mediante hipótesis de homogenia o de homoplasia en un marco teórico filogenético.

Lo que permite hacer los trabajos conceptuales (i) y (ii) es la cualidad pictórica (no verbal, prelingüística) de los esquemas. Los pasos (iii) y (iv) requieren de su parte letrada, para conectar conceptos pictóricos de caracteres con alguna teoría causal, que los describa y explique en sus relaciones estructurales. De este modo, el esquema letrado sirve como herramienta no-verbal de conceptualización científica, al constituir una representación ‘puente’ entre evidencia empírica de caracteres homólogos, y la teoría filogenética que puede explicarlos por homogenia u homoplasia *sensu* Lankester (1870). Como hacen notar Bredekamp *et al.* (2015), tales funciones epistémicas presentes en este estilo de imágenes, con agencia en la construcción de conceptos y de conocimiento científico, se pierden a través de un análisis no-procesual que las conciba solo como ‘ilustraciones’ derivativas y estáticas.

#### II.2.2.1.1.6. La no-ilustración científica: precisión y exactitud

Sobre la diferencia entre ‘diagrama’ e ‘ilustración’, Vitta (2003: 225) afirma que: “el primero solo selecciona algunas de las características de un fenómeno y las expresa con máxima precisión, mientras que la segunda restituye el fenómeno íntegramente, pero en detrimento de su legibilidad”. Aunque su noción de ilustración es incorrecta, hay valor en su noción de diagrama como abstracción maximalmente precisa, toda vez que se entienda la diferencia entre *precisión* y *exactitud* como virtudes de dispositivos y estilos representacionales. Según Winchester (2021), ‘exactitud’ (*accuracy, exactness*) se refiere al grado de proximidad de algo con su valor deseado o verdadero, mientras que ‘precisión’ (*precisión*) se refiere al nivel de detalle y repetibilidad con que lo hace. El autor ofrece los siguientes ejemplos (Winchester 2021: 24–26; paráfrasis):

- i) Una vara que mida ‘un metro’ es más exacta cuanto más se aproxime a la definición de esa unidad de medida (la longitud recorrida por la luz en el vacío en una fracción 1,299,792,458 de segundo), pero más precisa cuanto más subdivisiones tenga (decímetros, centímetros, milímetros) y pueda fabricarse de manera más fiable. Un metro preciso no necesariamente es exacto, ni viceversa.
- ii) Un arquero puede dar un tiro muy exacto, justo al centro de la diana; pero a menos que pueda repetirlo de manera consistente, no diríamos que posee precisión en su tiro. Por otro lado, si un arquero nunca da justo en el centro, pero es capaz de tirar en la misma región periférica de la diana de manera consistente, diremos que posee precisión en su tiro, aunque no sea muy exacto. Un arquero preciso no necesariamente es exacto, ni viceversa.

Precisión y exactitud son conceptos desacoplados en sentido lógico. No hay implicación estricta (posible causación) ni conjunción constante (correlación fuerte) entre ellos. Por ello, al evaluar una representación, debe tenerse claro si lo que se busca con ella es precisión o exactitud en relación con el objeto representado.

Podría parecer que, cuando el propósito de una imagen exocoriónica es representar cierto ejemplar individual y concreto con la mayor exactitud o precisión posibles, la fotografía o el MEB triunfan como estilos representacionales. Pero esto solo se sostiene a condición de que:

- i) Los dispositivos automatizados de captura y procesamiento de imágenes funcionen sin la introducción de aberraciones ópticas o informacionales, para maximizar la exactitud representacional.
- ii) Los dispositivos automatizados de captura y procesamiento de imágenes funcionen de manera consistente y produzcan imágenes con la resolución requerida, para examinar y escrutar rasgos relevantes a cierta escala y maximizar la precisión representacional.

Debido a problemas descritos en las secciones I.1.3, I.1.4 y I.2.2.6 del presente estudio, estas dos condiciones no siempre se cumplen con el uso de fotografías ni del MEB. Por otro lado, cuando el objeto a representar son las invariantes o variación típica de una muestra de ejemplares, el referente es un objeto abstracto; por lo cual, su representación es simplemente inasequible a través de dispositivos automatizados, fabricados para la fijación de fenómenos ópticos concretos. Según la distinción de Vitta (2003), en estos casos la relación de representación no es ni puede ser mimética, sino solo estructural: explicitar relaciones estructurales relevantes, para algún propósito, entre las partes de un objeto o entre objetos. En las representaciones exocoriónicas de la literatura, las estructuras no se representan a través de dispositivos automatizados y provistos de *objetividad mecánica* (e.g. fotografía, MEB), sino con quirografías esquemático-estructurales producidas de manera colaborativa y estandarizada, por especialistas e ilustradores provistos de mirada selectiva y de *juicio entrenado* (Daston & Galison 2007; ver sección II.3); quienes las complementan con texto y señalizaciones pertinentes. Los esquemas letrados resultantes, son más exactos cuanto mejor representen las relaciones estructurales relevantes entre caracteres, y más precisos cuanto más detallada y consistentemente representen la tipicidad de caracteres y estructuras.

De este modo, los esquemas letrados no ‘ilustran’ un contenido teórico preexistente con verdad o falsedad, sino que contribuyen a conformarlo en la medida en que representan relaciones estructurales relevantes entre objetos de estudio empírico, de manera más exacta y precisa que otros estilos de representación exocoriónica (e.g. fotografía y MEB). En una concepción tradicional, una ilustración lo es en tanto dependiente semánticamente de otro contenido al que ‘ilustra’. Tal concepción adjudica a la imagen científica un rol subsidiario, retórico y a menudo supeditado a un contenido teórico-verbal, al que acompaña y solo trata de persuadir o comunicar mejor. Daston & Galison (2007: 22) concurren con Bredekamp *et al.* (2015) en lo desafortunado de concebir las imágenes científicas como solo ilustraciones:

Whatever the amount and avowed function of the text in an atlas, which varies from long and essential to nonexistent or despised, the illustrations command center stage [...] they are the *raison d'être* of the atlas. To call atlas images “illustrations” at all is to belie their primacy, for it suggests that their function is merely ancillary, to illustrate a text or theory. [But] pictures are the alpha and the omega of the genre. Not only do images make the atlas; atlas images make the science.

Las imágenes exocoriónicas producidas por Llorente-Bousquets y cols. cumplen una función ilustrativa al alcanzar sus versiones definitivas e incluirse en publicaciones. Pero durante su proceso de elaboración y debido a sus técnicas *sui generis* de producción y revisión colectiva, también son herramientas epistémicas y de investigación conceptual. Lo más importante a destacar aquí, es que sus funciones epistémico-inferenciales se visualizan, no en la imagen como entidad terminada y estática, sino en su

proceso dinámico de construcción, *i.e.* desde un enfoque procesual (Bredekamp 2015). Las particularidades de su proceso de elaboración, han posibilitado el descubrimiento y conceptualización de estructuras exocoriónicas de gran valor en sistemática de Papilionoidea, *e.g.* la microrretícula y su variación (Hernández-Mejía *et al.* 2014b) o las especializaciones periapicales en géneros de Pierini (Hernández-Mejía *et al.* 2013) y de Biblidinae (Nieves-Uribe *et al.* 2015, 2016a). Para Llorente-Bousquets y cols., la labor colectiva de producir imágenes no consiste en representar de manera pictórica un contenido teórico-verbal preexistente, sino que contribuye a conformarlo.

Una razón de por qué el exocorion ha permanecido relativamente desatendido como sistema de caracteres, puede ser la ausencia de estándares adecuados en su representación y estudio. Dicha representación debe ser informativa, a la vez que clara y reproducible; lo cual depende de encontrar un balance apropiado entre mimesis descriptiva e idealización esquemática, de manera que las estructuras exocoriónicas puedan probar su valor diagnóstico frente a otros sistemas de caracteres. La dificultad inicial a la que se enfrentó Döring (1955), para presentar y defender el valor taxonómico de sus estudios exocoriónicos, debería haberse resuelto de manera progresiva con el surgimiento y aplicación de tecnologías nuevas y mejores en la producción de imágenes microscópicas fiables; especialmente a través del uso del MEB. Sin embargo, como se mostró en la sección I.2.2.2., el MEB por sí solo es insuficiente para un análisis exocoriónico adecuado: se requiere, al menos, complementarlo con la técnica de tinción para develar algunas estructuras. Llorente-Bousquets y cols. consideran ambas técnicas, fotomicrografía bajo tinción y MEB, herramientas necesarias y complementarias para un estudio exocoriónico adecuado; especialmente en la búsqueda de caracteres indicativos de posibles relaciones filogenéticas.

#### **II.2.2.2. Imágenes como herramientas: dimensiones epistémica y ergonómica**

Lecciones importantes de concebir las imágenes exocoriónica como representantes de caracteres, que a su vez representen (intransitivamente) especies y taxones superiores, son:

- 1) El levantamiento de caracteres exocoriónicos es simultáneo a su proceso de representación: es como devienen objetos de teorías científicas.
- 2) El proceso de construcción de imágenes exocoriónicas contribuye a la generación de caracteres útiles en la abducción de hipótesis filogenéticas.
- 3) Es recomendable un uso coherente de estilos de representación pictórica (quirografía, fotografía, MEB) y su correlato textual (terminología, glosarios, tabulaciones) en el levantamiento exitoso de un sistema de caracteres exocoriónicos.



Esta búsqueda de coherencia y adecuación representacional debe entenderse, no solo con referencia al objeto representado, sino con atención a las necesidades del público al que las representaciones van dirigidas. Sin embargo, estos objetivos pueden no cumplirse de manera conjunta e incluso entrar en conflicto. Por ello, hace falta una distinción adicional entre funciones de las representaciones, para evaluar su eficacia o eficiencia respectivas de manera más justa.

Barceló (2016)<sup>162</sup> propuso una teoría de las imágenes como herramientas epistémicas, que elucida aspectos importantes de su uso en ciencias. Al concebir una *herramienta* como un objeto determinado por su función en la ejecución de una tarea, a las representaciones como herramientas y a una imagen como representación epistémica visual, propuso tres distinciones para el análisis de imágenes científicas:

- 1) Entre sus dimensiones *epistémica*, según las restricciones impuestas por su propósito como herramientas de producción y transmisión conocimiento, y *ergonómica*, según las restricciones impuestas por las características de sus usuarios.
- 2) Entre sus funciones *estrecha*, de representar, y *amplia*, de explorar, descubrir o comunicar información.
- 3) Entre su *interpretación*, o determinación de su contenido informativo, y su *aplicación*, o evaluación de su correspondencia con lo representado.

Barceló argumenta que —según su función estrecha de representar— imágenes diferentes pueden contener la misma información relevante, *i.e.* tener la misma eficacia representacional, al interpretarse del mismo modo. Sin embargo, según su función amplia, ciertas imágenes pueden organizar la misma información mejor que otras; *i.e.* tener una eficiencia representacional mayor o menor, al aplicarse de modos diversos o por usuarios distintos. Según el autor, esa diferencia de eficiencia representacional no

---

<sup>162</sup> Dice Barceló 2016: 45, 47–49):

El objetivo de este artículo es establecer algunas distinciones fundamentales para el estudio de [...] las representaciones epistémicas visuales. Para ello, presento tres distinciones estrechamente relacionadas: La primera es una distinción entre las restricciones impuestas a una herramienta por la tarea (que se busca nos ayude a realizar), y aquellas impuestas por nuestras características como usuarios. La segunda es una distinción entre la función estrecha de una representación (que no es sino representar) y su objetivo más amplio, el cual puede ser epistémico, estético, litúrgico etc. La tercera es una distinción entre la interpretación y la aplicación de una representación, es decir, entre determinar cómo las cosas son de acuerdo a la representación, y determinar si realmente las cosas son como son representadas. [...] Las representaciones son herramientas. Al igual que los martillos, también son dispositivos que usamos para realizar ciertas tareas. [...] Por otra parte, hay que recordar que para cumplir con su función figurativa, las representaciones deben insertarse en un contexto [...] de uso, el cual muchas veces es comunicativo (cf. Eraña & Barceló, 2017). [Me enfocaré en] las así-llamadas representaciones epistémicas, es decir, representaciones que nos ayudan en tareas tales como obtener nuevos conocimientos, hacer inferencias etc. En lo que sigue, voy a tratar de mostrar que, cuando se trata de representaciones de este tipo, puede ser útil distinguir entre la cuestión de cómo nuestros objetivos epistémicos dan forma a las representaciones que utilizamos, y la cuestión de cómo estas representaciones se complementan, explotan, y extienden nuestras capacidades cognitivas – lo que voy a llamar su dimensión ergonómica.

se da principalmente en la dimensión epistémica de las representaciones bajo comparación, sino en su dimensión ergonómica, *i.e.* una imagen representa algo con mayor o menor eficiencia para cierto usuario, según como distribuya la información y le suponga mayor o menor esfuerzo cognitivo.

Estilos distintos de representación exocoriónica pueden tener diferencias en su eficacia o eficiencia representacionales. Las imágenes obtenidas a través del MEB pueden ser epistémicamente eficaces, en su función estrecha de representar caracteres exocoriónicos presentes en ejemplares concretos. Sin embargo, son ergonómicamente ineficientes en su función amplia de explorar, descubrir y comunicar relaciones entre caracteres de manera clara. Esto se debe a las limitaciones cognitivas del usuario, frente a la sobrecarga de información y ruido cognitivo (*i.e.* datos irrelevantes) presentes en las imágenes del MEB.<sup>163</sup> Cuando el objetivo principal de una imagen exocoriónica es comunicar relaciones de homología entre caracteres, una ergonomía ineficiente puede, incluso, comprometer su eficacia epistémica. Por ello, Llorente-Bousquets y cols. han preferido el uso de esquemas letrados en la representación de relaciones estructurales, homológicas y posiblemente homogénicas entre caracteres exocoriónicos. Barceló (*op. cit.* 53, 56, 58) concurre con esta idea sobre la eficiencia ergonómica mayor de los diagramas, en tanto representaciones de relaciones lógico-inferenciales entre estructuras geométricas:

los diagramas geométricos no son muy diferentes de otras representaciones epistémicas: se usan para adquirir conocimiento geométrico que sería difícil – si no es que imposible – obtener sólo pensando directamente sobre los objetos geométricos [...] A veces, lo importante será determinar cómo cierta propiedad de los diagramas contribuye a la validez (o falta de validez) de la prueba en la que ocurre, mientras que en otras ocasiones puede requerirse tomar en cuenta también nuestra constitución cognitiva y cómo ésta afecta la manera en que interpretamos imágenes, en general, y diagramas en particular. [...] Se suele dar por supuesto que los diagramas geométricos son sustancialmente diferentes a las palabras y las fórmulas matemáticas. [...] creo que [...] la diferencia principal no se encuentra en el nivel epistémico, sino en el ergonómico.

En la sección I.2.2.7 se mostró cómo la resolución de un problema ergonómico tuvo repercusiones en la dimensión epistémica de una imagen exocoriónica. La microrretícula (mR) fue descubierta como carácter (finalmente) simpliomórfico de ciertos grupos de Pieridae, debido a que la representación quirográfica de una macrorretícula (MR), que se le asemejaba y con la que se confundía, era

---

<sup>163</sup> Dice Barceló (*op. cit.* 50–52):

Con el fin de responder [una] pregunta, producimos una representación de la situación: una que no la representa en su totalidad, pero sí representa (al menos algunos de) sus aspectos relevantes de una forma manejable (o, por lo menos, más manejable de lo que serían si no usáramos la representación). Lo que queremos es una representación que contenga suficiente información relevante, sin añadir demasiado ruido (es decir, sin incluir demasiados elementos irrelevantes o confusos). [...] una buena representación epistémica es la que nos ayuda a alcanzar nuestros fines epistémicos. En otras palabras, no solo debe ser eficaz al darnos la información que necesitamos, sino que también debe hacerlo de una manera eficiente.

ergonómicamente problemática. La discusión sobre si se debía quirografiar o no la matriz reticular de *Eurema dairia sidonia*, según si era mR o MR y rompía o no con el código previamente establecido de representación ergonómica (basado solo en MR), fue lo que dirigió la atención de los participantes a la existencia y relevancia de mR como carácter. Este resultado hace explícitos los siguientes aspectos finos en la propuesta de Barceló (2016):

- 1) Toda representación posee, tanto una dimensión epistémica, como una ergonómica.<sup>164</sup> Su eficacia representacional corresponde más con la primera, su eficiencia con la segunda.
- 2) La distinción entre dimensiones epistémica y ergonómica de la representación es informativa, pero no constituye una división categórica entre aspectos inferencialmente independientes. Aspectos ergonómicos pueden incidir en la dimensión epistémica y viceversa.
- 3) La concepción de las imágenes científicas como ‘ilustraciones’, les adjudicar una función subsidiaria y supeditada a la eficacia epistémica de la representación verbal a la que ilustra. Esto las reduce a cumplir solo una función comunicativa, evaluable solo desde su dimensión ergonómica. Lo cual oculta otras de sus funciones amplias y propias de su dimensión epistémica, *e.g.* explorar y descubrir nueva información relevante para una teoría científica.

Las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols. constituyen herramientas epistémicas eficaces y eficientes, en sus funciones explorativas y de descubrimiento teórico, según sus condiciones materiales de producción colectiva y sus estilos de representación asociados. Este enfoque procesual conlleva distinciones adicionales sobre los modos en que estas imágenes adquieren científicidad. A continuación, se presenta un análisis del proceso de construcción de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., según como sus distintas fases actualizan virtudes epistémicas (*sensu* Daston & Galison 2007) en la construcción no-verbal de conceptos científicos.

---

<sup>164</sup> “Factores relacionados con las tareas podrían pesar más en la explicación de algunas características y factores relacionados con el usuario podrían ser más importantes en la explicación de otras, pero lo más probable es que la mayor parte de las características de nuestras herramientas sean el resultado de la influencia de factores de ambos tipos. [...] Esto no debe ser objeto de controversia.” (Barceló 2016: 47)

## II.3. Concepción procesual de las imágenes exocoriónicas en la propuesta de Llorente-Bousquets y colaboradores

En esta sección se presenta un marco teórico para la evaluación epistemológica del proceso de construcción de imágenes exocoriónicas, según la propuesta de Llorente-Bousquets y cols. Se muestra que este proceso, resumido en la sección I.2.2.10, ejemplifica de manera secuencial y cíclica cuatro virtudes epistémicas de las imágenes propuestas por Daston & Galison (2007): *Fidelidad con la naturaleza*, *Objetividad mecánica*, *Objetividad estructural* y *Juicio entrenado*. Como producto de la discusión de este modelo epistemológico, se propone una versión extendida del mismo y se aplica a las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols.

### II.3.1. Virtudes epistémicas de imágenes científicas

En su estudio histórico-filosófico sobre la objetividad (*Objectivity*), a través del *atlas* como recurso representacional entre los siglos XVIII y XX, Lorraine Daston y Peter Galison (2007) definieron cuatro ‘virtudes epistémicas’ (*epistemic virtues*) en el estudio y la evaluación de imágenes científicas; aquí se abrevian de acuerdo con los términos originales como sigue:

<b>TtN</b>	=	( <i>Truth-to-Nature</i> )	Fidelidad con la Naturaleza
<b>MO</b>	=	( <i>Mechanical Objectivity</i> )	Objetividad Mecánica
<b>SO</b>	=	( <i>Structural Objectivity</i> )	Objetividad Estructural
<b>TJ</b>	=	( <i>Trained Judgement</i> )	Juicio Entrenado

Dichas virtudes son ‘epistémicas’ en tanto corresponden con concepciones históricas de lo que es o debe ser la ciencia, *i.e.* funcionan como demarcadores de científicidad. Daston & Galison basan su estudio en la interpretación trascendentalista y post-kantiana del término ‘objetividad’;<sup>165</sup> la cual ha servido históricamente para defender el realismo de resultados científicos, en la medida en que comunidades científicas estudian fenómenos de manera regulada, a través de un ‘empirismo colectivo’ (*collective*

---

<sup>165</sup> Dicen Daston & Galison (2007: 199, 201, 374):

we use the term here historically [...] within the framework of the Kantian and post-Kantian opposition between the objective and the subjective. [...] The post-Kantian self [...] was active, integrated, and called into philosophical existence as a necessary precondition for fusing raw sensations into coherent experience. [...] a self — a “subject” — equal to and opposed to the objective world.” [...] there is no getting rid of, no counterbalancing post-Kantian subjectivity. Subjectivity is the precondition for knowledge: the self who knows.

*empiricism*).<sup>166</sup> Sin embargo, en su exposición sobre la objetividad estructural, Daston & Galison (2007: 260–261) enfatizan que la pregunta por la objetividad es principalmente epistemológica, no ontológica:

The expression “objective reality” raises the question of the relationship between what we have called “structural objectivity” and a particular philosophical position that goes by the name “structural realism.” [...] the preoccupations of late twentieth-century structural realists were not those of early twentieth-century structural objectivists: the former, like all realists, were primarily interested in the justification for the claim that science was true, that it correctly described real features of the world; the latter [...] were chiefly concerned with the justification for the claim that science was objective, that it was “common to all thinking beings.” Among the structural objectivists, there existed a spectrum of positions on the issue of realism and antirealism, and few, if any, of them regarded it as an urgent question [...] Structural objectivity, like mechanical objectivity, was first and foremost about epistemology, not ontology.

Al igual que las otras virtudes epistémicas propuestas, la objetividad es un criterio de demarcación para las ciencias, no un criterio de verdad (correspondentista) o para la adquisición de compromisos ontológicos. Esto la desacopla de discusiones metafísicas sobre realismo científico, y permite ver alternativas que cumplen la misma función epistemológica. Según Daston & Galison (*op. cit.* 17, 18), su investigación se originó al reparar en que la objetividad tiene una ‘prehistoria’ en la historia de la ciencia, *i.e.* los contenidos científicos no siempre se han defendido en términos de objetividad, sin por ello dejar de considerarse científicos. Esto no constituye una historia de superación progresiva de virtudes epistémicas, sino de su proliferación como demarcadores de científicidad:

Scientific objectivity has a history. Objectivity has not always defined science. Nor is objectivity the same as truth or certainty, and it is younger than both. [...] There was a science of truth-to-nature before there was one of objectivity; trained judgment was, in turn, a reaction to objectivity. But this history is one of innovation and proliferation rather than monarchic succession. The emergence of objectivity as a new epistemic virtue in the mid-nineteenth century did not abolish truth-to-nature, any more than the turn to trained judgment in the early twentieth century eliminated objectivity.

Uno de los méritos principales del enfoque de estos autores, consiste en contar esa historia a través de la producción y uso de imágenes, en atnto recursos no-verbales en la generación de conceptos y teorías científicas. En las subsecciones siguientes, se exponen y discuten aspectos relevantes de este modelo de científicidad por virtudes epistémicas, para ubicarlas en: i) la historia de las imágenes exocoriónicas, y ii) su proceso estandarizado de producción en la propuesta de Llorente-Bousquets y cols.

---

<sup>166</sup> “Even scientists working in solitude must regularize their objects. *Collective empiricism*, involving investigators dispersed over continents and generations, imposes still more urgently the need for common objects of inquiry. Atlases are systematic compilations of working objects. They are the dictionaries of the sciences of the eye.” (*op. cit.* 22)

### II.3.1.1. Fidelidad con la Naturaleza (TtN)

Basada en técnicas estandarizadas de dibujo manual o artesanal, *i.e.* en quirografías, ‘Fidelidad con la naturaleza’ (TtN) es la correspondencia de la imagen con la naturaleza del objeto representado; se evalúa respecto a conceptos de naturaleza y de naturalidad que le son indisociables. Daston & Galison son enfáticos en que dibujar ‘del natural’ (*after life, from nature*) y dibujar ‘la naturaleza’ (*truth to nature*) no es lo mismo. TtN no es la representación mimética ‘fiel’ y presuntamente preteórica de algo, tal como aparece ante la vista, sino de su naturaleza esencial, velada por accidentes en su apariencia o aparición concreta.<sup>167</sup> Los ejemplos ofrecidos por los autores son quirografías reproducidas mediante técnicas de grabado, *e.g.* mezzotinta o litografía, para incluirse en atlas de historia natural; las cuales representan la suma del conocimiento del naturalista experto, que ha aprendido a ver lo esencial de los objetos estudiados, allende sus propiedades accidentales.<sup>168</sup> Cuando no dibuja él mismo, el naturalista guía y censura el trabajo del ilustrador especializado, para que las ilustraciones de ejemplares sean ‘típicas’ y conformes con estándares representacionales de fuerte carga teórica. Los términos clave de TtN son ‘selección y acentuación’ (*selection and accentuation*).<sup>169</sup>

En los atlas botánicos linneanos, la imagen podía incluso no corresponder con la forma ‘general’ o común a todo un género, sino con el ‘tipo’ (*Typus*) subyacente a un intervalo de variación morfológica, *e.g.* la *Urpflanze* goetheana (Daston & Galison 2007: 59–60):

[The images] do not mimic those of any particular specimen; they do not even represent the general form of the entire species. Rather, they [...] refer back to the essential leaf forms that, according to Linnaeus, were the underlying types of all leaves observed in individual plants. [...] a generality that transcended the species or even the genus to reflect a never seen but nonetheless real plant archetype:

---

<sup>167</sup> Dicen Daston & Galison (*op. cit.* 98–99, 104):

The qualifications “after life” (*ad vivum*) or “drawn from nature,” invoked by artists from at least the sixteenth century on, must themselves be qualified. [...] only lax naturalists permitted their artists to draw exactly what they saw. Seeing was an act as much of integrative memory and discernment as of immediate perception; an image was as much an emblem of a whole class of objects as a portrait of any one of them.

<sup>168</sup> Dicen Daston & Galison (*op. cit.* 20, 58, 59):

**Truth-to-Nature.** *Campanula foliis hastatis dentatis*, Carolus Linnaeus, *Hortus Cliffortianus* (Amsterdam: n.p., 1737), table 8 (courtesy of Staats- und Universitätsbibliothek Göttingen). Drawn by Georg Dionysius Ehret, engraved by Jan Wandelaar, and based on close Observation by both naturalist and artist, this illustration for a landmark botanical work (still used by taxonomists) aimed to portray the underlying type of the plant species, rather than any individual specimen. It is an image of the characteristic, the essential, the universal, the typical [...] truth-to-nature emerges [...] as a reaction to the perceived overemphasis by earlier naturalists on the variability and even monstrosity of nature, as we shall see below. [...] the human mind must fix the empirically variable, exclude the accidental, eliminate the impure, unravel the tangled, discover the unknown. [The naturalists] must prevent their illustrators from rendering accidental traits, like color, as opposed to essential ones, like number, form, proportion, and position.

<sup>169</sup> “Seeing —and, above all, drawing —was simultaneously an act of aesthetic appreciation, selection, and accentuation. [...] These images were made to serve the ideal of truth — and often beauty along with truth — not that of objectivity, which did not yet exist.” (*op. cit.* 104)

the reasoned image. [...] The type was truer to nature —and therefore more real — than any actual specimen. [...] In eighteenth-century atlases, “typical” phenomena were those that hearkened back to some underlying *Typus* or “archetype,” and from which individual phenomena could be derived, at least conceptually. The typical is rarely, if ever, embodied in a single individual; nonetheless, the astute observer can intuit it from cumulative experience, as Goethe “saw” the *Urpflanze*.

Si bien esta equiparación conceptual es contenciosa, pues Goethe fue crítico de la ‘artificialidad y arbitrariedad’ del sistema linneano,<sup>170</sup> Daston & Galison aciertan en que el criterio que permite defender la cientificidad de representaciones arquetípicas no es ni puede ser la objetividad, al no ser desidealizables sin pérdida de la informatividad normativa que las motiva. Sin embargo, esto no aplica a toda representación morfológico-tipológica; los autores distinguen entre ilustraciones TtN ‘ideal’ (*ideal*) y ‘característica’ (*characteristic*), según si representan un tipo morfológico ideal o algún ejemplar singular, considerado lo bastante ‘típico’ para representar la invarianza dentro una clase de objetos.<sup>171</sup> Las ilustraciones TtN ideales incluyen enmiendas, en aras de ‘perfeccionar’ las formas y representar mejor la regularidad y universalidad buscadas por la ciencia.<sup>172</sup> En atlas botánicos, dicha perfección morfológica consistía en su compleción, *i.e.* la inclusión de un ejemplar quimérico, también denominado *pictura absolutissima* (Kusukawa 2012), que muestra a la vez todas las fases de desarrollo, formas estacionales y otros polimorfismos relevantes de alguna especie botánica.<sup>173</sup> Las ilustraciones TtN ‘características’, al

---

<sup>170</sup> Según Steigerwald (2002: 296):

Goethe found that contemporary natural history, however, was restricted to the outward appearance of organic forms. Moreover, although he admitted to learning much from Linnaeus, he was highly critical of Linnaeus’s fragmentary approach to natural history, his analysis of the organic world into distinct categories, and his artificial and arbitrary classifications of plants (GA 75–76).

<sup>171</sup> Dicen Daston & Galison (2007: 70):

Two important variants, which we shall call the “ideal” and the “characteristic,” also appear in atlas illustrations of this period. The “ideal” image purports to render not merely the typical but the perfect, while the “characteristic” image locates the typical in an individual. Both ideal and characteristic images regularize the phenomena, and the fabricators of both insisted upon pictorial accuracy. But the ontology and aesthetics underlying each contrasted sharply with one another.

<sup>172</sup> “Albinus selected a skeleton “of the male sex, of a middle stature, and very well proportioned; of the most perfect kind, without any blemish or deformity [...] Albinus believed that universal such as his perfect skeleton had equivalent (or superior) ontological warrant to particulars; the universal might be represented in a particular picture, the reasoned image” (*op. cit.* 74)

<sup>173</sup> Dicen Daston & Galison (*op. cit.* 98): “It was standard practice for botanical drawings to represent the fruit and flower of a plant in the same drawing, as never occurred at the same time in nature” Kusukawa (2012: 114–115, 118, 120) abunda sobre este punto, en su estudio sobre representaciones botánicas del siglo XVII:

*Pictura Absolutissima*. Fuchs also explained that each of his pictures was taken from outlines (*lineamenta*) and shapes (*effigies*) of a “living” plant, so that it was made “as complete as possible” (*absolutissima*) by including its roots, stems, leaves, flowers, seeds, and fruits (fig. 5.5).<sup>78</sup> *Absolutus* is an adjective that denotes completeness, reliance on nothing else, and perfection. [...] This diachronical strategy answered well Pliny the Elder’s reservation that a picture could not capture a plant across the vicissitudes of the seasons. The second type of a “complete” picture integrated variations as if they grew in a single plant [...] This kind of composite image allowed him to discuss the morphology of variations efficiently and it certainly had cost-saving implications. [...] The pictures have rightly been called “ideal,” and they tally well the nature of his work: he was not discussing



representar un ejemplar concreto de tipicidad maximal, constituyen representaciones transicionales entre la idealización arquetípica y el ‘naturalismo’ mimético, *i.e.* correspondencia fiel con observaciones, que luego será privilegiada a través de la objetividad mecánica (MO).<sup>174</sup>

Es evidente que TtN pervive en la actualidad, a través del uso de quirografías científicas estructurales, tipológicas, esquemáticas o idealizadas en cierto grado. Esto no debe sorprender, pues según la distinción de Barceló (2016), las quirografías poseen, por construcción, las siguientes ventajas ante la fotografía y otras técnicas automatizadas de representación pictórica:

- i) *Ergonómica*, dadas sus cualidades constitutivas de selección y acentuación, que a veces requiere un especialista para la comunicación eficiente de información.
- ii) *Epistémica*, en la representación eficaz de tipicidad y de relaciones estructurales entre objetos teóricos. En particular, a través del uso de esquemas letrados.

El grado de ‘naturalismo’ mimético de una ilustración TtN, en tanto parecido visual con un objeto concreto, puede tener cierto valor ergonómico, incluso retórico y persuasivo, en su función amplia de comunicar información de manera eficiente. Pero en cuanto a su dimensión epistémica, en su función estrecha de representar esencias, su grado de mimesis con ejemplares concretos es irrelevante: lo que se representa es un objeto teórico con poder inductivo. El compromiso final de una imagen TtN, para ser llamada científica, no es con lo que el ilustrador ve, sino con lo que el especialista reconoce como normativo del fenómeno bajo estudio. Es él quien, con su mirada cargada de teoría, avala la científicidad de esa imagen.<sup>175</sup> Salvo por la ubicua carga teórica de la observación *sensu* Hanson (1958), puede decirse que una ilustración científica TtN tiene, por *default*, un compromiso mayor con la teoría que ilustra que con las observaciones ‘pre-teóricas’ de que provenga. Estas últimas serán el ‘objeto’ representacional buscado por la objetividad mecánica (MO), durante su primera fase conceptual.

---

this or that particular specimen, but was instead arguing about medicinal virtues of entire species that would be valid for all instances of a given kind.

<sup>174</sup> Dicen Daston & Galison (*op. cit.* 82):

Atlases of “characteristic” images can be seen as a hybrid of the idealizing and naturalizing modes: although an individual object (rather than an imagined composite or corrected ideal) is depicted, it is made to stand for a whole class of similar objects. [...] The characteristic atlases of the early and mid-nineteenth century mark a transition between the atlases that had sought truth-to-nature [...] and those later atlases that strove for mechanical objectivity,

<sup>175</sup> Dicen Daston & Galison (*op. cit.* p. 109):

illustrations in all media must preserve the botanist’s discretion in choosing the right specimen and in “the constant monitoring of the draftsman’s work, so that he expresses exactly the characteristic parts. [...] Artists ought not to render blossoms “all too accurately,” especially in the case of highly variable. [...] As long as botanists insisted on figures that represented the characteristic form of a species or even genus, photographs and other mechanical images of individual plants in all their particularity would have little appeal. Truth-to-nature spoke louder in this case than mechanical objectivity.

### II.3.1.1.1. Fidelidad con la Naturaleza Esencial (TtNE)

Dicen Daston & Galison (2007: 66):

[I]n order to decide whether an atlas picture is a faithful rendering of nature, the atlas maker must first decide what nature is. [...] Enlightenment atlas makers [...] conceived of fidelity in terms of the exercise of informed judgment in the selection of “typical,” “characteristic,” “ideal,” or “average” images: all these were varieties of the reasoned image. The essence of the atlas makers’ task was to determine the essential.

Los autores propusieron la ubicación histórica de TtN según sus técnicas de elaboración asociadas, *i.e.* artesanales o quirográficas, previas al surgimiento de técnicas mecánicas y automatizadas en su producción. Sin embargo, allende sus medios y estilos de representación pictórica, los autores definen TtN como esencialismo, en tanto virtud epistémica, por el principio epistemológico que la rige.

La insistencia sobre la distinción entre propiedades ‘esenciales’ y ‘accidentales’ de los objetos, desde el Renacimiento hasta la Modernidad, se ampara en el llamado ‘esencialismo’ y ‘pensamiento tipológico’ (Wikins 2009, Richards 2010) que recorre la historia de filosofía y de la ciencia en occidente desde las obras de Platón y Aristóteles.<sup>176</sup> El esencialismo *simpliciter* puede entenderse como una tesis doble: ontológica, *i.e.* existen las esencias, y epistemológica, *i.e.* conocer algo es develar su esencia; TtN es solo la parte epistemológica de esa dupla. Como desarrollo histórico del método aristotélico *per genus et differentiam*, la ciencia TtN consiste en encontrar las propiedades definatorias de clases de objetos. En términos de la filosofía de la ciencia del siglo XX, que fue cuando inició la discusión del esencialismo en términos lógicos, el concepto de *esencia* se acopla al de definición *intensional* (Quine.1951: 22); según el cual una clase se define intensionalmente por propiedades *esenciales*, *i.e.* suficientes y necesarias: todos los miembros de la clase las poseen y solo ellos, de manera exclusiva (por suficiencia) y exhaustiva (por necesidad). Estas condiciones pueden resumirse y describirse mediante la semántica de la conectiva lógica de *implicación estricta* ( $\alpha \rightarrow \beta$ ):  $\alpha$  implica  $\beta$ , o bien, siempre que se cumpla  $\alpha$ , se cumple  $\beta$ .

---

<sup>176</sup> La relación entre el estudio mereológico de los organismos y la demarcación de grupos naturales, persiste como problema central en taxonomía. Suele datarse el origen de esta práctica en la obra de Platón y especialmente de Aristóteles, con sus tratados sobre lógica y sobre las partes de los animales (Aristóteles 1982, 1992, 1995, 2000). Mayr (1982: 87–91) considera a Platón el padre del esencialismo y del pensamiento tipológico en biología, con el cual supuestamente se enfrentó Darwin; pero reconoce en Aristóteles solo un esencialismo parcial y lo celebra como el mayor contribuyente pre-darwiniano a nuestra comprensión científica de los seres vivos. En particular, enfatiza la búsqueda de causas explicativas como parte propiamente fisiológica de sus tratados sobre las partes de los animales (ver sección II.1.4.1).

$$\begin{array}{ccc}
 \alpha & \rightarrow & \beta \\
 \text{suficiente} & \text{implicación} & \text{necesario} \\
 \text{(para } \beta) & \text{estricta} & \text{(para } \alpha)
 \end{array}$$

Si eso ocurre, se dice que  $\alpha$  es *suficiente* para  $\beta$ , y que  $\beta$  es *necesario* para  $\alpha$ . Sean  $A$  una clase,  $x$  un miembro cualquiera de  $A$  y  $P$  una propiedad dada; sus relaciones se formalizan del modo siguiente:

- Que  $x$  posea  $P$  es *suficiente* para que sea miembro de  $A$  ( $A$  si  $P$ ):

$$P(x) \rightarrow x \in A$$

- Que  $x$  posea  $P$  es *necesario* para que sea miembro de  $A$  ( $A$  solo si  $P$ ):

$$x \in A \rightarrow P(x)$$

- Que  $x$  posea  $P$  es *esencial* (suficiente y necesario) para que sea miembro de  $A$  ( $A$  si y solo si  $P$ ):

$$P(x) \leftrightarrow x \in A$$

Con independencia de su estilo quirográfico asociado, TtN es esencialismo epistemológico (no necesariamente ontológico). Para mayor claridad, se propone aquí un refinamiento que refiera, de manera más general, a una *Fidelidad con la Naturaleza Esencial* y abreviar cada uno como sigue:

**TtN** = Fidelidad con la Naturaleza (esencialismo epistemológico quirográfico)

**TtNE** = Fidelidad con la Naturaleza Esencial (esencialismo epistemológico)

**TtN**  $\rightarrow$  **TtNE**

La misma semántica que define la implicación estricta, permite ver que cumplir TtN (condición fuerte) es suficiente para cumplir TtNE (condición débil), y que cumplir TtNE es condición necesaria para cumplir TtN, *i.e.* TtN  $\rightarrow$  TtNE. Toda representación que sea científica según TtN lo será según TtNE, pero no al revés.

### II.3.1.2. Objetividad Mecánica (MO)

Acoplada al surgimiento del *autoprint*, la fotografía y otras técnicas automatizadas en la producción de imágenes, la ‘Objetividad mecánica’ (MO), en sus inicios, se definió inicialmente de manera negativa, como ausencia de subjetividad; se evalúa en oposición a conceptos de sujeto y subjetividad que le son indisociables. MO nació con el ideal epistemológico de conocer las cosas en sí mismas, con independencia de nosotros y nuestras ideas sobre ellas, *i.e.* intentar conocer el *noúmeno* kantiano. La estrategia para conseguirlo fue la implementación de una política estricta de intervención mínima del sujeto en la producción de imágenes científicas, para que la naturaleza “*hable por sí misma*” (Daston & Galison 2007: 120) Esta estrategia convirtió la aspiración inicial de obtener conocimiento nouménico (un sinsentido, dada su imposibilidad por definición) en un fenomenismo radical; según el cual, la ciencia privilegia la representación de objetos singulares, tal como aparecen ante la vista, mediante una captura minuciosa de todas sus ‘imperfecciones’ y accidentes contingentes. Al margen de críticas sobre su uso, se creyó poder alcanzar estos nuevos fines epistémicos con la cámara fotográfica; cuyo lente mecánico y automático, de ‘mirada ciega’ (*blind sight*) o desprejuiciada, registra detalles tan bien o mejor que el ojo humano, más sesgado y cargado de teoría cuanto mejor entrenado esté en la tradición TtN.<sup>177</sup>

El surgimiento de técnicas mecánicas y automatizadas para la producción de imágenes, es solo una posible vía de materialización para los fines epistémicos dados por la primera definición conceptual de MO, como negación o supresión de la subjetividad: “The automatism of the photographic process promised images free of human interpretation — objective images, as they came to be called. [...] By a process of algebraic cancellation, the negating of subjectivity by the subject became objectivity” (*op. cit.* 130–131). Comprender la obtención histórica de su definición positiva, como intersubjetividad, requiere una discusión ortogonal a sus medios de producción, sobre la influencia de Kant y su replanteamiento apriorista de la objetividad.

---

<sup>177</sup> Dicen Daston & Galison (2007: 120-126):

“Let nature speak for itself” became the watchword of the new scientific objectivity. It provoked an inversion of values in scientific image-making [...] By mechanical objectivity we mean the insistent drive to repress the willful intervention of the artist-author, and to put in its stead a set of procedures that would, as it were, move nature to the page through a strict protocol, if not automatically. This meant sometimes using an actual machine, sometimes a person’s mechanized action, such as tracing. [...] Seductive as it might be to “see as” this or that ideal, the premium for objective sight was on “seeing that,” full stop. [...] Instead of freedom of will, machines offered freedom from will [...] atlases of mechanical objectivity stood for a new and powerful alternative form of scientific vision: blind sight. [...] In the service of discovery or detail, scientific photography need not lay claim to mechanical objectivity; sometimes quite the contrary [...] Both artists and scientists were quick to appreciate that photography could be used for registering details, but they split over its usefulness for promoting mechanical objectivity.

### II.3.1.2.1. Objetividad Apriorista (AO)

En la segunda edición de su *Crítica de la razón pura*, del año 1787, Kant (KrV; ver Kant 2009) propone la cualidad *a priori* de un conocimiento como demarcador de su cientificidad, y llama ‘trascendental’ al estudio de las condiciones de aprioricidad para un conocimiento (KrV: B4, B17, B26):

[U]na proposición que sea pensada a la vez con su necesidad [*Nothwendigkeit*], ella es un juicio *a priori*; [...] *La ciencia de la naturaleza* [*Naturwissenschaft*] (*physica*) contiene en sí, como principios, juicios sintéticos *a priori*. [...] Llamo trascendental [*transscendental*] a todo conocimiento [*Erkenntniß*] que se ocupa, en general, no tanto de objetos [*Gegenständen*], como de nuestra manera de conocer los objetos, en la medida en que ella ha de ser posible *a priori*.

Comprender la ‘objetividad’ post-kantiana como virtud epistémica, requiere elucidar la conexión entre sus conceptos de ‘objeto’ y de conocimiento *a priori*, a través de un enfoque trascendental. Daston & Galison atribuyen a Kant la reintroducción y popularización de los términos ‘objetivo’ (*objektiv*) y ‘subjetivo’ (*subjektiv*), producto de su distinción epistemológica entre objeto (*Gegenstand*, *Objekt*) y sujeto (*Subjekt*). Estos términos son clave para la presente discusión, pues informan: i) los componentes de la relación (*Beziehung*) de representación (*Vorstellungen*); ii) la realidad objetiva (*objective Realität*) de una representación, dependiente de la ‘dignidad’ (*Dignität*) de su significación objetiva (*Objektive Bedeutung*) (KrV: B242, B243):

Tenemos representaciones [*Vorstellungen*] en nosotros, [...] es decir, determinaciones internas de nuestra mente, en esta o aquella relación de tiempo. ¿Cómo llegamos a ponerles un objeto [*Objekt*] a estas representaciones, o atribuirles, además de la realidad subjetiva [*subjektive Realität*] de ellas como modificaciones, una [realidad] objetiva [objective] de no sé qué especie? La significación objetiva [*Objektive Bedeutung*] no puede consistir en la referencia [*Beziehung*] a otra representación (de aquello que se pretendía llamar objeto); pues entonces se reitera la pregunta: ¿Cómo es que esta representación, a su vez, sale de sí misma y adquiere significación objetiva además de la subjetiva que le es propia como determinación del estado de la mente? Si investigamos cuál es la nueva constitución que la referencia a un objeto [*die Beziehung auf einen Gegenstand*] le da a nuestras representaciones, y cuál es la dignidad [*Dignität*] que éstas por medio de ellas reciben, encontramos que ella no hace más que tornar necesario, de cierta manera, el enlace [*Verbindung*] de las representaciones y someterlo a una regla [*Regel*]; y que inversamente, sólo porque cierto orden en las relaciones temporales de nuestras representaciones es necesario, se les asigna a ellas significación objetiva.

Como nociones iniciales, en abstracto, puede proponerse que:

- i) Una representación ( $\sim$ ) es una relación binaria y dirigida entre un contenido subjetivo (S) y un objeto (O): *S representa a O*, o bien, *S es una representación de O* ( $S\sim O$ ).<sup>178</sup>

---

<sup>178</sup> Si se estipula que esa relación sea irreflexiva, asimétrica e intransitiva, esto corresponde con la representación como significación saussureana, expuesta en la sección II.2: ( $S\sim O$ ). Conforme a dicha sección, esta noción de representación puede recibir una estructura triádica peirceana, como relación irreflexiva, asimétrica y transitiva entre un representamen

- ii) La significación objetiva de la representación (~), es la determinación regular de *O*.
- iii) La *objetividad* o realidad objetiva de *S*, es la correspondencia entre *S* y *O*.
- iv) La objetividad de *S* depende de la determinación de *O*.

La dificultad inicial de que el término ‘representación’ refiera, a la vez, a la relación y a su elemento izquierdo, es un problema recurrente y no exclusivo de la terminología kantiana. Sus problemas específicos se dan por cómo estos términos adquieren significados más precisos, conforme se acoplan a otros y se incluyen en argumentos a lo largo de la *Crítica de la razón pura*. Según Daston y Galison (2007: 209):

Kant generally reserved the adjective “objective” (the substantive form appears only rarely in his critical writings) for universal and *a priori* conditions, and identified the “subjective” with the psychological or “empirical,” [...] Objective validity is determined by the necessary and universal conditions of understanding, not by the nature of things in themselves: “The object itself always remains unknown; but when by the concept of the understanding the connection of the representations of the object, which are given by the object to our sensibility, is determined as universally valid, the object is determined by this relation, and the judgment is objective.

La objetividad post-kantiana, como demarcador de cientificidad, proviene de tres labores conceptuales que realiza el término ‘objeto’, al denotar —con alternancia— fenómenos particulares, noúmenos y finalmente la concepción apriorista y normativa de fenómenos.

Kant llama ‘objetos’ (*Gegegenstände*) a ‘representaciones’ (*Vorstellungen*) concretas, *i.e.* entidades espacio-temporalmente ubicadas. Un ‘fenómeno’ (*Erscheinung*, *Phaenomenon*) es un objeto de la percepción (KrV: B207, B225), de la experiencia posible (KrV: B252, B298, B299S) o el concepto sensible de un objeto (KrV: B186). Este sentido de ‘objeto’ parece corresponder bien con OM, en tanto se busca representar objetos particulares, tal como aparecen ante la vista. Sin embargo, en esa y otras numerosas ocasiones (KrV: B66, B164, B236, B305, B518ss., B327, B535, B565, B591, B321, A370ss., B386, B390ss), Kant se refiere a los objetos mismos como representaciones, debido a su carácter fenoménico, *i.e.* los objetos fenoménicos no son las cosas en sí, sino un producto representacional del sujeto. Así, la objetividad, en tanto negación de la subjetividad, no debe representar fenómenos particulares, sino su causa. Kant llama ‘objeto trascendental’ (*transscendentale Objekt*) a la causa general de todos los fenómenos y afirma, tanto su incognoscibilidad, como su ‘anterioridad’ respecto a toda experiencia sensible (KrV: B523):

---

(R) y un objeto (O), dada por un sujeto según una regla interpretante (I): R~O / I. El representamen es también un objeto, lo que dificulta la discusión ulterior de esta sección sobre la determinación del ‘objeto’ de una representación objetiva. Por ello, para mayor claridad, se conserva la versión saussureana.

[R]epresentaciones [*Vorstellungen*] [...] se llaman *objetos* [*Gegegenstände*] en la medida en que están conectados y son determinables en esta relación (en el espacio y en el tiempo) según las leyes de la unidad de la experiencia. La causa no sensible de esas representaciones nos es enteramente desconocida, y por eso no la hemos podido intuir como objetos. [...] Sin embargo, podemos denominar objeto trascendental [*transscendentale Objekt*] a la causa [*Ursache*] meramente inteligible de los fenómenos en general [...] y podemos decir que él es dado en sí mismo antes de toda experiencia [*vor aller Erfahrung*].

En principio, la objetividad consistiría en la representación del objeto trascendental; sin embargo, esto conlleva problemas. En su definición, ‘objeto trascendental’ refiere a una causa (*Ursache*) anterior a toda experiencia (*vor aller Erfahrung*). Según si esa anterioridad es generativa o lógica, ese objeto puede ser una causa eficiente o formal, como necesidad lógico-conceptual. Si el objeto trascendental es causa eficiente y generativa de todos los fenómenos, insensible pero inteligible, entonces corresponde con un ‘noúmeno en sentido positivo’ (*Noumenon in positiver Bedeutung*) (KrV: B306, B309, B312):

[S]i a ciertos objetos, como fenómenos, los llamamos entes sensibles (*phaenomena*) [...] va implícito y en nuestro concepto que [...] les contraponíamos [...] otras cosas posibles que no son objeto de nuestros sentidos, en tanto que son objetos meramente pensados por el entendimiento, y [a éstos] los llamemos entes inteligibles (*noumena*). [...] Por consiguiente, si quisiéramos aplicar las categorías a objetos que no son considerados como fenómenos [...] entonces el objeto [*Gegenstand*] sería un *noumenon en sentido positivo* [*Noumenon in positiver Bedeutung*].

Esta interpretación nouménica parece coherente con la primera definición de objetividad, *i.e.* el noúmeno es el objeto positivo, en tanto inteligible, de la representación objetiva en sentido negativo, como negación de la subjetividad fenoménica. Sin embargo, Kant no considera ‘objetivamente válido’ (*objektiv gültig*) un concepto solo inteligible, sino que debe ser sensible. El noúmeno, u objeto inteligible no-fenoménico, no puede ser representado como fenómeno sin contradicción; por ende, su representación no sería objetivamente válida (KrV: B312):

[A]unque los conceptos, por cierto, admiten la división en sensibles e intelectuales [...] a estos últimos no se les puede determinar objeto [*Gegenstand*] alguno, y, en consecuencia, tampoco se les puede dar por objetivamente válidos [*objektiv gültig*]. Ahora bien, de esta manera, nuestro entendimiento adquiere una ampliación negativa [...] al denominar *noumena* a las cosas en sí mismas [*Dinge an sich selbst*] (no consideradas como fenómenos [*Erscheinungen*]).

Así, la noción kantiana de ‘objeto’ es más general que la de ‘objetividad’; pues hay objetos, solo inteligibles, que no pueden ser objeto de representaciones objetivas. Por consiguiente, el objeto trascendental, como concepto general del objeto de representación objetiva, no puede ser un noúmeno. La salida a este problema, como indica su término acoplado, consiste en entender la anterioridad y causalidad de ese objeto como solo lógico-formal, *i.e.* la condición trascendental (*transscendentale*), o *a priori*, de la



representación fenoménica. Dicho de otro modo, puesto que nada se representa a sí mismo (irreflexividad de la representación), es necesario asumir la existencia de un objeto no-empírico, pues es solo con referencia a él que toda representación empírica pueden tener ‘realidad objetiva’ (*objektive Realität*) (KrV: A109):

[Los] fenómenos no son cosas en sí mismas [*Dinge an sich selbst*], sino que son, ellos mismos, solo representaciones [*Vorstellungen*] que a su vez tienen su objeto, el cual, entonces, ya no puede ser intuido por nosotros, y por eso puede llamarse el objeto no empírico [*nichtempirische*], es decir, [el objeto] trascendental = *X* [*transscendentale, Gegenstand = X*]. El concepto puro de este objeto trascendental (que efectivamente es siempre idéntico = *X* en todo nuestros conocimientos), es aquello que en todos nuestros conceptos empíricos puede suministrar, en general, referencia a un objeto, es decir, realidad objetiva [*objektive Realität*].

Según Stang (2022: 6.2), es útil pensar el ‘objeto = *X*’, no como “el concepto de objeto trascendental”, sino como “el concepto trascendental de objeto” que posibilita toda nuestra experiencia empírica. En términos representacionales, ‘objeto = *X*’ no se refiere al objeto tomado en sí o antes de una representación (*i.e.* el noúmeno), ni a la representación como el objeto obtenido (*i.e.* un fenómeno concreto), sino al concepto de ‘objetualidad’ que media entre ambos y posibilita que una representación sea ‘objetiva’:

In the “Phenomena and noumena” section, Kant distinguishes the concept of a noumenon from the concept of a “transcendental object” (A250). [...] The “concept of a transcendental object” might be fruitfully thought of as “the transcendental concept of an object”: the concept of “object” that makes experience possible. [...] This wholly abstract concept of “a way things are” is the concept of the transcendental object = *X*, the indeterminate concept of the “target” of our representational activity. Consequently, the concept of the transcendental object must be distinct from the concept of “things in themselves” or “negative noumena”. [...] Whenever we cognize a determinate empirical object we are cognitively deploying the transcendental concept of an object in general, but we are not coming to know anything about the object of that concept as such.

El ‘objeto = *X*’, como concepto de objetualidad, es el vínculo clave para entender la transformación kantiana de la objetividad representacional científica. La cual, consiste en la reubicación del ‘objeto’ de representación científica, no ya en el noúmeno, ni en objetos concretos, sino en las condiciones trascendentales que permitan la representación *a priori* y normativa de los fenómenos, *i.e.* su subsunción a leyes. El argumento central de la *Crítica* de Kant (1781, 1787) es que la justificación de la normatividad del conocimiento científico (en tanto sus leyes son juicios sintéticos *a priori*), se encuentra, no en el objeto, sino en las condiciones trascendentales y *a priori* de toda experiencia subjetiva, *i.e.* las formas de la intuición pura y las categorías del entendimiento, que definen al sujeto trascendental (*transscendentales Subjekt*) (KrV: A354, A355):

Es manifiesto que, si uno quiere representarse un ente pensante, debe ponerse uno mismo en el lugar de él [...] nosotros exigimos absoluta unidad del sujeto [*Subjekt*] para el pensamiento, solamente porque de otra manera no podría decirse: Yo pienso (lo múltiple en una representación). [...] El Yo adosado al pensamiento [...] Significa algo en general (sujeto trascendental) [*transscendentales Subjekt*], cuya representación ciertamente debe ser simple, precisamente porque no se determina nada de él. [...] se lo designa simplemente por la expresión Yo [*Ich*], enteramente vacía de contenido (expresión que puede aplicar a todo sujeto pensante [*jedes denkende Subject*]).

Es el sujeto trascendental, no el objeto trascendental, lo que da su cualidad *a priori* —*i.e.* universal y necesaria— a una representación científica. Dicho en términos definitorios: en una ‘representación científica’, el objeto trascendental es la condición necesaria o genérica de ‘representabilidad’, y el sujeto trascendental es la condición suficiente o específica de ‘cientificidad’. Este sujeto es la ‘unidad trascendental de la apercepción’ (*transscendentale Einheit der Apperception*), de validez objetiva (*objektiv gültig*), que a través de su unicidad: i) reúne intuiciones en un solo objeto a través del ‘Yo pienso’; ii) da su carácter *a priori* a las leyes (*Gesetze*) fenoménicas que fundamentan las ciencias naturales (KrV B140, B164, B165):

La unidad trascendental de la apercepción [*transscendentale Einheit der Apperception*] es aquella por la cual todo el múltiple dado en una intuición es reunido en un concepto de objeto. Por eso se llama *objetiva* [*objektiv*] [...] Sólo aquella unidad es objetivamente válida [*objektiv gültig*] [...] un juicio no es nada más que la manera de llevar a la unidad *objetiva* de la apercepción conocimientos dados. [...] las leyes [*Gesetze*] no existen en los fenómenos, sino solo relativamente al sujeto al que los fenómenos son inherentes [...] todos los fenómenos de la naturaleza [*Escheinungen der Natur*], deben estar, en lo que respecta a su enlace, sujetos a las categorías, de las cuales depende la naturaleza (considerada meramente como naturaleza en general) como el fundamento [*Grunde*] originario de su necesaria conformidad a leyes (como *natura formaliter spectata*).

De esta manera, la influencia de Kant transformó la objetividad en *intersubjetividad máxima*. La objetividad post-kantiana, más que suprimir la subjetividad, busca maximizar la intersubjetividad, *i.e.* considerar lo *a priori* (universal y necesario) de un conocimiento como marcador de su científicidad. La posibilidad de esa intersubjetividad máxima se basa en la unicidad del esquema conceptual que compartimos todos los sujetos, *i.e.* el sujeto trascendental. Esta noción de científicidad representacional es congruente con la noción kantiana de ‘validez objetiva’ (*objektiv gültig*), dada por el apriorismo normativo en la representación de fenómenos, referida por Daston y Galison (2007: 199, 203, 206):

[W]hat interests us are the ways in which Kant was creatively misunderstood, or, to put it less tendentiously, adapted by scientists to their own purposes. [...] Kant had called “thought, more specifically the general and the necessary, the objective, and mere sensation [*das nur Empfundene*], the subjective. [...] What was never lost in this linguistic meandering was the epistemological provocation Kant had intended in the original distinction between the “objectively valid” and the “merely subjective [...] and, more generally, pure concepts of the understanding were therefore the “conditions of a possible

experience. Upon this ground alone can their objective reality rest.” [...] Kant’s unification of the self as the necessary condition for the possibility of all “objective” knowledge was not only an alternative vision of mind but also an alternative vision of knowledge. Experience ceased to be purely sensational; it presupposed certain “transcendental” conditions that were prior to all experience.

Los autores presentan este giro epistemológico como una ‘adaptación’ o ‘malentendido creativo’ de la obra de Kant, por parte de los científicos. El análisis anterior muestra que esta transformación se dio en la obra misma de Kant, como consecuencia de la búsqueda del objeto representado por una representación objetiva. Este segundo sentido de objetividad, como apriorismo representacional, es el sentido heredado y usual de objetividad científica post-kantiana. La subjetividad no puede ser suprimida, solo gestionada; lo que distingue a la objetividad no son sus técnicas de representación, sino su definición respecto a la subjetividad: negativa, como minimización de subjetividad, o positiva, como maximización de intersubjetividad. Conviene distinguir estos dos sentidos de objetividad post-kantiana, descritos por Daston y Galison; llámese al segundo *Objetividad Apriorista*; cada una se abrevia como sigue:

**MO** = Objetividad Mecánica (minimizar subjetividad)  
**AO** = Objetividad Apriorista (maximizar intersubjetividad)

Estos sentidos están desacoplados en sentido lógico; pueden ir en conjunción o no, y MO no implica AO ni viceversa. Esto se debe a que el objeto representado cambia en cada caso: fenómenos singulares intervenidos de manera mínima según MO, y leyes fenoménicas de cobertura máxima según AO. A primera vista, el apriorismo radical de AO puede resultar controversial en filosofía contemporánea de la ciencia; pero esto puede enmendarse.

### II.3.1.2.2. Objetividad Apriorista Pluralista (PAO)

En el límite, AO es sinónimo *salva veritate* de certeza apodíctica, *i.e.* validez lógico-deductiva, propia de las demostraciones geométricas.<sup>179</sup> Pero Kant mismo enfatizó que esto es imposible de obtener en ciencias empíricas, cuyas leyes son obtenidas por inducción (KrV: B4):

---

<sup>179</sup> “Todos los principios geométricos, p.ej. que en un triángulo, dos lados, sumados, son mayores que el tercero, nunca se deducen de los conceptos universales de línea y de triángulo, sino de la intuición [*Anschauung*]; y ello *a priori*, con certeza apodíctica [*apodiktischer Gewißheit*].” (KrV: B39). Kant parece retomar este término directamente de la *apodeixis* (ἀπόδειξις) aristotélica, como inferencia deductiva (*i.e.* válida) y vía de conocimiento científico. Según Smith (2022: 6.1):  
A **demonstration** (*apodeixis*) is “a deduction that produces knowledge”. Aristotle’s *Posterior Analytics* contains his account of demonstrations and their role in knowledge. [...] This implies two strong conditions on what can be the object of scientific knowledge:

[L]a experiencia nunca les da a sus juicios universalidad [*Allgemeinheit*] verdadera, o estricta, sino solo supuesta su comparativa (por inducción [*Induction*]) [...] de tal manera, que no se admita, como posible, ninguna excepción. [...] La universalidad empírica es, pues, sólo una incrementación arbitraria de la validez [*Gültigkeit*], a partir de aquella que vale en la mayoría de los casos, a aquella que vale en todos los casos [...] La necesidad y la universalidad estricta [*Nothwendigkeit und und strenge Allgemeinheit*] son, por tanto, señales seguras de un conocimiento *a priori* [*Erkenntniß a priori*], y son también inseparables una de la otra.

Hoy día, las formas puras de la intuición y las categorías del entendimiento de Kant están en desuso filosófico casi total, especialmente como justificación de la cualidad *a priori*, *i.e.* universal y necesaria, de las leyes científicas. Existen propuestas neo-kantianas que conservan su esquematismo trascendental, pero niegan la unicidad del esquema, *e.g.* el realismo interno de Putnam (1994) o el ‘kantianismo relativista’ (*relativistic Kantianism*) de Lynch (2001). Aunque estas propuestas pertenecen a discusiones ontológicas sobre realismo, son relevantes en epistemología porque, con la pérdida de la unicidad del esquema trascendental, parece perderse también la justificación apriorista del conocimiento científico; con lo cual, AO pierde operacionalidad como demarcador de científicidad. Sin embargo, Lynch (2001: 4, 11–13) argumenta que esto solo ocurre desde un enfoque absolutista, ya sea ontológico o epistemológico. Desde un enfoque pluralista, cada esquema conceptual puede preservar su normatividad apriorista local, y con ello su realismo u objetividad internos, toda vez que se preserve un concepto de verdad correpondentista (*i.e.* realismo alético):

This overall position, the result of combining pluralism and alethic realism, I call *relativistic Kantianism* [...] On the Kantian view, to even perceive an object is to conceptualize experience in a certain way. [...] The result is a type of internalism: All thought and talk about the world is internal to our conceptual scheme. [...] *Realism* about truth is the view that a proposition is true just when the world is as that proposition says that it is. [...] the pluralist seems committed to an antirealism about truth. [...] The thesis of this book is that this assumption is mistaken. Metaphysical pluralism is compatible with a realist theory of truth. [...] all thought and fact is internal [...] yet truth is a relation between our thought and the world.

Lynch entiende ‘metafísica’, no como estudio del mundo en sí o del noúmeno, sino como una ontología o ‘esquema conceptual’ *sensu* Putnam (1994).<sup>180</sup> Un esquema conceptual es un sistema de

1. Only what is necessarily the case can be known scientifically
2. Scientific knowledge is knowledge of causes

He then proceeds to consider what science so defined will consist in, beginning with the observation that at any rate one form of science consists in the possession of a **demonstration** (*apodeixis*), which he defines as a “scientific deduction”: by “scientific” (*epistêmonikon*), I mean that in virtue of possessing it, we have knowledge.

<sup>180</sup> Lynch (*op. cit.* 3, 20) refiere directamente a los esquemas conceptuales de Putnam, pero los subsume a sus cosmovisiones (*worldviews*) de inspiración wittgensteiniana: “Metaphysical pluralism is pluralist because it implies that true propositions and facts are relative to conceptual schemes or worldviews; it is metaphysical because the facts in question concern the nature of reality”

categorización de los objetos del mundo, que regula las nociones ontológicas básicas de ‘objeto’ y ‘existencia’. Putnam (1994: 13, 14) propuso esta noción y el realismo interno como en defensa de la objetividad, ante el convencionalismo y relativismo extremos del posmodernismo americano y francés:

[S]i el tipo de realismo metafísico que postula «cosas en sí mismas» con una «naturaleza intrínseca» no tiene sentido, entonces, concluye Rorty, tampoco lo tiene la noción de *objetividad*. Deberíamos suprimir todo el discurso sobre objetividad y, en su lugar, hablar de «solidaridad». Deberíamos convertirnos todos en relativistas culturales.

Éste es un punto de vista que encuentro catastrófico. Aunque me uno a Rorty en el rechazo de varias nociones metafísicas tradicionales, no creo que abandonar estas nociones (por encontrarlas, finalmente, vacías) nos obligue a abrazar el relativismo [...] En lo que estoy de acuerdo con Rorty (o con Derrida) es en que la idea de comparar, por un lado, mis pensamientos y creencias con, por otro lado, las cosas «tal como son en sí mismas» no tiene sentido; pero no estoy de acuerdo en que esta idea sea un presupuesto necesario de la idea común de que hay objetos [...] el hecho perfectamente obvio de que el lenguaje puede representar algo que está fuera del lenguaje.

El realismo interno consiste en sostener la existencia un mundo extramental al que refieren nuestras representaciones (*i.e.* externalismo semántico), pero conceder que éste es tolerante a descripciones distintas e incluso mutuamente incompatibles, según el esquema conceptual adoptado. Lo importante es que el valor de verdad de las proposiciones no es convencional, sino que viene dado desde fuera, *a fortiori*, por la normatividad del esquema conceptual adoptado por una comunidad epistémica. Según Putnam (*op. cit.* 90, 93—96, 109, 110) reconcebir la objetividad como normatividad intersubjetiva es el ‘empuje real’ de la *Crítica* de Kant; por lo cual, defiende su propuesta como un kantianismo revisado, donde se preserva, restringida, la objetividad apriorista intersubjetiva y se prescinde del noumeno:

Nuestro esquema conceptual restringe el «espacio» de descripciones que tenemos a nuestra disposición; pero no predetermina las respuestas a nuestras preguntas. [...] Pienso que casi toda la *Crítica de la razón pura* es compatible con una lectura en la cual uno no se comprometa con un mundo noumenal [...] Rechazo, como muchos filósofos han rechazado, este dualismo de un mundo noumenal y uno fenoménico. Pero ésta no es -repítámoslo- la única filosofía de Kant. Me parece que el empuje real de la *Crítica de la razón pura* es bastante diferente. [...] Si Kant estaba diciendo que la verdad no debe ser pensada como correspondencia con una realidad pre-estructurada o auto-estructurada, si estaba diciendo que nuestra contribución conceptual no puede ser aislada y que lo «que-hace-la-verdad» y lo «que-hace-la-verificación» de nuestras creencias está dentro y no fuera de nuestro sistema conceptual, entonces Kant puede ser llamado acertadamente el primer «realista interno». [...] La gloria de Kant, bajo mi punto de vista, consiste en decir que el mismo hecho de que no podamos separar nuestra propia contribución conceptual de aquello que está «objetivamente ahí» no es un desastre. [...] La estrategia kantiana completa, en esta lectura al menos, consiste en celebrar la pérdida de esencias, sin volver al empirismo humeano.

El realismo interno de Putnam (1994) y el kantianismo relativista de Lynch (2001) preservan el realismo y normatividad epistemológica post-kantiana; en particular, lo segundo se consigue al reemplazar

el apriorismo máximo, dado por el sujeto trascendental, por un apriorismo maximal local, dado por un esquema conceptual adoptado en una comunidad epistémica. Así, la objetividad post-kantiana, o intersubjetividad maximal, pervive como demarcador de científicidad también desde un enfoque pluralista, toda vez que los sujetos involucrados vean lo mismo de un fenómeno ‘en igualdad de condiciones’, *i.e.* con la adición de una cláusula relativista *ceteris paribus* en la intersubjetividad de sus observaciones y representaciones. Llámese a esto *Objetividad Apriorista Pluralista*; se abrevia como sigue:

**PAO** = Objetividad Apriorista Pluralista (AO *ceteris paribus*)

**AO** → **PAO**

En sentido lógico, AO es más fuerte que PAO, por lo que la implica de manera estricta: AO → PAO. La científicidad de una imagen, en términos de su objetividad, puede entonces defenderse a través de al menos dos estrategias:

- i) **MO:** Por el uso de dispositivos y procesos algorítmicos (*sensu* Pauwels 2008) en su producción, como supresores de subjetividad y entonces proveedores de objetividad mecánica.
- ii) **AO / PAO:** Por la estandarización de sus técnicas —no necesariamente algorítmicas— de producción, junto con la propuesta de convenciones para su estudio e interpretación, de modo que se maximice su intersubjetividad dentro de una comunidad epistémica.

En el caso de las imágenes *sui generis* de Llorente-Bousquets y cols. MO se ejemplifica en el uso inicial de la fotomicrografía y del MEB.<sup>181</sup> PAO se ejemplifica en diversas fases de la investigación, en la

---

<sup>181</sup> Una manera más en que MO persiste como virtud epistémica en estudios taxonómicos, es a través del uso de ‘tipos’ de colección, *i.e.* ejemplares concretos que sirven como soporte material de nombres científicos de especies y subespecies. Dicen Daston & Galison (2007: 109):

Objectivity did make inroads into other areas of botanical practice, such as the introduction of the “type method” in the late nineteenth and early twentieth centuries in order to stabilize nomenclature. At the level of species, the type method fixed the name to an individual specimen, called the “holotype,” usually the first found by the discoverer or “author” of the new species. This specimen need not be (and often is not) typical of the species it represents, but it is the court of last appeal for all future questions about the definition of the species, as its official name-bearer. Holotypes are preserved with great care, specially labeled and stored[.]

Como mencionan los autores, un holotipo no es necesaria ni usualmente ‘típico’ en sentido goetheano u oweniano, cuya científicidad se argumentaría en términos de TtN; es solo el primer ejemplar encontrado o seleccionado y bautizado por el autor de una nueva especie o subespecie. Los autores conciben este uso de ejemplares concretos, en lugar de representaciones idealizadas, como un paso más hacia la primacía epistemológica de MO en taxonomía. Sin embargo, el resultado parece ser contrario a la objetividad AO/PAO, *i.e.* una subjetividad individual exacerbada, que adjudica tipicidad, no ya a la autoridad de la forma o de la inducción del especialista sobre una variedad de formas, sino al encuentro fortuito de alguna diferencia morfológica que el investigador, a discreción personal, consideró diagnóstica a nivel específico o subespecífico. Es claro que esta práctica, no solo no es defendible a través de TtN, sino tampoco ‘objetiva’ en sentido de intersubjetividad maximal.

medida en que las prácticas y resultados obtenidos sean maximalmente intersubjetivos, a través de un proceso de covalidación colectiva. En particular, PAO guía las propuestas de los autores (Nieves-Urbe *et al.* 2021b; Flores-Gallardo *et al.* 2021) sobre estándares para la producción, estudio e interpretación de imágenes exocoriónicas en Pieridae.

### II.3.1.3. Objetividad Estructural (SO)

Producto de desarrollos en lógica matemática y en filosofía de la ciencia, la ‘Objetividad estructural’ (SO) consiste en una versión extrema de AO, al punto de prescindir de imágenes y de objetos por completo, para conservar solo sus relaciones estructurales; se evalúa con respecto a conceptos de relación y de estructura que le son indisociables. Los defensores de SO sostuvieron que la intersubjetividad maximal buscada reside, no en la observación de entidad alguna, sino en la develación de sus relaciones lógicas, como partes u ocupaciones de lugares dentro una estructura invariante, a través de las distintas percepciones que posibilita. Subtitulada ‘objetividad sin imágenes’ por Daston y Galison (2007: 253–254), la cientifidad por SO busca en el concepto de estructura aquello que puede ser lo mismo para todos los sujetos cognitivos y hacer de la ciencia un conocimiento universal, comunicable siempre y en todo lugar:

*Objectivity without images.* [...] Scientific objectivity was not a matter of viewing nature as it really was — that was impossible. [...] Instead, objectivity lay in the invariable relations among sensations, read like the abstract signs of a language rather than as images of the world. [...] logical relationships [...] in the rarefied realms of mathematical logic. [...] a version of objectivity (their own word) grounded in structures rather than images as the only way to break out of the private mental world of individual subjectivity. In their view, science worthy of the name must be communicable to all, and only structures —not images, not intuitions, not mental representations of any kind— could be conveyed to all minds across time and space.

En principio, SO puede parecer irrelevante para el presente estudio, al ser radicalmente no-representacional. Podría aducirse que SO interviene en el proceso de representación exocoriónica, toda vez que los esquemas letrados de Llorente-Bousquets y cols. representan estructuras morfológicas. Sin embargo, la virtud que opera en esos casos es TtN, no SO. Esto se debe a que su informatividad, como representación de estructuras morfológicas, depende de las características topológico-espaciales del esquema; cuyo diseño es consecuencia de y pensado para las características constitutivas de sus usuarios, *i.e.* seres humanos con vista normal o estándar. Los esquemas letrados se elaboran, también, en consideración de su componente ergonómico, para deshacerse del ruido cognitivo presente en las fotomicrografías y en las imágenes del MEB. *Qua* imágenes, poseen aún un componente mimético dado por la similitud parcial entre sus formas idealizadas y los ejemplares particulares que sirvieron de modelos.



Por ello, los esquemas letrados no cumplen ni pueden cumplir los estándares impuestos por SO, sobre conocimiento comunicable de manera universal *ad litteram*, *i.e.* para todos los sujetos cognitivos posibles, incluidos seres con órganos de visión diferentes (Daston & Galison 2007: 255, 259, 260):

[A] common quest for a form of objectivity that would make science communicable among all subjects, everywhere and always — Planck’s interplanetary congregation of physicists. [...] The response of the self-declared defenders of reason, especially philosophers and mathematicians, to these unsettling empirical claims was not to reject scientific objectivity but to deepen it [...] they admitted that even science was ephemeral [...] But they insisted that there nonetheless existed a realm of pure thought that was the same for all thinking beings forever and that was, therefore, genuinely objective. [...] it had nothing to do with images, made or mental. It was about enduring structural relationships that survived mathematical transformations, scientific revolutions, shifts of linguistic perspective, cultural diversity, psychological evolution, the vagaries of history, and the quirks of individual physiology [...] Mechanical objectivity had sternly jettisoned idealizations and aesthetics in scientific representations; structural objectivity abandoned representations altogether. [...] Just as structural objectivity stretched the methods of mechanical objectivity beyond rules and representations, it carried the ethos of self-suppression to new extremes. [...] one must resist the urge to believe in the contents of one’s own consciousness.

Tal vez la ‘topología’ exocoriónica podría traducirse en lenguaje formal de topología algebraica, prescindiendo de la opticalidad del esquema, para satisfacer mejor las demandas de cientificidad de SO. Sin embargo, esa algebrización exocoriónica, de ser posible, aún tendría que superar la prueba de legibilidad universal para ser científica según SO, *i.e.* probarse inteligible, como sistema de caracteres, para hablantes de lenguas cuya sintaxis y semántica no correspondan con las constricciones que nuestra anatomía humana impone a nuestras representaciones lingüísticas y lógico-formales. Sobre este punto, Breidbach y Vercellone (2015a,b; ver sección II.2.2.1.1.1) han propuesto el uso de teoría de grupos como modelo algebraico para estudios morfológicos. Esta idea podría ser compatible con proyectos contemporáneos que buscan elucidar la SO de representaciones diagramáticas, al concebirlas como *characteristica universalis* leibniziana (Casanueva 2009) o mediante la conceptografía de Frege (Macbeth 2012). Sobre esto, dicen Daston & Galison (*op. cit.* 253-255, 290):

Gottlob Frege may not, for example, have described his logical innovations in terms of “structures,” but when Rudolf Carnap later enlisted post-Fregean logic in the service of an emphatically “structural” objectivity, he believed that he was using Fregean means to reach a Fregean end (even echoing Frege’s favorite analogy between formal logic and Leibniz’s *characteristica universalis*): symbolic logic, as it had been developed by Bertrand Russell and Alfred North Whitehead in their *Principia Mathematica* (1910-1913) and “based on the preliminary works of Frege, Schröder, Peano, and others,” would reveal the structures of an “objective world, which can be conceptually grasped and is indeed identical for all subjects.” [...] Carnap adamantly held to what he called his “neutral attitude,” which he soon elevated to an ontological (and political) “principle of tolerance.” The theory of relations he advanced in his magnum opus, *Der logische Aufbau der Welt* (*The Logical Construction of the World*, 1928), aimed to overcome “the subjective departure point of all knowledge in the content of experience” by constructing “an intersubjective, objective world ... identical for all subjects.

Concebida así por Carnap (1928), es claro que SO solo es una versión extrema de intersubjetividad; una AO *universalis*, por retomar el termino leibniziano en sentido literal, como conocimiento comunicable para todos los sujetos *posibles*, *i.e.* también en términos de Carnap (1969), describibles sin contradicción.<sup>182</sup> Consérvese entonces su nombre y abreviatura, concebida de este modo:

**SO** = Objetividad Estructural (AO *universalis*)

**SO** → **AO** → **PAO**

En general, parece improbable que contenido epistémico alguno pueda cumplir con los estándares de cientificidad impuestos por SO. El límite de intersubjetividad *de facto* parece estar dado por AO, si no es que por PAO, que es su versión más débil; en sentido lógico, SO → AO → PAO. La maximalidad, como condición debilitante respecto a SO, y la cláusula *ceteris paribus*, como condición debilitante respecto a AO, dotan de cientificidad por PAO a una gran diversidad de representaciones, conceptos y teorías.

Dicho lo anterior, hay un aspecto de SO que posee relevancia en la representación de relaciones filogenéticas. Daston & Galison (*op. cit.* 286, 287) mencionan que para Poincaré, defensor temprano de la SO, la ciencia es, ante todo, clasificación.<sup>183</sup> Debido a su convencionalismo filosófico radical, Poincaré no concebía las clasificaciones como verdaderas o falsas, sino solo como convenientes o inconvenientes para ciertos fines. Los autores afirman que el eventual uso de imágenes diagramáticas por Poincaré era topológico-relacional, en oposición a representacional. Esta oposición tiene sentido desde una concepción exclusivamente mimética de la representación; pero este no es su único modo operacional. Una imagen y en particular un diagrama (ver sección II.2.2.1.1.2), también representa objetos en la medida en que hace explícitas relaciones estructurales, ya sea entre objetos simples, o entre partes de objetos complejos. La diagramación de SO en la obra de Poincaré muestra que, allende la representación de estructuras

---

<sup>182</sup> “Qué queremos significar por "mundo posible"? Simplemente un mundo que puede ser descrito sin contradicción. [...] Las leyes de la lógica y de la matemática pura, por su naturaleza, no pueden ser utilizadas como base para la explicación científica, porque no nos dicen nada que permita diferenciar el mundo real de cualquier otro mundo posible.” (Carnap 1969: 25)

<sup>183</sup> Dicen Daston & Galison (*op. cit.* 286, 287):

Science was for Poincaré a classification, and classifications were not true or false, only convenient or inconvenient. [...] Classifications laid bare hidden structures. [...] When turned to images, he typically depicted the topological (qualitative), not the metrical (quantitative). He was after the relational, the structural. [Poincaré] often used images, sometimes very complex ones, but almost always images of this relational rather than representational type.

morfológicas, hay diagramas que pueden y suelen representar estructuras de modo no-mimético, pero descriptivo y hasta explicativo, toda vez que representan procesos.

La concepción hennigiana del cladograma, basado en la *Strukturbild* (imagen de una estructura) de Carnap (Rieppel 2016: 301), constituye un ejemplo de diagrama de proceso. En él, las especies no se definen por propiedades intrínsecas, sino por sus relaciones dentro del sistema; la Teoría de Descendencia con Modificación (TDM; ver sección II.1.2.1), como principio regulador, da al sistema una estructura estrictamente 'arborescente', jerárquica o de orden parcial (Papavero & Llorente-Bousquets 2006, Papavero *et al.* 2009). La científicidad de un cladograma sería justificada por SO *à la* Poincaré, en la medida en que su objeto representado se conciba solo como esa estructura jerárquica de relaciones filogenéticas. Así, la científicidad del sistema filogenético *sensu* Hennig (1965, 1966; Rieppel 2016) no estaría dada por la definición intrínseca de especies o grupos monofiléticos que contenga como entidades, sino solo por la objetividad estructural (SO) del 'árbol' filogenético del que son parte, entendido como diagramación de un proceso histórico de transformación de caracteres, especiación y diversificación.

#### **II.3.1.4. Juicio Entrenado (TJ)**

El juicio entrenado (TJ) surge como reacción a la objetividad mecánica (MO), al revalorar la mirada subjetiva, pero selectiva y juiciosa, del investigador entrenado, que posibilita una interpretación afortunada de imágenes producidas por medios automatizados; se evalúa con respecto a conceptos de selección y de interpretación que le son indisociables. TJ es radicalmente no mecánico, algorítmico ni estandarizado, sino heurístico o abductivo: depende de la intuición del científico, capaz de encontrar relaciones sintéticas no reducibles a la suma analítica de detalles en una imagen mecánica. Ante el problema de discernir lo normal de lo aberrante, o lo informativo de lo ruidoso, aplicar TJ con éxito implica discriminar y jerarquizar información de imágenes, para detectar patrones de similitud distributiva

dentro de la variación.<sup>184</sup> El término clave de TJ es un concepto filosófico: el parecido de familia (*Familienähnlichkeit*) de Wittgenstein (1953).<sup>185</sup>

Una primera observación general, es que TJ rige toda la cadena de producción de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., justo después de la obtención, por MO, de fotomicrografías del estereoscopio e imágenes del MEB. Según su criterio de demarcación, la aplicación posible de TJ comienza con el uso de tecnologías mecánicas durante el proceso de producción de imágenes. Sin embargo, según la definición de Daston y Galison, puede hablarse de TJ *sensu lato* como detección de parecidos de familia (*Familienähnlichkeit*) wittgensteinianos (FäW). Con ello, TJ adquiere un sentido más general y vasto en implicaciones, al operar en la elección, tanto de tecnologías y técnicas por aplicar, como en la elección de ejemplares cuasi-típicos (por FäW) bajo estudio. TJ parte de imágenes mecánicas, producidas con MO, y aplica la ‘mirada sinóptica’ (*Übersichtlichkeit*) wittgensteiniana en la producción de nuevas ‘representaciones sinópticas’ (*übersichtliche Darstellung*) que posibilitan ‘ver conexiones’ (*Zusammenhänge sehen*) teóricas complejas. Esto ocurre al detectar gradualismo o variabilidad, mediante ‘casos intermedios’ (*Zwischenglieder*) que median entre objetos u otros contenidos teóricos que se creían disjuntos. Según Wittgenstein (*op. cit.* I, §122):

---

<sup>184</sup> Dicen Daston & Galison (2007: *op. cit.* 309, 311, 313, 314, 318, 319):

The problem is this: If one is committed, as was Grashey, to the mechanical registration of images of individuals, then how can one distinguish between variations within the bounds of the “normal” and variations that transgress normalcy and enter the territory of the pathological? [...] the necessity of seeing scientifically through an interpretive eye; they were after an interpreted image that became, at the very least, a necessary addition to the perceived inadequacy of the mechanical one [...] discovery and insight depended on hunches that erupted suddenly from the inaccessible mental depths. [...] Here there were no rules, much less mechanical procedures, to guide the scientist — only the expert, trained intuitions that had become a new form of right depiction. [...] It is about a newfound confidence among scientists in the twentieth century, a confidence born in professional training. [...] a capacity of both maker and user of atlas images to synthesize, highlight, and grasp relationships in ways that were not reducible to mechanical procedure [...] the proponents of trained judgment employed a variety of metaphors. Most prominently, they turned to facial similarities — families, as it were [...] In a sense that Ludwig Wittgenstein made famous but did not originate, family resemblances (partially overlapping features without a necessary and sufficient “core” set of properties) picked out concepts and classes like “game” or “number.” [...] trained judgment differs from truth-to-nature precisely because the scientists invoking judgment to form their atlas images in the twentieth century had already taken on board or worked through mechanical objectivity [...] “At the end of procedural depiction begins trained judgment.”

<sup>185</sup> Dice Wittgenstein (1953: I. §65–67):

Considera, por ejemplo, los procesos que llamamos «juegos». Me refiero a juegos de tablero, juegos de cartas, juegos de pelota, juegos de lucha, etcétera. ¿Qué hay común a todos ellos? —No digas: «*Tiene que haber algo común a ellos o no los llamaríamos ‘juegos’*» —sino *mira* si hay algo común a todos ellos. —Pues si los miras no verás por cierto algo que sea común a *todos*, sino que verás semejanzas, parentescos y por cierto toda una serie de ellos. [...] Vemos una complicada red de parecidos que se superponen y entrecruzan. [...] No puedo caracterizar mejor esos parecidos que con la expresión «parecidos de familia» [*Familienähnlichkeit*]; pues es así como se superponen y entrecruzan los diversos parecidos que se dan entre los miembros de una familia: estatura, facciones, color de los ojos, andares, temperamento, etc., etc. —Y diré: los ‘juegos’ componen una familia.

**122.** Una fuente principal de nuestra falta de comprensión es que no vemos *sinópticamente* [*übersehen*] el uso de nuestras palabras.—A nuestra gramática le falta visión sinóptica [*Übersichtlichkeit*].—La representación sinóptica [*übersichtliche Darstellung*] produce la comprensión que consiste en 'ver conexiones'. De ahí la importancia de encontrar y de inventar *casos intermedios* [*Zwischenglieder*].

Esto concuerda con el método genético goetheano y con el principio metodológico darwiniano, sobre aprender a ver los objetos como ubicados en una serie y dar a ésta una posible interpretación temporal y transformacional (ver sección II.1.3.3.1.1). La consecuencia más importante de esta reformulación, es que TJ es patente en el quirografado de esquemas letrados de secuencias morfogénicas (ver sección I.2.2.9). Estos esquemas, obtenidos por TJ a partir de imágenes mecánicas (MO) y de quirografías descriptivo-realistas (TtN), visualizan conexiones entre rasgos exocoriónicos que al inicio parecían caracteres distintos; los cuales transforma, sinópticamente, en estados posibles de un mismo carácter. En tanto 'casos intermedios', estos estados de caracteres pueden recibir una interpretación filogenética al devenir relativamente plesiomórficos o apomórficos mediante algún criterio de polarización. Así, TJ usa MO como base para obtener una nueva TtN gradualista y, en ocasiones, dinámica o procesual.

Lo anterior, muestra la existencia de relaciones epistemológicas adicionales entre TtN y TJ, más allá de ocurrir antes o después que MO. Una elucidación ulterior de estas virtudes viene dada por la relación entre los conceptos filosóficos que las fundamentan, *i.e.* arquetipos owenianos (TtN) y parecidos de familia wittgensteinianos (TJ / FäW), respectivamente. Por ahora, llámese a la segunda *Juicio Entrenado Wittgensteiniano* y abréviese cada una como sigue:

**TJ** = Juicio Entrenado (detectar FäW en imágenes MO)  
**TJW** = Juicio Entrenado Wittgensteiniano (detectar FäW)  
**TJ** → **TJW**

En sentido lógico, TJ es más fuerte que TJW, por lo que lo implica de manera estricta: TJ → TJW.

#### **II.3.1.4.1. Juicio Entrenado Wittgensteiniano (TJW)**

El que TJW consista en encontrar parecidos de familia wittgensteinianos (FäW) es relevante para el llamado 'problema de las especies', sobre la definición correcta de lo que sean las especies biológicas, y sobre criterios operacionales en su demarcación. Según estudios comprensivos en el tema, desde enfoques históricos (Wilkins 2009), filosóficos (Kitcher 1984, Stamos 2003, Richards 2010) y biológicos (Mayden 1997, Zachos 2016), el cuasi-consenso actual apunta a la superioridad de conceptos de especie

cuya ontología sea individualista, *i.e.* que la conciben como un individuo histórico *sensu* Ghiselin (1969, 1997). Esta concepción posee gran aceptación en sistemática filogenética contemporánea, dada su compatibilidad con las obras de Haeckel y de Hennig (Wiley & Lieberman 2011, Rieppel 2016). Existen también propuestas como el *pluralismo jerárquico* de especies, que asume un concepto general de linaje como concepto ontológico primario (Mayden 1997, De Queiroz 1999, Richards 2010). Este concepto es individualista pero no operacional, *i.e.* no permite diagnosticar especies en la práctica; por ello, requiere de una variedad jerarquizada de conceptos operacionales secundarios, de especies como clases, para la demarcación de especies. Existen alternativas a estas respuestas unificacionistas, dadas por alguna versión de pluralismo ontológico radical de especies, ya sea como clases o como individuos (Dupré 1981, Kitcher 1984). Finalmente, existe la propuesta de definir a las especies como *clases cluster de propiedades* (Beckner 1959, Boyd 1999, Ereshefsky 2010), basadas de manera explícita en el concepto de FäW: todos los miembros de la clase comparten algún *cluster* de propiedades entre sí, pero no hay una sola propiedad compartida por todos. Según Papavero *et al.* (1997: 182), esto coincide con: i) esencialismo de Adanson, a nivel de familia; ii) la diferencia de Linneo (1735) entre el *nomen legitimum*, que posee toda especie según la Lógica de Port Royal, y el *nomen essenziale* aristotélico, no aplicable en numerosos casos. El ‘problema de las especies’ es ontológico, pero incide en la discusión epistemológica en la medida en que TJW informe una noción, no de realismo taxonómico, sino de científicidad para la sistemática.

Clasificar por *clusters* supone la existencia de condiciones suficientes, mas no necesarias, en la fijación del referente convencional de una especie; por ello, constituye una propuesta de *esencialismo disyuntivo débil* (Richards 2010), dado por relaciones de similitud, en oposición al *esencialismo conjuntivo fuerte*, dado por una relación de identidad característica estricta.<sup>186</sup> El primero demarca especies científicas en sentido TJW, según su fundamento wittgensteiniano; el segundo demarca especies científicas en sentido TtN, según su fundamento oweniano y finalmente goethiano. Esto no constituye una disyuntiva ontológica, sino epistemológica: no es sobre la definición, sino sobre la científicidad en el diagnóstico o demarcación de especies. La discusión ontológica favorece definir a las especies como individuos; pero persiste el problema epistemológico de encontrar criterios operacionales para su

---

<sup>186</sup> Dice Richards (2010: 212):

There is also, however, a disjunctive essentialism based on a clustering of properties. According to this cluster essentialism, some subset of properties or other is necessary and sufficient, but not the same subset in all instances. The main problem with both of these approaches is that they are trying to conceive historical, changing things – species lineages – within an ahistorical and unchanging framework. We can avoid this problem by thinking about species either as spatio-temporal individuals, or as historical kinds.

demarcación. Hay dos razones fundamentales y correlacionadas para argumentar que diversas representaciones típicas, según TtNE, lo son en realidad según TJW:

- i) Existe variación intraespecífica entre organismos, poblaciones y razas geográficas, que puede ser mayor a la variación interespecífica. Por ende, no hay criterios claros ni uniformes para determinar grados de diferencia morfológica que diagnostiquen aislamiento reproductivo completo.
- ii) La clasificación biológica es por similitud, no por identidad. La inmensa mayoría de los investigadores usan TJW, *i.e.* detección de FäW, como criterio operacional en la demarción de especies, mediante análisis de distribución de sus caracteres. Dicho de otro modo, la clasificación biológica no forma clases de equivalencia.

En matemáticas, una *relación n-aria* es un subconjunto del producto cartesiano de  $n$  clases. Una relación binaria  $R$ , definida en una clase  $A$  (*i.e.*  $R \subseteq A \times A$ ), es *de equivalencia* si y solo si es reflexiva, simétrica y transitiva, definidas como sigue:

- *Reflexividad.* Todo elemento se relaciona consigo mismo:  $\forall a \in A, aRa$
- *Simetría.* Si un elemento se relaciona con otro, entonces el otro con el uno:  $aRb \rightarrow bRa$
- *Transitividad.* Si un elemento se relaciona con un segundo y éste con un tercero, entonces el primero se relaciona con el tercero:  $aRb \ \& \ bRc \rightarrow aRc$

Esto constituye una generalización de las propiedades de la relación de igualdad o identidad, que es su ejemplo paradigmático:

para toda $a$ , $a = a$	<i>(reflexividad)</i>
$a = b \rightarrow b = a$	<i>(simetría)</i>
$a = b \ \& \ b = c \rightarrow a = c$	<i>(transitividad)</i>

Toda relación de equivalencia induce una *partición*, *i.e.* la división de una clase  $A$  en partes  $A_i$  ( $i \in I$ , donde  $I$  es un conjunto de índices), tales que:

- Ninguna parte es vacía:  $\forall i \in I, A_i \neq \emptyset$
- La intersección entre partes diferentes es vacía:  $i \neq j \rightarrow A_i \cap A_j = \emptyset$
- La unión de todas las partes es igual al total:  $\cup A_i = A, i \in I$



En una partición, cada uno de los elementos de la clase pertenece a alguna y solo una parte; esas propiedades son los *desiderata* usuales de una buena clasificación. En sistemática, se querría que ninguna especie, como clase, fuese de extensión vacía (*i.e.* sin organismos), que todos los organismos pertenezcan a una y solo una especie y que la lista de especies sea un inventario total de la diversidad orgánica. Esto solo sería posible si conociésemos el total de especies y la relación entre organismos coespecíficos fuese de identidad característica o formal, como postula la homología *sensu* Owen (1843, 1846). Pero no parece ser así: no conocemos el total de la diversidad de los organismos que varían en sus formas, y la relación con que de hecho agrupamos organismos es de similitud; la cual, es reflexiva y simétrica, pero no necesariamente transitiva (Suárez 2003: 31).

Este problema solo afecta a TtN bajo el concepto oweniano de homología como identidad característica estricta, sin considerar grado alguno de variación; pero no parece afectar a TtN según el concepto goetheano de *Gestalt*, concebido como los límites de variación admitidos para una misma forma. Breidbach interpretó al *Gestalt* goetheano como invariantes dentro una colección de patrones; los cuales, al poder ser transformados uno en otro, forman una clase de equivalencia (Breidbach & Vercellone 2015a: 105–110, Vercellone & Tedesco 2020: 8). Sin embargo, según Bortoft (1996: 82–85, 98; ver sección II.2.2.1.1.1) los *Urphänomene* son fenómenos concretos y directamente observables; cuyo estudio permite intuir leyes morfogénicas de un *Gestalt*, *i.e.* un intervalo de variación morfológica. Ante la facticidad de la variación, cuya consecuencia es que se clasifique por similitud, se elucida que *Urformen* goetheanas, reconocibles por TtNE debilitado, puedan clasificarse por TJW mediante FäW wittgensteinianos. La disyuntiva epistemológica relevante es, entonces, entre *Urformen* goetheana (TtN con variación) vs. *Familienähnlichkeit* wittgensteiniano (TJW).

#### **II.3.1.4.2. Fidelidad con la Naturaleza Goetheana (TtNG)**

Como parte de una colección de artículos dedicada a problemas abiertos en la interpretación de la obra de Wittgenstein, Plaud (2010) ofreció un estudio comparativo de las concepciones goetheana y wittgensteiniana de científicidad, según los principios que fundamentan sus metodologías respectivas. Su tesis central es que la ciencia goetheana, basada en el estudio de fenómenos primitivos (*Urphänomene*), y la ciencia wittgensteiniana, basada en la mirada sinóptica (*Übersichtlichkeit*) de fenómenos, resultan incompatibles o compatibles según como se interpreten las representaciones primitivas (*Urbilder*) de Goethe. Si se da a la *Urbild* una lectura ontológica (*i.e.* realista), en la que su objeto de representación, los *Urphänomene*, se conciben como ancestros comunes a especies (*i.e.* la interpretación filogenética

haeckeliana del tipo), se llega a una contradicción. Si se da a la *Urbild* una lectura solo epistemológica, como representaciones esquemáticas (*schematic representations*) que sirven para el estudio científico de fenómenos, la contradicción no aparece y el método genético-morfológico de Goethe (ver sección II.1.3.3.1.1) subsume a la mirada sinóptica de los FäW. Este enfoque representacional del problema, dado por la distinción de la *Urbild*, permite una elucidación adicional sobre las relaciones lógicas entre las virtudes TtN y TJW que informan el presente estudio.

La clave del argumento de Plaud (2010: 35) consiste en la distinción entre el objeto de representación goetheana, *i.e.* el *Urphänomen* o ‘fenómeno primitivo’, y su representación en una teoría morfológica, *i.e.* la *Urbild* o ‘imagen primitiva’ (*primal picture*) del mismo. El *Urphänomen* es un concepto morfológico y entonces científico *sensu* Goethe; la *Urbild* es solo su representación esquemática, dada por algún sistema de representación. La autora señala cuatro posibles interpretaciones para la *Urpflanze* de Goethe, como modelo de *Urphänomen*, según si reúne a todas las plantas como: U-i) su ancestro común; U-ii) su estructura esencial; U-iii) su modelo de desarrollo; U-iv) un órgano particular compartido, del que pueden desarrollarse el resto (*Proteus*). Plaud no considera estas opciones enteramente rivales entre sí, sino que las subsume a un principio general de ‘metamorfosis’, *i.e.* morfogenia *sensu lato*, que opera a niveles distintos de formas (*e.g.* órganos, organismos y especies). Esta interpretación es compatible con la opinión de especialistas en el tema (ver sección II.2.2.1.1.1), quienes enfatizan las propiedades holista y dinámica de los tipos en la morfología goetheana; cuyo resultado científico son, no leyes estáticas sobre formas, sino leyes que rigen su transformación (*Metamorphose*). Dice Plaud (2010: 36):

In the case of zoology, the *Urphänomen* lies in a kind of *Urtier* (“primal animal”), which would serve as a common ancestor to the animals in general and to the insects in particular. [...] the notion of a primal plant leads one to the notion of a primal phenomenon; but these two notions themselves are in turn essentially connected with a third one: namely with the notion of a “primordial picture” or “paradigm” (*Urbild*). This idea of a “primordial picture” means in fact two things. On the one hand, the *Urbild* amounts to the general pattern out of which plants and animals happen to be formed; in this sense, the notion of an *Urbild* is almost identical to Goethe’s *Urphänomen*. However, in a broader sense, the *Urbild* can also be read as the representation science is likely to give of such a pattern. In his *Writings on Morphology*, Goethe claims for example that the main purpose of natural science is to:

present this primordial picture, if not to senses themselves, at least to the mind; and to elaborate our descriptions on its basis, as it were a norm.

In other words, the very purpose of natural sciences is to set forth a clear view (an *Urbild*) of the primal phenomenon that pertains to each particular field of nature. Only thus can they set the natural phenomena in order.

La ciencia goetheana se demarca, no en función de lo representado o que se busca representar (*Urphänomene*), sino a través de su modo de representación (*Urbild*). Claramente, esto es una tesis epistemológica, no ontológica. El realismo de una representación, científica o no, se evalúa ontológicamente respecto a lo representado; pero su científicidad, realista o no, se evalúa epistemológicamente respecto a la representación.

Establecida esta distinción, la autora discute el rechazo de Wittgenstein al concepto de *Urbilder*. El núcleo de la crítica wittgensteiniana a la *Urbild* se basa en su supuesto ‘esencialismo peligroso’ (*dangerous essentialism*), que suprime la variación observable y aleja a la ciencia de la realidad. Como remedio a esa ‘enfermedad’ (*sickness*) filosófica, Wittgenstein propone la mirada sinóptica de sus FäW, que él mismo aplica al estudio científico de ‘juegos del lenguaje’ (*Sprachspiel*). Plaud (*op. cit.* 2010: 44, 45) muestra que un juego del lenguaje es solo un caso particular de *Urphänomen* en sentido U-ii, en tanto estructura compartida; además, muestra que Wittgenstein los estudia a través de FäW como representaciones esquemáticas esclarecedoras, *i.e.* mediante *Urbilder*. Dice Plaud (*op. cit.* 44, 45; énfasis añadido):

His language-games thus provide the reader with primitive and over-simplified representations of linguistic practices, as may be adopted, for example, by children or primal tribes [...] *Language-games, in other words, are in fact the Wittgensteinian equivalent to Goethe's primal phenomena.* On that respect, Wittgenstein's method in philosophy should definitely be regarded as an echo to Goethe's method in natural sciences.

Ante esto, se tienen dos opciones: o bien Wittgenstein usa un método que considera anti-científico para estudiar científicamente el lenguaje, lo cual es absurdo; o bien su rechazo hacia la *Urbild* es solo de tipo ontológico (*i.e.* contra identificarla con *Urphänomene* en el sentido realista U-i), no epistemológico; *i.e.* admite usar la *Urbild* como herramienta elucidatoria de conceptos y demarcador de científicidad. Según Plaud, mediante una aplicación tácita de *Reductio ad absurdum* más evidencia positiva adicional que ella aporta, la respuesta correcta es la segunda opción. Así, Plaud subsume epistemológicamente los FäW al método genético-morfológico de Goethe, en tanto demarcadores de científicidad, *i.e.* en términos de virtudes epistémicas, TJW es solo un subcaso de TtN.

Desde un enfoque lógico, dicha conclusión parece extraña: el esencialismo conjuntivo fuerte de TtN es un subcaso del esencialismo débil de TJW, no al revés. Sin embargo, esto no ocurre porque la noción de TtN que opera aquí es la original de Goethe, que sí admite variación respecto al tipo y se fundamenta en ella, *i.e.* son leyes morfogenéticas. Visto así, TJW es un caso particular de cierta TtN goetheana, en la medida en que los FäW representan una subclase de relaciones morfogenéticas. Los FäW del TJW son un

recurso útil en la demarcación —¡no definición!— de especies y grupos naturales superiores en filogenética, debido al fenómeno ubicuo de la heterobatmia (Hennig 1965, 1966). Por otro lado, los esquemas letrados de Llorente-Bousquets y cols. serían científicos por TtN goetheana, al representar invarianza, rangos de variación morfológica y posibles tendencia morfogenéticas. En la sección anterior se dijo que TJW se asemeja a una TtN enriquecida con una reinterpretación gradualista, dinámica o procesual; refiérase a ella como *Fidelidad con la Naturaleza Goetheana* y abréviase como sigue:

**TtNG** = Fidelidad con la Naturaleza Goetheana (TtN gradualista o dinámica)

**TtNE** → **TJW** → **TtNG**

Según el argumento de Plaud, acompañado de un análisis conceptual y lógico de las virtudes epistémicas involucradas, TJW es un subcaso de TtNG; *i.e.* TJW → TtNG. TtNE, como esencialismo disyuntivo fuerte, es subcaso de TJW y entonces también de TtNG. Si consideramos que TtN es un caso de TtNG para fenómenos de variación nula o procesos instantáneos, tenemos también que TtN → TtNG. Teníamos ya que TtN → TtNE; por ende, para que el conjunto de relaciones sea coherente, es necesario que TJW ocupe un lugar lógico intermedio entre TtNE y TtNG, *i.e.* TtNE → TJW → TtNG.

### II.3.2. Modelo extendido de virtudes epistémicas (D&G+): resumen y relaciones lógicas

Como producto de estas elucidaciones, se presentan de manera sinóptica los nuevos significados propuestos y relaciones lógicas entre virtudes epistémicas, en la definición del *Modelo extendido de virtudes epistémicas* de Daston & Galison; se abrevian como sigue:

**D&G** = *Virtudes epistémicas de Daston & Galison*

**D&G+** = *Virtudes epistémicas extendidas de Daston & Galison*

En la sección siguiente, se aplican ambos modelos al proceso general de producción de imágenes exocoriónicas de Llorente Bousquets y cols.

## Modelo extendido de virtudes epistémicas (D&G+)

*Virtudes epistémicas extendidas de Daston y Galison*

- FäW = *Familienähnlichkeit* (parecido de familia wittgensteiniano)
- *ceteris paribus* = "en igualdad de condiciones"

### • D&G = {TtN, MO, SO, TJ}

<b>TtN</b>	=	Fidelidad con la Naturaleza	(esencialismo epistemológico quirográfico)
<b>MO</b>	=	Objetividad Mecánica	(minimizar subjetividad)
<b>SO</b>	=	Objetividad Estructural	(AO <i>universalis</i> )
<b>TJ</b>	=	Juicio Entrenado	(detectar FäW en imágenes MO)

### • D&G+ = {TtN, TtNE, TtNG, MO, AO, SO, PAO, TJ, TJW}

<b>TtN</b>	=	Fidelidad con la Naturaleza	(esencialismo epistemológico quirográfico)
<b>TtNE</b>	=	Fidelidad con la Naturaleza Esencial	(esencialismo epistemológico)
<b>TtNG</b>	=	Fidelidad con la Naturaleza Goetheana	(TtN gradualista o dinámica)
<b>MO</b>	=	Objetividad Mecánica	(minimizar subjetividad)
<b>AO</b>	=	Objetividad Apriorista	(maximizar intersubjetividad)
<b>SO</b>	=	Objetividad Estructural	(AO <i>universalis</i> )
<b>PAO</b>	=	Objetividad Apriorista Pluralista	(AO <i>ceteris paribus</i> )
<b>TJ</b>	=	Juicio Entrenado	(detectar FäW en imágenes MO)
<b>TJW</b>	=	Juicio Entrenado Wittgensteiniano	(detectar FäW)

### RELACIONES LÓGICAS:

**TJ** → **TJW**  
**TtN** → **TtNE** → **TJW** → **TtNG**  
**SO** → **AO** → **PAO**  
**TJ** → **TJW** → **TtNG**

### II.3.3. D&G+ en la historia y producción de imágenes exocoriónicas

Daston y Galison presentaron su lista de cuatro virtudes epistémicas según su orden de aparición histórica, asociadas con el surgimiento de tecnologías de producción de imágenes:

$$\text{TtN} \rightarrow \text{MO} \rightarrow \text{SO} \rightarrow \text{TJ}$$

Este orden sucesivo corresponde relativamente bien con el orden de aparición histórica de los estilos de representación exocoriónica: i) quirografías, que ejemplifican TtN; ii) fotomicrografías del estereoscopio e imágenes del MEB, que ejemplifican MO; iii) intervención de fotomicrografías e imágenes obtenidas a partir del MEB, que ejemplifican TJ. SO no interviene al no ser representacional, a menos que se adjudique científicidad por SO a árboles filogenéticos posibles, obtenidos por caracteres exocoriónicos. Esto último requeriría un fundamento hennigiano estricto, ontológico y epistemológico, lo que no es la norma; por el contrario, puede hablarse de una posible crisis de científicidad en cladística contemporánea, debido a la implementación infundada de algoritmos computacionales (Fitzhugh 2006, Hamilton 2014, Rieppel 2014); los cuales, en todo caso, justificarían su científicidad a través de MO.

Este orden histórico no corresponde con el orden de uso de estilos en la producción de imágenes exocoriónicas por Llorente-Bousquets y cols. Esa discrepancia de orden no es problemática, pues el orden de aparición histórica de las virtudes no determina su lugar en una cadena de producción pictórico-conceptual. Lynch y Woolgar (1990) recomendaron no interpretar representaciones en sucesión, de estilos naturalista o abstracto, como etapas sucesivas de alejamiento o aproximación (monótona) al objeto real, sino solo como relaciones transformativas entre representaciones, cual dispuestos en una ‘línea de ensamblaje’ de objetos epistémicos.<sup>187</sup> Una imagen MO no está necesariamente más ‘cerca’ del objeto de representación que una imagen TtN, *e.g.* una imagen del MEB no necesariamente es una representación más fiel que un esquema letrado del objeto que se busca representar, toda vez que ese objeto sea alguna invarianza o varianza típica de caracteres.

La secuencia básica de producción y uso de las imágenes exocoriónicas por parte de Llorente-Bousquets y cols., según el modelo D&G, es la siguiente:

---

<sup>187</sup> “A recommendation we can give for reading some of the papers in this collection is to consider serial, ‘directional,’ relations between representations, and differences in the abstracted or naturalistic form of representations, to be relations between technical products in a work process. The “direction” is not a movement away from or toward an originary reality, but a movement of an assembly line.” (Lynch & Woolgar 1990: 8)

MO → TJ → TtN

*Grosso modo*, sus imágenes exocoriónicas transitan por las siguientes etapas: i) fotomicrografías e imágenes del MEB, corresponden con MO; ii) quirografías descriptivo-realistas, a partir de las imágenes MO anteriores, corresponden con TJ, y iii) esquemas letrados, en relación colaborativa con el apartado verbal, mediante señalización y con la adición de glosarios y tabulaciones, corresponden con TtN. SO podría intervenir en la eventual propuesta de hipótesis filogenéticas, completas; pero Llorente-Bousquets y cols. no se ocupan de esto por ahora.

Ese primer diagrama lineal del proceso es aún muy inexacto, en consideración del carácter periódico o cíclico de ciertos pasos del proceso. Con excepción del primer paso (MO), TJ incide retroactivamente en casi todo el proceso, a través de la revisión crítica y colectiva de quirografías realistas, esquemas, tabulaciones y glosarios, conforme se avanza en la redacción del texto. Una representación más exacta del proceso en conjunto, basada en la Figura I.81 con las virtudes epistémicas correspondientes, puede representarse también en un diagrama de flujo (Fig. II.11).

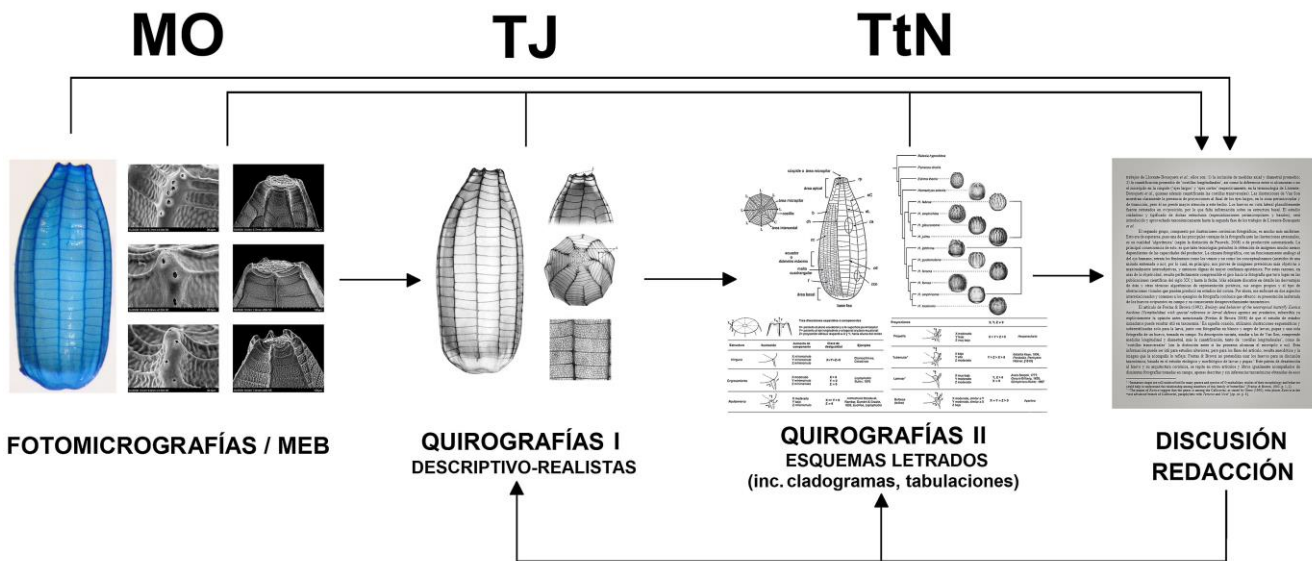


Figura II.11. Diagrama de flujo de producción y uso de imágenes exocoriónicas en la propuesta de Llorente-Bousquets y cols., acompañado de las virtudes epistémicas del modelo D&G que se ejemplifican en el proceso.



Superpuesto sobre el diagrama de flujo, el modelo D&G permite visualizar aspectos generales en la división del trabajo conceptual, según la distribución de virtudes epistémicas en los tres estilos representacionales (quiografía, fotomicrografía y MEB). Sin embargo, D&G presenta problemas de inexactitud. El esencialismo conjuntivo fuerte de TtN funciona en representaciones esquemático-idealizadas; pero realmente no ocurre en la práctica, pues se levantan y estudian caracteres solo por similitud, propia de TJW. TtNE, como esencialismo *simpliciter*, puede incidir en otros aspectos del proceso, *e.g.* en la redacción de glosarios, al proponer definiciones intensionales de caracteres o estructuras. La relación retroactiva del texto con las quiografías, puede introducir AO —o por lo menos PAO— en las mismas. TtNG es operativa toda vez que se representen procesos morfogenéticos de caracteres, así como en su interpretación filogenética vertida en cladogramas. Conviene entonces visualizar nuevamente el diagrama a la luz de D&G+ (Fig. II.12).

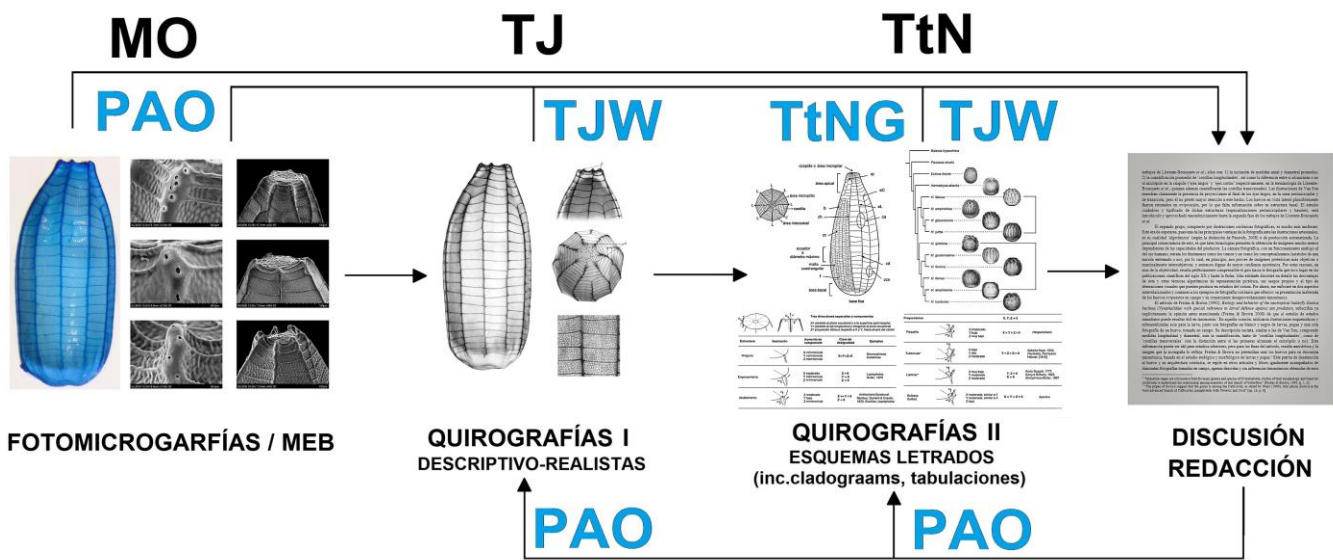


Figura II.12. Diagrama de flujo de producción y uso de imágenes exocoriónicas en la propuesta de Llorente-Bousquets y cols., acompañado de las virtudes epistémicas del modelo extendido D&G+ que se ejemplifican en el proceso.

Pueden hacerse distinciones adicionales, al tomar la sección de producción de imágenes del proceso desglosado en la Figura I.80 y aplicar D&G+ (Fig. II.13).

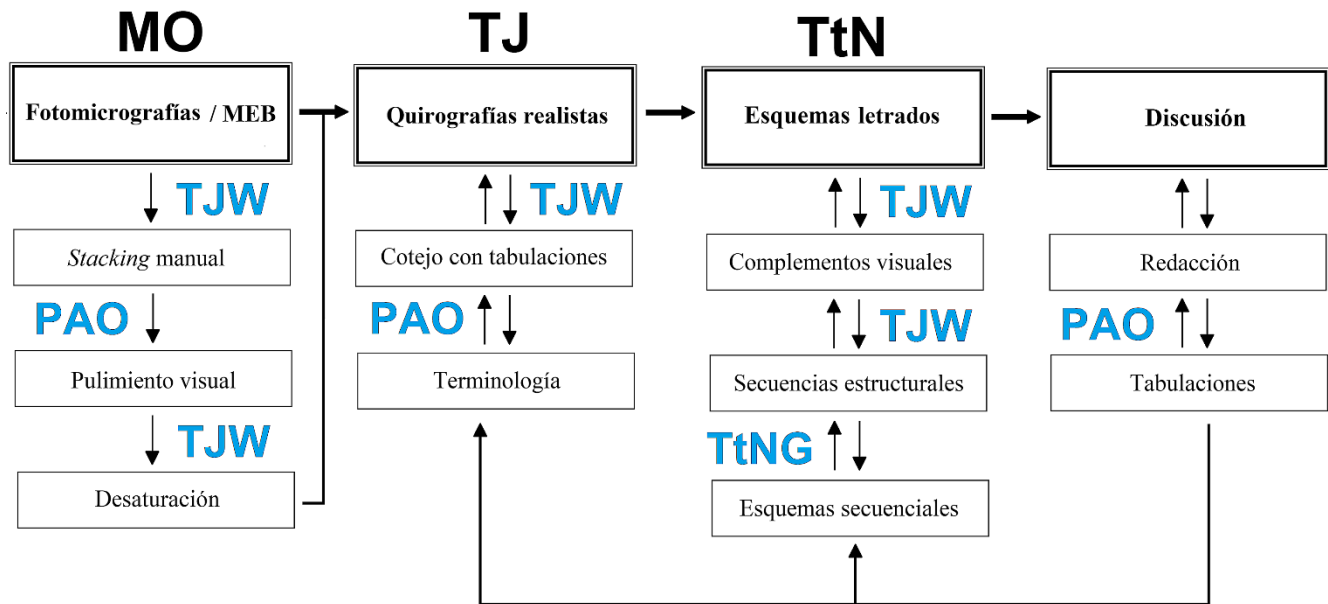


Fig. II.13. Diagrama de flujo desglosado de producción y uso de imágenes exocoriónicas en la propuesta de Llorente-Bousquets y cols., acompañado de las virtudes epistémicas del modelo extendido D&G+ que se ejemplifican en el proceso.

Aspectos notables en la aplicación de D&G+ incluyen:

- i) Fotografías y MEB son científicas por OM y AO.
- ii) Quirografías descriptivo-realistas son científicas por TJ, TJW y PAO.
- iii) Esquemas letrados son científicos por TtN, TtNG, TJW, y PAO.
- iv) Hay solapamiento de virtudes en fases y estilos distintos, *i.e.* forman un FäW.
- v) El solapamiento preserva relaciones lógicas entre virtudes, *e.g.* TtN  $\rightarrow$  TJW.
- vi) TJW señala el uso de la similitud, en general, o de generalizaciones pese a variación.
- vii) TtNG señala interpretaciones dinámicas y/o procesuales de caracteres, en general.
- viii) ‘Retroalimentación’ de PAO, del texto hacia las imágenes, al buscar su correspondencia mutua y realizar representaciones ‘puente’ (esquemas letrados, tabulaciones, glosarios)
- ix) Solo la fase inicial tiene dominancia de objetividad, por MO y AO.
- x) TJW incide también en el tratamiento digital de imágenes mecánicas, así como en la elección de ejemplares y de tecnologías automatizadas para su escrutinio.
- xi) TtNE suele reducirse a TJW en la práctica (esencialismo conjuntivo fuerte a disyuntivo débil).
- xii) TJW domina el proceso en conjunto.

A continuación, se discuten aspectos selectos de dichos puntos.

*Sobre los puntos (i–iii).* Las virtudes epistémicas de D&G+ se distribuyen de manera coherente en sus tres estilos de representación exocoriónica asociados: fotomicrografía y MEB poseen objetividad (MO, AO); las quirografías descriptivo-realistas poseen Fidelidad con la Naturaleza y Juicio Entrenado (TJ, TJW); los esquemas letrados también poseen ambos, con mayor dominancia de Fidelidad con la naturaleza (TtN, TtNG).

*Sobre el punto (iv).* Como cabía esperar, hay solapamiento de virtudes epistémicas en imágenes que combinan estilos representacionales diversos. Sin embargo, el conjunto no presenta un desorden contradictorio, sino que se solapan y comparten de manera coherente; pueden estudiarse como un F&W. El solapamiento *per se* también es indicativo de que tareas epistémicas diversas pueden realizarse a través de estilos distintos, y de que ciertos estilos son más versátiles que otros, al poder realizar más tareas epistémicas o realizarlas mejor. De manera inversa, muestra también que ciertas labores epistémicas solo pueden realizarse con representaciones de cierto estilo, *e.g.* la objetividad en estudios exocoriónicos solo puede obtenerse a través de la fotomicrografía y del MEB. Los diagramas letrados son las imágenes con mayor carga de labor epistémica en los trabajos de Llorente-Bousquets y cols.; esto no sorprende, pues son la fase final de su proceso de trabajo conceptual y representación pictórica, que reúne información de todas las representaciones anteriores. Los otros dos puentes pictórico-verbales más importantes son los glosarios y cuadros o tabulaciones. En principio, la inclusión alternativa de tabulaciones en el apartado de imagen, en lugar de en el apartado verbal, se justifica por las relaciones sinópticas que posibilita su presentación —propriadamente espacial— en filas y columnas. Sin embargo, esto constituye solo un primer esbozo de su funcionamiento en estudios exocoriónicos de Llorente-Bosquets y cols.; hacen falta estudios dedicados, sobre las labores epistémicas particulares que realizan tabulaciones, cladogramas y otros tipos de diagramas a lo largo de su investigación.

*Sobre el punto (viii).* PAO se refiere, en general, a los procesos y resultados representacionales que los investigadores realizan en aras de maximizar la intersubjetividad de su trabajo, dentro de comunidades científicas regidas por normas. En el caso de Llorente-Bosquets y cols., estas comunidades incluyen: lepidopterólogos, sistématas, filogenetistas, fisiólogos, biólogos del desarrollo, coleccionistas, filósofos, diseñadores, ilustradores y artistas, entre los principales. De ahí la necesidad de la cláusula *ceteris paribus*, pues si bien tiene sentido epistemológico hablar de AO como intersubjetividad *simpliciter*, descontextualizada, no es muy probable que pueda lograrse en la práctica. La retroalimentación del apartado verbal hacia las imágenes, a través de correcciones iteradas y cíclicas, se realizan en las

dimensiones epistémica y ergonómica de esas imágenes (Barceló 2016). En ambas dimensiones, la virtud rectora es PAO en la medida en que la retroalimentación apunta hacia la obtención de un producto final: el artículo de investigación, que será escrutado de manera intersubjetiva por comunidades epistémicas de diversa índole y en contextos variados.

*Sobre el punto (ix).* Que el uso de fotomicrografía o del MEB provea de ‘objetividad’ puede ser cuestionable, según como se la conciba. Chalmers (2015) critica la objetividad del MEB, al mostrar que su aplicación e interpretación incorporan la carga teórica del instrumento mismo, *i.e.* teorías sobre electromagnetismo, dispersión electrónica y sus interacciones con materiales diversos. Esto solo vulneraría su ‘objetividad’ si ésta se entiende como eliminación de la carga teórica de la observación; lo cual es insostenible desde Kant y no corresponde con ningún modo de objetividad elucidado en este estudio. MO solo estipula ‘minimizar subjetividad’, en la medida en que la producción automatizada de imágenes reduce las libertades del sujeto en la representación de fenómenos concretos (no de un noúmeno u objeto preteórico). Por otro lado, AO y PAO estipulan ‘maximizar intersubjetividad’ precisamente en atención a un marco teórico y normativo, dado por reglas representacionales e interpretativas de clases de fenómenos. Visto así, la carga teórica del MEB es ortogonal a su científicidad según MO, pero indispensable en su científicidad según AO o PAO, al fundamentar el establecimiento de estándares en su uso y en la interpretación de sus productos. En general, la carga teórica de la observación, potenciada o no por herramientas automatizadas, no es un lastre para la objetividad AO, sino su condición de posibilidad: es lo que le da su apriorismo y normatividad definatorios.

*Sobre los puntos (v–vii) y (x–xii).* El mapeo de D&G+ en los diagramas de las Figuras II.11–13, no consideró las relaciones lógicas entre virtudes epistémicas. La dominancia global de TJW es consistente con la práctica taxonómica, cuyo objeto de representación es el mosaico heterobátmico de caracteres exocoriónicos, analizables por TJW a través de FäW. Sin embargo, si se hubiese subsumido toda aplicación de TJW a TtNG, como ocurre en sentido lógico, TtNG sería la virtud dominante a lo largo de todo el proceso (Fig. II.14). Esta reflexión es coherente con la teoría científica general en que se inscribe la práctica de Llorente-Bousquets y cols., a saber, morfología y morofogena exocoriónicas.

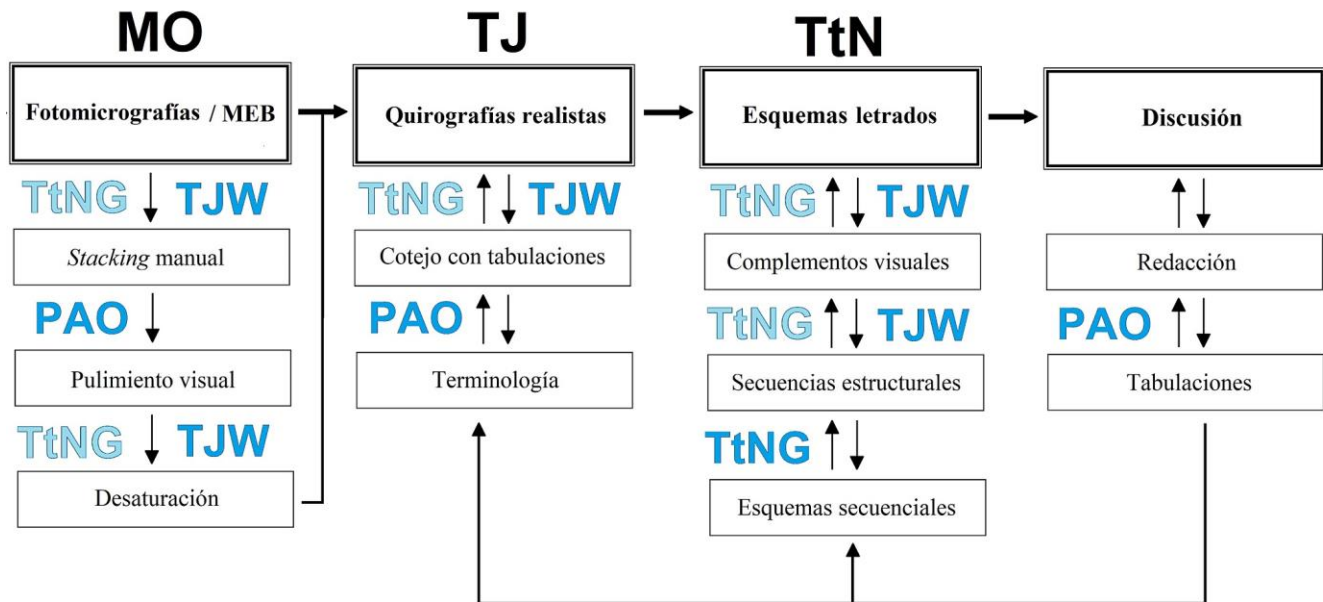


Fig. II.14. Diagrama de flujo desglosado de producción y uso de imágenes exocoriónicas en la propuesta de Llorente-Bousquets y cols., acompañado de las virtudes epistémicas del modelo extendido D&G+ que se ejemplifican en el proceso, con dominancia global de TtNG implicada por TJW (TJW → TtNG).

En resumen:

*La distribución coherente y colaborativa del modelo D&G+ de virtudes epistémicas según fines diversos, así como la dominancia global de TtNG (vía TJW), revelan científicidad en la producción y uso de imágenes exocoriónicas por parte de Llorente-Bousquets y cols. Como aportación central, sus esquemas letrados representan tipos, secuencias morfológicas y posibles tendencias morfogenéticas de caracteres exocoriónicos, útiles en la compleción explicativa de eventuales hipótesis filogenéticas.*

Al prescindir de las relaciones lógicas entre virtudes durante su mapeo inicial en el diagrama de flujo, la discusión sobre los puntos (v-vii) y (x-xii) puede interpretarse de dos modos: la investigación de Llorente-Bousquets y cols. ‘corrobor’ las relaciones lógicas de D&G+, o bien, D&G+ explica la científicidad de sus imágenes. La primera opción no tiene sentido, pues la lógica interna de D&G+ no requiere corroboración empírica alguna; e.g. dada la semántica formal de la implicación estricta y que TJW→TtNG, toda imagen científica por TJW necesariamente lo es por TtNG. El modelo es consistente y entonces aplicable; lo que puede fallar es la correspondencia entre las definiciones propuestas de sus

virtudes y su operatividad en la práctica científica; en cuyo caso no sería *de facto* un buen modelo de científicidad. Por otra parte, supóngase que la aplicación del modelo D&G+ a una práctica científica exitosa, revelara aplicaciones incoherentes de virtudes epistémicas en ella; esa práctica no ‘falsaría’ el modelo D&G+, ni necesariamente el modelo cuestionaría el éxito de esa práctica, pero sí su científicidad.

Tal vez la lección más importante de D&G y D&G+, sea que la pregunta epistemológica sobre la científicidad de una representación no depende de su relación con el objeto pre-teórico y pre-representacional (lo que sería propiamente una discusión ontológica sobre realismo), sino sobre su manera de representar objetos teóricos para alcanzar fines epistémicos diversos. Daston & Galison (2007) enfatizan que su lista de virtudes epistémicas no constituye un modelo reemplacionista, sino acumulativo. D&G no cuenta una historia de superación progresiva de virtudes epistémicas, ni de representaciones inconmensurables; sino una historia de proliferación de tecnologías y estilos de representación pictórica en la práctica científica.

Virtudes distintas suelen tener mayor o menor dominancia que otras, según el contexto histórico-social o las fases dentro la investigación en que se sitúen. En estudios exocoriónicos, cuando el fin epistémico es registrar en imágenes y escrutar los rasgos de ejemplares individuales, una imagen del MEB facilita la tarea y un esquema la torna imposible. Pero si el fin es estudiar la morfología y morfogenia subyacentes a caracteres exocoriónicos, la eficacia y eficiencia de estilos se invierte. Esto explica por qué una imagen ‘más objetiva’ no siempre es la mejor opción, al punto de llegar a entorpecer el avance de una investigación. En ocasiones, el uso de un estilo en particular será la clave para su progreso, como ocurrió durante el descubrimiento de la microrretícula (Hernández-Mejía *et al.* 2014, Flores- Gallardo *et al.* 2021).

A la manera de Lynch y Woolgar (1990), se recomienda considerar los procesos de representación exocoriónica aquí descritos, no como ejemplo de una lucha entre representaciones rivales, que compiten por representar mejor un mismo objeto, sino como una labor colaborativa conforme a un principio de repartición del trabajo físico y conceptual. Esta colaboración ocurre, tanto entre investigadores y artistas de formaciones diversas, como entre representaciones de estilos variados, durante la realización de fines epistémicos distintos, tras el fin común global de producir conocimiento científico.

A continuación se retoma una discusión de la sección histórica (I.1.1.2) del presente estudio, cuyas conclusiones aportarán un refinamiento final del modelo D&G+, en términos de colaboración representacional y epistémica.

### II.3.4. Modo Objetivo-Natural (MON) y Metaprincipio colaborativo de división del trabajo representacional y epistémico en Imágenes Científicas (MpIC)

En la sección I.1.1 del presente estudio, se ofreció un esbozo histórico de la representación exocoriónica prelinneana, a través de autores y obras selectas. En esta sección se retoman los puntos más destacados de dicha revisión histórica, para ser discutidos a través del modelo D&G+ de virtudes epistémicas, así como en comparación con el proceso elucidado de construcción de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols. El objetivo principal de esta analogía es mostrar la existencia de relaciones lógicas adicionales entre virtudes epistémicas, desde una perspectiva histórica y procesual, así como proponer un metaprincipio general de científicidad en la representación de imágenes científicas.

Los aspectos más relevantes del estudio histórico incluido comprenden:

- 1) Importancia de las imágenes y sus estilos asociados, basados en la ‘lógica de ejemplares’, en la construcción del concepto científico de ‘naturaleza’ y en 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: 2i) enmendar material deficiente; 2ii) conjuntar vistas, estadios y demás enfoques distintos de algún objeto o clase de objetos, en una sola representación sinóptica; 2iii) 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 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).* De manera global, el presente estudio ha evidenciado el rol activo, no solo subsidiario o ‘ilustrativo’, que cumple la producción de imágenes exocoriónicas en las investigaciones científicas en que se incuyen. 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 / TJW; iii) su transformación progresiva en conceptos teóricos regulativos, para obtener imágenes TtN / TtNE / TtNG, o bien PAO (dado que AO y con ella SO, parecen irrealizables en la práctica). En particular, cuando la naturalidad perseguida se basa en alguna versión de esencialismo (debilitado o no), como lo hace la tipicidad homológica necesaria para el levantamiento de un sistema de caracteres morfológicos, entonces las virtudes decisivas del proceso en conjunto son TtN / TtNE / TtNG. 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 estudio ha evidenciado el cumplimiento de las funciones 2i–2iii en el caso de las imágenes exocoriónicas, tanto a través de la historia como a lo largo de sus procesos de elaboración. Las imágenes exocoriónicas no son un émulo o sustituto *ersatz* de ejemplares concretos, sino herramientas epistémicas que posibilita y enriquecen su estudio sistemático y científico. En particular, los esquemas letrados secuenciales, científicos en sentido TtNG, cumplen la función 2iii a través de su interpretación dentro del marco teórico, abductivo y explicativo de la sistemática filogenética hennigiana. Como se dijo, a día de hoy, tales esquemas constituyen la principal aportación *sui generis* de Llorente-Bousquets y cols. en la representación picórica 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 holomorfología de especies, *i.e.* en sistemas de caracteres propios de todos sus semaforontes, bien separados por al metamorfosis.

El tema de la ‘metamorfosis’ *sensu lato* no es principalmente fisiológico, sino morfológico *sensu* Goethe (1987): un enfoque holista y procesual que estudia, no clases de formas estáticas, sino sus relaciones y reglas de transformación mutua, *i.e.* es morfogenia *sensu lato*; por ello, las imágenes que representan procesos morfogenéticos son científicas por TtNG. Incluso en un mismo semaforonte (*e.g.* 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. Así, los diagramas secuenciales de estados de caracteres exocoriónicos no ilustran un proceso ontogenético, sino solo morfogenético y entonces científico por TtNG. Esta concepción morfogenética

del exocorion puede entenderse como lo que Gould & Lewontin (1979), basados en ideas de D'Arcy Thompson (1959) 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 & Lewontin (1979: 14, 15)<sup>188</sup> 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 solo otogenética, sino filogenética. Desde un marco teórico hennigiano, las secuencias de estados de caracteres exocorionicos, reconceptualizadas como fases de un proceso morfogenético extendido a lo largo de la evolución, posibilitan su eventual polarización, el hallazgo de estados apomórficos de caracteres y de posibles sinapomorfías 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 (TDM), *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*, Hook 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 MO prefotográfica. Sin embargo, el estudio histórico de Neri (2011)<sup>189</sup> pone en evidencia que dichas imágenes son producto de procesos

---

<sup>188</sup> Dice Gould (1979: 14, 15):

the [*Bupläne*] argument has a weaker — and paradoxically powerful — form that has not been appreciated [...] the basic body plans of organisms are so integrated and so replete with constraints upon adaptation (categories 2 and 5 of our typology) that conventional styles of selective arguments can explain little of interest about them. It does not deny that change, when it occurs, may be mediated by natural selection, but it holds that constraints restrict possible paths and modes of change so strongly that the constraints themselves become much the most interesting aspect of evolution. [...] architectural restrictions that never were adaptations but rather were the necessary consequences of materials and designs selected to build basic *Baupläne*.

<sup>189</sup> Dice Neri (2011: 105, 106, 112):

I will reveal how Hooke labored to [...] create a sense of trust among readers that his images were accurate reflections of those observations [...] to produce the impression that *Micrographia* offered readers straightforward, transparent descriptions of natural phenomena. [...] In his preface to *Micrographia*, Robert Hooke wrote that all that was required for studying nature was “a sincere hand, and a faithful eye, to examine and to record the things themselves as they appear.” In this well-known passage, Hooke implies that with his words and pictures he acted as the microscope’s amanuensis by simply recording whatever appeared through the lens of the instrument. Rather than taking Hooke at his word, however, let us instead consider the techniques he used to craft his images, specimens, and observations to create “natural” appearances. In so doing, we will see that between the moment of

complejos, en los que múltiples ejemplares fueron seleccionados, posicionados, intervenidos, recombinados y enmendados, de maneras orientadas hacia la construcción de representaciones quirográficas provistas de tipicidad, relevancia teórica e incluso 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 misma imagen no puede cumplir ambas a la vez (aunque puede incumplir ambas, *i.e.* no son subcontrarias ni contradictorias, solo 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 sin desmedro 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 coherente 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 MO  $\neg (MO \rightarrow TtN)$ . Sin embargo, una vez distribuido el trabajo epistémico según el Modo Objetivo-Natural (MON), la fiabilidad epistémica de las imágenes TtN queda condicionada a la de las imágenes MO. En el caso del trabajo de

---

looking through the lens and the act of creating the image more was involved than a seamless transfer of information from the eye to the hand of the observer, as Hooke would have us believe. [...] From a chaotic and confusing array of disparate observations, Hooke constructed for his readers a quiet, ordered, and comprehensible world of hidden wonders. [...] Hooke's illustrations for *Micrographia* are intricately constructed compositions that were the products of several years of work and many reworkings of the material; indeed, they are not simply direct transcriptions of observations but rather complex translations of those observations.

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 el presente estudio incluyen: i) presencia de suciedad excesiva; ii) roturas u otros accidentes durante su preparación; iii) iluminación deficiente al tomar fotos; iv) aberraciones en imágenes digitales, producto de limitaciones del software utilizado; v) interpretaciones desafortunadas de buenas imágenes MO. En resumen, desde el enfoque secuencial y colaborativo de MON, sí se cumple que TtN  $\rightarrow$  MO, *i.e.* 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 defendió en términos de algo similar a una MO prefotográfica, para promover la fiabilidad 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, en la construcción colectiva de imágenes y conocimiento entomológico, *i.e.* para la representación y estudio científico de insectos. Sin embargo, dada la cobertura conceptual general de D&G+ y de MON, este resultado puede extenderse a otros casos de imágenes científicas, no solo exocoriónicas o entomológicas. La clave está en la principal metavirtud del modelo y modo propuestos: una división lógicamente coherente y procesualmente colaborativa del trabajo, tanto físico como conceptual, representacional y epistémico, entre los agentes involucrados. Llámese a esto el...

**Metaprincipio colaborativo de división del trabajo  
representacional y epistémico en Imágenes Científicas (MpIC)**

**MpIC** = *Una imagen es científica en la medida en que:*

- i) Se produce con técnicas estandarizadas conforme a estilos.*
- ii) Sus trabajos representacionales y epistémicos se dividen de manera coherente y colaborativa según D&G+ y MON.*

En conclusión, se propone a MpIC como criterio axiológico general en el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas, desde un enfoque procesual y orientado a fines epistémicos. Este resultado general debe entenderse como producto del presente estudio caso, cuyo valor en filosofía general de la ciencia requiere ser contrastado.

§

## II.4. Conclusiones de la sección II

En esta segunda sección, se presentaron y discutieron marcos teóricos pertinentes, se definieron las unidades de análisis e introdujeron términos técnicos especializados, se elucidaron los conceptos necesarios y se describieron, revisaron y extendieron modelos epistemológicos para analizar y evaluar las imágenes exocoriónicas como herramientas epistémicas, *i.e.* generadoras y transmisoras de conocimiento científico.

Las imágenes exocoriónicas se analizaron según: i) sus aportaciones principales en sistemática filogenética de Papilionoidea; ii) su función básica de representar un sistema de caracteres morfológicos; iii) los estilos de representación con que se producen; iv) la distinción entre sus funciones (estrecha y amplia) y dimensiones (epistémica y ergonómica) en tanto representaciones; v) las virtudes epistémicas actualizadas en cada estilo representacional. Como resultado global, se respondió la pregunta que motivó el estudio de caso mediante la propuesta de dos modelos epistemológicos, un modo representacional y un principio regulador, para el estudio y evaluación de parsimonia en la producción de hipótesis científicas, y para el estudio y evaluación de imágenes científicas en general,

En la sección II.1 se presentó un marco teórico detallado, histórica y filosóficamente informado, de fundamentos en sistemática filogenética *sensu* Hennig (1965,1966); en el cual se expusieron y problematizaron sus principales aspectos ontológicos, epistemológicos, lógicos y metodológicos. Como resultados destacados, se mostró que:

- i) La filogenética se concibió como la ciencia de la clasificación natural de especies en grupos monofiléticos, a través de la detección de sinapomorfías.
- ii) El semaforonte —en desuso casi total en literatura filogenética contemporánea— constituye la unidad de estudio empírico y concepto ‘puente’ fundamental de la sistemática filogenética, al estabilizar los caracteres bajo estudio y conectar las inferencias de la parte hacia el todo; lo cual posibilita que estudiar caracteres permita inferir relaciones entre organismos, especies y grupos monofiléticos, concebidos como individuos históricos de complejidad creciente.
- iii) Las hipótesis filogenéticas constituyen abducciones explicativas y parsimoniosas de patrones observables entre caracteres homólogos, ya sea por homogenia u homoplasia, mediante su subsunción maximal a la Teoría de Descendencia con Modificación (TDM) y en observación estricta del Requisito de Evidencia Total (RET) *sensu* Fitzhugh (2006).

- iv) La mejor justificación independiente del Principio de parsimonia (PAR), en tanto la más demandante, se basa en el descubrimiento de triples paralelismos entre aspectos graduales de forma, espacio y tiempo; los cuales difícilmente pueden ser explicados sin apelar a una causa común, por consiliencia de inducciones *sensu* Whewell (1840).

Con base en estos puntos y como primer resultado general del estudio, se propuso al Modelo extendido de parsimonia (PAR+) y a su Principio Triple de Consiliencia con Intergrados (3PCI) como demarcadores de científicidad, en la abducción parsimoniosa de hipótesis explicativas. A través de este modelo, se analizaron y evaluaron las aportaciones de los estudios exocoriónicos de Llorente-Bousquets y cols. (Hernández-Mejía *et al.* 2015) en la discusión de la hipótesis de Klots (1931–1932). Luego se discutieron sus problemas y aportaciones dentro del ‘proceso completo de Análisis Filogenético Exocoriónico’ (AFEx). Se concluyó que su contribución inédita a la compleción explicativa de eventuales hipótesis filogenéticas, consiste en ‘visualizar’ —*i.e.* hacer visibles— secuencias morfológicas y posibles tendencias morfogenéticas de caracteres exocoriónicos.

En la sección II.2 se ofreció un marco teórico para analizar las imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., concebidas como representaciones pictóricas de un sistema de caracteres morfológicos. De manera progresiva y ordenada, se expusieron, analizaron, discutieron y elucidaron términos y conceptos clave para dicha concepción: ‘representación (pictórica)’, ‘sistema’, ‘carácter (*vs.* rasgo)’, ‘quiografía (*vs.* imagen algorítmica)’, ‘esquema’, ‘morfología’ y ‘estructura’. Como resultados principales:

- i) Se propuso llamar ‘esquema letrado’ (basado en *lettered diagram sensu* Giardino 2017) a quiografías esquemático-estructurales, acompañadas de términos y señalizaciones, que representan tipos morfológicos y rangos de variación típica.
- ii) Se los interpretó como *characteristica universalis* (Leibniz 1679) o conceptografía (Frege 1879), en tanto representaciones directas de estructuras o conceptos morfológicos en una lengua ideográfica (Casanueva 2009) de representaciones visuales o icónicas (Macbeth 2012).
- iii) Se enfatizó su poder inductivo, al permitir hacer una generalización a partir de un solo ejemplo y realizar nuevas inferencias a través de reglas de transformación entre esquemas; *e.g.* reglas de transformación estructural entre proyecciones periapicales en Pieridae (Nieves-Urbe *et al.* 2021b: 308), a través de su análisis y esquematización en tres componentes geométrico-espaciales.
- iv) Desde un enfoque kantiano (Martínez 2009), se argumentó la cualidad *a priori* del conocimiento que aportan, al basarse en relaciones espaciales que intuimos de manera directa.



- v) Se replantearon sus ventajas ergonómicas (*sensu* Barceló 206) frente las imágenes algorítmicas (*sensu* Pauwels 2008), al representar conceptos de estructuras morfológicas (*sensu* Goethe 1790 según Breidbach y Vercellone 2015a,b) de manera eficaz y más eficiente (*sensu* Winchester 2021).

En general, se evidenció la cualidad no solo ni principalmente ilustrativa —*i.e.* subsidiaria y supeditada a un contenido verbal— de las imágenes exocoriónicas, al funcionar como herramientas epistémicas, inferenciales y de exploración conceptual a lo largo de sus procesos de generación y uso, *i.e.* como ‘agentes’ activos en la producción de conocimiento científico (Bredekamp *et al.* 2015).

En la sección II.3 se presentó el marco teórico para una evaluación axiológico-epistemológica de las imágenes bajo estudio, a través de un modelo de ‘virtudes epistémicas’ como demarcadores de científicidad. Se ofreció una exposición detallada y crítica del modelo, cuyo resultado fue la propuesta de una versión extendida del mismo. Resultados destacados incluyen:

- i) Exposición, análisis y elucidaciones en las definiciones del Modelo de virtudes epistémicas (D&G) de Daston & Galison (2007), conformado por: ‘Fidelidad con la Naturaleza’ (TtN), ‘Objetividad Mecánica’ (MO), ‘Objetividad Estructural’ (SO) y ‘Juicio Entrenado’ (TJ).
- ii) Refinamiento de TtN, *i.e.* esencialismo epistemológico quirográfico, a través de su división en: ‘Fidelidad con la naturaleza Esencial’ (TtNE), *i.e.* esencialismo epistemológico *simpliciter*; ii) ‘Fidelidad con la Naturaleza Goetheana’ (TtNG), *i.e.* TtN gradualista o dinámica. Con TtNE se hizo explícito el esencialismo conjuntivo fuerte de TtN, sobre condiciones necesarias y suficientes para pertenecer a una clase ‘natural’, en tanto sujeta a leyes. TtNG se propuso con base en los principios morfogenéticos, dinámicos o procesuales, que se representan en algunas imágenes TtN, *e.g.* esquemas letrados de secuencias de caracteres exocoriónicos, interpretadas como tendencias transformacionales.
- iii) Discusión y elucidación de OM, *i.e.* minimizar subjetividad, mediante su distinción de: i) ‘Objetividad Apriorista’ (AO), *i.e.* maximizar intersubjetividad; ii) Objetividad Apriorista Pluralista (PAO), *i.e.* AO *ceteris paribus*. A través de un análisis cuidadoso de la *Crítica* de Kant (1781, 1787; ver Kant 2009), se elucidaron dos tipos lógicamente independientes de ‘objetividad’, según el ‘objeto’ representado: MO para fenómenos singulares intervenidos de manera mínima; AO para leyes fenoménicas de cobertura máxima. Se propuso PAO como versión pluralista de AO, al reemplazar su apriorismo máximo, dado por el sujeto trascendental, por un apriorismo maximal local, dado por un esquema conceptual adoptado en una comunidad epistémica (Putnam

1994, Lynch 2001). Se elucidó que la ‘objetividad’ de una imagen científica puede obtenerse y discutirse por al menos dos vías: MO, mediante el uso de dispositivos y procesos algorítmicos en su producción, como supresores de subjetividad; AO / PAO, mediante la estandarización de sus técnicas de producción, estudio e interpretación, como intersubjetividad maximal en una comunidad epistémica.

- iv) Elucidación de SO —alias “Objetividad sin imágenes”— como exacerbación de apriorismo trascendental, *i.e.* AO *universalis*: intersubjetividad universal, entre todo sujeto cognitivo posible, al no representar entidad concreta alguna sino solo ‘estructuras’ —*i.e.* conjuntos de relaciones (Shapiro 2000)— en abstracto. Se juzgó improbable de satisfacer en la práctica: el límite de intersubjetividad *de facto* es PAO. Sin embargo, se revaloró como virtud semi-operativa en diagramas que representan procesos, *e.g.* el cladograma hennigiano —*Strukturbild sensu* Carnap (1922; Rieppel 2016)— como representación de procesos históricos de transformación de caracteres, especiación y diversificación. Se puntualizó que los esquemas de estructuras morfológicas no son científicos por SO, sino por TtN (o TtNG).
- v) Debilitamiento de TJ, *i.e.* detectar FäW en imágenes MO, como TJW, detectar FäW *simpliciter* (FäW: *Familienähnlichkeit*, *i.e.* parecido de familia wittgensteiniano). Se analizó a TJW como esencialismo disyuntivo débil, de condiciones solo suficientes (no necesarias) para pertenecer a una clase *cluster*. Con ello, se mostó que TtNE es un caso particular (esencialismo conjuntivo fuerte) de TJW y se argumentó la adecuación mayor del segundo con la práctica taxonómica *de facto*, incluida la sistemática filogenética, al levantar caracteres, caracterizar tipos y delimitar especies o grupos por similitud, sin llegar a formar clases de equivalencia. Mediante un argumento por *Reductio* aplicado a una exégesis sofisticada (Plaud 2010), se mostró que el método genético de Goethe subsume a los FäW, *i.e.* TJW es un caso particular de TtNG. Así, la científicidad *sensu* Goethe subsume a la sistemática en conjunto.

Los modelos original (D&G) y extendido (D&G+) se aplicaron al proceso completo de generación y uso de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., mediante una sucesión de diagramas de flujo de precisión creciente. Se mostró que hay solapamiento de virtudes en fases y estilos distintos, pero distribuidos de manera coherente en la conformación de un FäW; con lo cual, se dio una respuesta rigurosa y detallada a la pregunta base del estudio. Se hizo explícita la científicidad de dichas imágenes en la medida en que cumplen virtudes epistémicas, correspondientes con estilos distintos y fines epistémicos diversos, de manera coherente y colaborativa. *Grosso modo*, fotomicrografía y MEB poseen objetividad

(MO, AO); las quirografías descriptivo-realistas poseen Fidelidad con la Naturaleza y Juicio Entrenado (TJ, TJW); los esquemas letrados también poseen ambos, con mayor dominancia de Fidelidad con la naturaleza (TtN, TtNG); el proceso general posee dominancia de TJW y por implicación de TtNG, como se esperaría de un investigación en morfología.

Al retomar una discusión de la sección histórica del estudio, se justificó que Hooke (1665) presentara sus imágenes tipo TtN en términos de OM (prefotográfica), en tanto defensa del microscopio como herramienta epistémica emergente. A través de una analogía entre los procesos de Hooke y de Llorente-Bousquets y cols., se elucidó el Modo Objetivo-Natural (MON) de representación, *i.e.* producción de imágenes TtN a partir de imágenes MO, en el que la fiabilidad epistémica de las quirografías se supedita a la de las imágenes algorítmicas en que se base. Finalmente, como resultado general y generalizable del estudio, se propuso un metaprincipio como criterio axiológico en el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas: el ***Metaprincipio colaborativo de división del trabajo representacional y epistémico en Imágenes Científicas*** (MpIC); según el cual, una imagen es científica en la medida en que: i) se produce con técnicas estandarizadas conforme a estilos; ii) sus trabajos representacionales y epistémicos se dividen de manera coherente y colaborativa según D&G+ y MON.

## Conclusiones generales

«Una cosa es saber cómo funciona el mundo, otra es verlo [en funcionamiento].»  
—Derek A. Muller

El presente ensayo filosófico constituyó un estudio de caso sobre una línea de investigación científica en curso. La pregunta principal, *¿qué da científicidad a las imágenes exocoriónicas de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) producidas por Llorente-Bousquets y colaboradores?*, se respondió mediante un proceso inferencial doble, analítico y sintético, de filosofía general de la ciencia al caso particular bajo estudio y de regreso. Se ofrecieron estudios históricos y marcos teóricos pertinentes, para entender y evaluar dichas imágenes como herramientas epistémicas; cuyo fin epistémico global es el levantamiento y representación de un sistema de caracteres morfológicos, útiles en la abducción de hipótesis filogenéticas. Se expusieron en detalle sus técnicas de producción y uso, resumidas en dos diagramas de flujo. Se retomaron modelos previos de científicidad, tanto para hipótesis filogenéticas como para imágenes en general; los cuales, mediante su aplicación al caso, fueron revisados de manera crítica, refinados y extendidos. Como resultados generales y generalizables del estudio, se propusieron dos modelos epistemológicos, un modo representacional y un metaprincipio regulador, para el estudio y evaluación de parsimonia explicativa y de imágenes científicas en general: *Modelo extendido de parsimonia (PAR+)*, *Modelo extendido de Virtudes Epistémicas (D&G+)*, *Modo Objetivo-Natural (MON)* y *Metaprincipio colaborativo de división del trabajo representacional y epistémico en Imágenes Científicas (MpIC)*.

Al nivel más general, el estudio se desarrolló con base en tres suposiciones principales:

- 1) La conceptualización y utilidad de un conjunto de rasgos como sistema de caracteres, puede estudiarse y evaluarse según su adecuación a conceptos y principios de morfología *sensu* Goethe (1790), morfogenia *sensu* (Haeckel) —*i.e.* ontogenia o filogenia— y sistemática filogenética

*sensu* Hennig (1965, 1966); cuya intersección es un concepto ‘puente’ de morfogenia *sensu lato*, *i.e.* leyes de transformación entre formas orgánicas.

- 2) La cientificidad de imágenes, producidas con técnicas estandarizadas a través de estilos *sensu* Bredekamp *et al.* (2015), puede estudiarse y evaluarse según su grado de cumplimiento de virtudes epistémicas *sensu* Daston & Galison (2007).
- 3) La cientificidad de las imágenes exocoriónicas bajo estudio puede estudiarse y discutirse en dos niveles: particular, como representaciones de un sistema de caracteres, y general, como imágenes científicas.

Las conclusiones generales (CG) del estudio son:

**CG1** El estilo *sui generis* de representación de Llorente-Bousquets y cols., cuyo producto final son esquemas letrados, permite visualizar secuencias y posibles tendencias morfogenéticas entre caracteres exocoriónicos, cuya polarización posibilita su eventual interpretación como sinapomorfías y evidencia de monofilia, en la abducción de relaciones filogenéticas entre especies.

**CG2** La división coherente y colaborativa del trabajo representacional y epistémico según D&G+ y MON, en la producción estandarizada de imágenes exocoriónicas de estilos distintos (*i.e.* el cumplimiento de MpIC), revelan cientificidad en la producción y uso de imágenes exocoriónicas por parte de Llorente-Bousquets y cols.

Aspectos generales destacados del estudio incluyen:

- i) Revaloración de técnicas artesanales en la producción de hipótesis filogenéticas y de imágenes científicas, en oposición a la tendencia actual de producirlas por técnicas algorítmicas.
- ii) Revaloración de concepciones históricas y alternativas de cientificidad, a través de su elucidación lógica y conceptual (*e.g.* lógica de ejemplares; método genético goetheano; apriorismo kantiano; triples paralelismos; consiliencia whewelliana).
- iii) Énfasis en la necesidad de observación cuidadosa y representación adecuada de patrones, para la visualización de procesos causales explicativos; pues no basta con entender las teorías científicas: hay que poder verlas en funcionamiento.

- iv) Concepción procesual de las imágenes técnicas para su estudio y evaluación epistemológica, *vs.* su concepción tradicional como ‘ilustración’ científica; pues una imagen no es científica solo ni principalmente por acompañar un texto científico al que ‘ilustra’, sino en la medida en que sus procesos de generación, interpretación y aplicaciones son parte integral en la obtención de ese conocimiento científico.
- v) Concepción general neokantiana de científicidad, o **Ciencia neo-Kantiana *sensu lato*** (Cn-K) operativa a lo largo del estudio y en los modelos epistemológicos propuestos, a través de causas materiales, formales, eficientes o finales, en la conformación de leyes causales, categóricas o probabilísticas, con cláusulas relativistas *ceteris paribus*:

**Cn-K** = *Subsunción de clases de fenómenos a leyes causales con cláusulas ceteris paribus.*

Una distinción y disyuntiva arraigada en filosofía de la ciencia, es sobre si su labor debe ser solamente descriptiva o también prescriptiva, *i.e.* si solo debe describir cómo es la ciencia, o debe además poder prescribir cómo debería ser y recibir atención por parte de los científicos. Por un lado, una filosofía de la ciencia solo descriptiva parece, en el mejor de los casos, una ‘ilustración’ prescindible de la misma. Por otro lado, una filosofía de la ciencia con garantías prescriptivas parece poner en riesgo la autonomía de la ciencia, si ésta puede quedar a merced de las prescripciones de tal o cual doctrina filosófica. La solución más simple a la vista parece ser una suerte de ‘justo medio’ o síntesis dialéctica: que sean los científicos quienes, con conocimiento en filosofía de la ciencia, revisen y —de ser necesario— cambien sus teorías y prácticas. El presente estudio constituyó un esfuerzo de evaluación crítica y autocrítica de la práctica científica de que el autor forma parte. El autor y sus prácticas, científicas y filosóficas, cambiaron como producto de su realización.

## Glosario

- abducción.** *sensu* ‘inferencia a la mejor explicación’: Tipo de inferencia lógica; según el modelo silogístico: i) va de lo particular a lo particular, a través de lo general; ii) representa una correlación entre conjuntos, por inclusión en otro más grande:  $A \subseteq B$  y  $C \subseteq B$ ; iii) no es un argumento válido (*i.e.* es inductiva *sensu lato*). Se busca una explicación de por qué C es B, a saber, porque posiblemente C es A y todo A es B. (154–158)
- aguafuerte.** (*copperplate*) Técnica de grabado sobre papel mediante placas de cobre excavadas y tratadas con una mezcla de agua y ácido nítrico (el ‘aguafuerte’ propiamente dicho). (21)
- análogos.** 1) (biól.) Órganos con la misma función compartidos por al menos dos organismos. 2) (lóg) términos u oraciones entre los que se establece una analogía. (138, 225, 232)
- analogía.** 1) (biol.) Explicación de la existencia de órganos análogos. 2) (lóg) Tipo de argumento inductivo *sensu lato*, en el que las premisas enuncian correlaciones (*horizontales*) entre términos u oraciones de distintos contextos, para heredar relaciones inferenciales (*verticales*) de un contexto al otro. (232)
- apomorfía.** Carácter o estado de carácter relativamente novedoso, con respecto a un criterio de polarización. Novedad evolutiva. Homólogo incipiente. (147, 152)
- argumento** (formal). Lista de oraciones  $\{P_1 \dots P_n\}$  tales que  $P_j$  se sigue, se infiere o es consecuencia de  $P_i$ , con  $i < j$ , mediante alguna regla de inferencia. En particular, la *conclusión*  $P_n$  es consecuencia de todas las  $P_i$  anteriores, o *premisas*. (155, 232)
- autapomorfía.** Apomorfía exclusiva —no necesariamente exhaustiva— de una sola especie. La sistemática evolutiva considera, tanto sinapomorfías, como número de autapomorfías. (13, 147, 152, 159, 161, 165)
- Begriffsschrift** (Conceptografía). Concepto y teoría de Frege basados en la *Characteristica universalis* de Leibniz; sistema para representar conceptos y sus relaciones lógicas de manera directa o pre-verbal, *i.e.* sin mediación de lenguaje fonético alguno. (234–237, 263)
- caracteres** (sistema de). 1) Conjunto de rasgos presentes en organismos, que permite su reunión en grupos (*grouping*) y clasificación en especies y otros taxones (*ranking*). Deben ser suficientemente invariantes dentro de la especie o grupo que se espera demarcar con ellos, y claramente distintos de los encontrados en otros tales grupos. 2) (*Characteristica geometrica*) Representaciones de objetos y de sus relaciones recíprocas, cuyo uso resulta más sencillo que trabajar con los objetos mismos. (13, 217, 218)
- Characteristica universalis.** Concepto y teoría de Leibniz basados en su *Characteristica geometrica*; lenguaje y sistema para la representación directa de conceptos e ideas traducibles a cualquier idioma (*lingua franca*), así como de relaciones lógicas entre las mismas (*calculus ratiocinator*), mediante reglas de transformación entre sus caracteres. (234–238, 263)
- cladograma.** ‘Árbol’ o grafo acíclico enraizado, cuyos nodos y ramas representan eventos de especiación y especies, respectivamente; representación diagramática de alguna filogenia *sensu* Hennig, *i.e.* explicación maximalmente homogénea abducida de una matriz de datos de caracteres homólogos,

mediante una aplicación parsimoniosa la *Teoría de Descendencia con Modificación* (TDM). (131,148, 162–167, 178)

**cromolitografía.** Litografía en color; uso alternado de varias piedras litográficas, una por cada tinta de color relevante, que en conjunto aportan los patrones cromáticos deseados a un mismo diseño. (42)

**deducción.** Tipo de inferencia lógica; según el modelo silogístico: i) va de lo general a lo particular; ii) representa una inclusión anidada de conjuntos:  $C \subseteq A \subseteq B$ ; es un argumento *válido*, *i.e.* suponer que las premisas son todas verdaderas, garantiza la verdad de la conclusión; si todas las premisas, de hecho, son verdaderas, se dice que además es *sólido*. (155–158)

**diagrama.** Esquema de tipo bidimensional. Representación geométrico-espacial de formas y sus relaciones, *i.e.* de estructuras de algún tipo. (228)

**diagrama letrado.** (*lettered diagram*) Combinación de elementos pictóricos y textuales que permite hacer una generalización a partir de un ejemplo ofrecido; invención original de la cultura griega, manifiesta en las construcciones geométricas euclidianas, según Netz y Giardino. (230, 231)

**eficaz.** Herramienta o proceso que cumple su propósito; es una propiedad categórica: se es eficaz o no. (103, 232)

**eficiente.** 1) Herramienta o proceso que cumple su propósito con economía de recursos (*e.g.* materiales, dinero, tiempo, esfuerzo); es una propiedad gradual: se es más o menos eficiente. Eficiencia (suficiente) implica eficacia (necesaria), pero no al revés; por contraposición, ineficacia implica ineficiencia. 2) Tipo de causa según la etiología aristotélica, suficiente —de manera lógica, *i.e.* no contingente sino normativa— para que el efecto se dé, *e.g.* la causa eficiente de un cáliz de oro es el arte de la orfebrería (manifiesto en el orfebre). (103, 207)

**entomología.** *sensu lato*, estudio científico de insectos (Hexapoda) y otros artrópodos terrestres (Arachnida, Myriapoda); *sensu stricto*, estudio científico de insectos. (15)

**especie.** 1) (biól.) Unidad básica de clasificación en sistemática, de evolución de los seres vivos y de relación filogenética. Posee significados históricos diversos; su definición y criterios de demarcación permanecen como controversia científica y filosófica (*The species problem*), pero el cuasi-consenso actual apunta hacia un concepto unificado de especie como “segmento de linaje metapoblacional de evolución independiente a otros tales linajes”. 2) filogenética: comunidad reproductiva natural; hiperbiológica: exacerbación del ‘concepto biológico’ de especie de Mayr, *i.e.* panmixia intraespecífica y aislamiento reproductivo total interespecífico; maximalidad tocogenética. (141, 267, 268)

**esquema.** 1) Representación eficaz y más eficiente, exacta y precisa de formas o estructuras. Plantilla, marco o patrón lingüístico o pictórico, acompañado por una regla que permite la formación de múltiples instancias de una misma forma o estructura. 2) *Schema sensu* Kant: representación (*Vorstellung*) de un procedimiento universal de la imaginación (*Einbildungskraft*) para suministrar su imagen (*Build*) a un concepto. 3) conceptual *sensu* Putnam: ontología local; manera de definir y categorizar los objetos básicos del mundo. (228, 229)

**esquema letrado.** 1) Esquema con letras y otras marcas, generalización del ‘diagrama letrado’ *sensu* Netz y Giardino; representación ‘puente’ entre contenidos pictóricos y verbales. 2) Quirografía que representa caracteres y visualiza relaciones morfológicas o morfognéticas de manera idealizada y



geométrica, acompañados de texto y señalizaciones (*e.g.* flechas, escalas, terminología, medidas). (83, 229–234, 295)

**estilo** (representacional). Unidad de análisis propuesta por el colectivo de investigación sobre la imagen técnica (*Das Technische Bild*) de Bredekamp *et. al.*; conjunto de rasgos similares entre al menos dos formas, producidas por al menos dos diseñadores. Basado en los los ‘estilos’ colectivos y de pensamiento de Fleck. Permite estudiar imágenes técnicas según su concreción física y desde un enfoque procesual que considera sus tecnologías de producción y fines de uso. (218, 219)

**estructura.** 1) *sensu* estructuralismo matemático de Shapiro: objeto de estudio de las matemáticas; conjunto de relaciones esenciales (*i.e.* suficientes y necesarias) en abstracto que definen un sistema de objetos. Conjunto de relaciones entre los miembros de una clase o las partes de un individuo, respectivamente. 2) (mat.) topológica: conjunto de propiedades invariantes bajo transformaciones continuas de una forma dada; 3) (biol.) relaciones de conectividad y de orden (*e.g.* levógiro o dextrógiro) que guardan entre sí las partes de un organismo; permite identificar organismos entre sí, toda vez que posean la misma estructura topológica, ‘arquetipo’ o ‘plan corporal’ (*Bauplan*). (143, 225–227)

**exactitud.** *accuracy, exactness sensu* Winchester: grado de proximidad de algo con su valor deseado o verdadero. Es independiente de su precisión. (239)

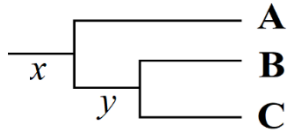
**exocorion.** Capa más externa del ‘corion’ o cascarón de los huevos de mariposas y otros insectos. Provee protección durante el desarrollo de la larva y permite el intercambio de gases. Se diferencia del endocorion al incluir carbohidratos en su matriz extracelular proteínica. Sus arreglos de proteínas y carbohidratos conforman microestructuras reticulares y ‘ornamentaciones’ de gran variación, pero con suficiente regularidad a niveles de especie y supraespecíficos. De manera no estándar, Llorente-Bousquets y cols. lo consideran un sistema de caracteres del semaforonte ‘imago hembra con huevos maduros en sus ovariolas’, *i.e.* parte de la morfología genital de adultos, como rasgo complementario. (9, 47, 145, 207)

**explicación** (científica). Regularizar lo sorprendente o irregular; subsunción de casos particulares a leyes causales de las que se deduce o implica: Regla (*explanans*) → Caso (*explanandum*). En general, una explicación de X responde a la pregunta: ¿por qué X? *i.e.* pide causas para X. En principio, una causa de algo es lo que le hace ser u ocurrir; según los cuatro tipos de causas aristotélicas (material, formal, eficiente y final), la explicación ‘funcional’ o teleonómica *sensu* Mayr corresponde con la causa final o teleológica, *e.g.* la causa final de un cáliz de oro es beber el vino que contiene. (22, 157–160, 207)

**fiabilidad** (epistémica). Grado de confianza justificada en que una herramienta epistémica cumpla sus fines epist, en función de los métodos involucrados en su producción, transformación y usos. (29)

**filogenia.** 1) *Phylogenie sensu* Haeckel: *Entwicklungsgeschichte* colectiva o descendencia con modificación, estudiada por la *Paleontologie*; rama de la *Morphogenie*. 2) *sensu* Hennig: conjunto de relaciones filogenéticas entre especies y grupos hermanos. En la ontología procesual de Hennig, las especies son fases estables a lo largo del proceso filogenético que es un grupo monofilético. (139–145)

**filogenética.** 1) relación: ancestría común exclusiva entre especies y grupos hermanos; irreduciblemente ternaria, estipula la proximidad relacional mayor entre dos elementos {B, C} respecto a un tercero {A}; el grado de relación filogenética entre especies es la antigüedad relativa de su ancestro común exclusivo: y para {B,C}, x para {A, {B, C}}:



2) sistemática: ciencia de la clasificación natural de especies a través de la detección de sinapomorfías, pues son la mejor evidencia disponible de monofilia; clasificación basada estrictamente en relaciones filogenéticas entre especies y grupos monofiléticos hermanos. (139–142, 146, 161)

**fotomicrografía.** Imagen fotográfica obtenida a través de un microscopio óptico. (61)

**genético (método).** *Genetische Behandlung*, alias método de despliegue del desarrollo (*entwickelnde entfaltende Methode*) *sensu* Goethe: fundamento metodológico y criterio de demarcación para las ciencias; búsqueda del origen o ‘génesis’ de algo, junto con la develación de sus leyes morfogénicas *sensu lato*, a través de la observación cuidadosa de variedades de formas dispuestas de manera secuencial y ordenada. (190–192, 212, 213)

**heterobotmia.** *sensu* Hennig, alias *Spezialisationskreuzugen sensu* Abel, *chevauchement des spécialisations sensu* Dollo: compartición combinada de caracteres relativamente primitivos y derivados entre especies. Fundamenta el giro hennigiano en filogenética, al abandonar la búsqueda haeckeliana de relaciones ancestro-descendiente entre especies y sustituirla por la búsqueda de relaciones de grupo hermano, diagnosticados por caracteres derivados compartidos entre especies que poseen un ancestro común exclusivo (*i.e.* sinapomorfías *sensu stricto*). Es consecuencia de la *heterocoronía* a niveles tocogenético y filogenético. (150–152)

**heterocronía.** *sensu* Haeckel: diferencia en ritmos de transformación morfogénica entre caracteres distintos. Originalmente, se refiere a morfogenia a nivel ontogenético, *i.e.* durante el ciclo de vida de organismos. Como causa de la heterobotmia, se refiere a distintos ritmos de transformación de caracteres a niveles tocogenético (*i.e.* variación intraespecífica) y especialmente filogenético (*i.e.* homología transformacional entre simplisiomorfías, autapomorfías y sinapomorfías). (150–151, 186)

**holometábolo** (insecto). Nombre entomológico de organismos del ‘tercer orden de cambios naturales’ (*third order of natural changes*) o *Nympho-Chrysalis sensu* Swammerdan. Insecto de ‘metamorfosis completa’, cuyo ciclo de vida atraviesa cuatro estadios sucesivos, discretos y distintos: huevo, larva, crisálida e imago; el último es el estado adulto y ‘terminal’ en que alcanzan maduración de su aparato reproductor. Se distingue del concepto de insecto *hemimetábolo*, que no pasa por el estadio de crisálida. (13, 16, 34, 153)

**homogenia.** Homología filogenética por herencia a partir de un ancestro común exclusivo. (138, 225)

**homógenos.** Órganos o caracteres homólogos por homogenia. (138, 225)

**homología.** *sensu lato*: teoría explicativa de la existencia de homólogos. 1) *sensu* Owen y Gegenbaur: relación de identidad entre homólogos con respecto a un plan anatómico general o arquetipo (*homología general*), debido a su posición topológico-estructural equivalente en dos o más organismos (*homología especial*) o entre partes de un mismo organismo (*homología serial*). 2) *sensu* Haeckel, se divide en: 1) *ontogenética*, por desarrollarse a partir de un mismo *anlage* o primordio;

2) *filogenética*, por herencia a partir de un ancestro común; la segunda, *sensu* Lankester se divide en homogenia y homoplasia. (138, 225)

**homólogos.** *sensu* Owen y Gegenbaur: el mismo órgano en dos o más organismos, independientemente de sus variaciones de forma y función. Concepto central de la sistemática, desde la morfología idealista y a través de su transformación post-darwiniana por Haeckel y Lankester. (138, 225)

**homoplasia.** Homología no-homogénica. *i.e.* por orígenes distintos. (138, 225)

**homoplastos.** Órganos o caracteres homólogos por homoplasia. (138, 225)

**implicación estricta.** Conectiva lógica ( $\alpha \rightarrow \beta$ ):  $\alpha$  implica  $\beta$ , o bien, siempre que se cumpla  $\alpha$ , se cumple  $\beta$ . Si eso ocurre, se dice que  $\alpha$  es *suficiente* para  $\beta$  y que  $\beta$  es *necesario* para  $\alpha$ . (157, 184, 250, 251)

**inducción.** 1) *sensu stricto*: tipo de inferencia lógica; según el modelo silogístico: i) va de lo particular a lo general; ii) representa una intersección parcial entre conjuntos:  $C \subseteq (A \cap B)$ ; iii) no es un argumento válido: la conclusión puede ser falsa, aún con premisas todas verdaderas. 2) *sensu lato*: inferencia inválida o no-deductiva. 3) Principio de: “Lo aún no observado será como lo ya observado del mismo tipo”. 4) Consiliencia de: “Inducción de orden superior aplicada a inducciones de órdenes inferiores”. (156–158, 169, 170)

**inferencia.** 1) Paso o tránsito de una idea a otra. 2) Regla de: esquema lógico para transformar oraciones de cierto tipo en otras conforme a reglas. Operación básica de la argumentación. (154, 156)

**insecto.** 1) *sensu lato*: organismo artrópodo terrestre; 2) *sensu stricto*: organismo de la clase Insecta, del subphylum Hexapoda; animal invertebrado con cuerpo de simetría bilateral dividido en tres tagmas (cabeza, tórax y abdomen), respiración traqueal, un par de antenas, tres pares de patas y dos pares de alas (salvo pérdidas secundarias). Objeto de estudio de la entomología. (15, 16)

**Lepidoptera.** Orden de la clase Insecta, compuesto por mariposas y polillas. Insectos holometábolos con escamas en las alas. (12, 13)

**litografía.** Impresión sobre papel de un diseño hecho con lápiz grueso sobre una piedra calcárea lisa, tratada con ácido nítrico, goma arábiga y sales hidrófilas. Posibilitó la impresión masiva de diseños más finos y complejos que los obtenidos con técnicas previas de grabado, basadas en diseños sobre madera, linóleo, cobre u otro material excavado. (42)

**lógica de ejemplares.** *sensu* Neri: transformación de la naturaleza viva en 'objetos', al separar organismos individuales de su ambiente y visualizarlos en solitario, sobre un fondo blanco, de manera descontextualizada. 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. (14, 16)

**macrorretícula (MR).** Subsistema de caracteres exocoriónicos; matriz reticular primaria en especies de Pieridae (salvo ausencia por pérdida secundaria). Puede ser poligonal múltiple, hexagonal, zigzagueante o rectangular, según el grado de diferenciación entre ejes y costillas. (112–116, 123, 124)

**microrretícula (mR).** Subsistema de caracteres exocoriónicos; matriz reticular secundaria contenida en la luz reticular de la macrorretícula (MR) en numerosas especies de Pieridae, excepto en algunas especies del género *Eurema*. Posee estados meos diferenciados, como texturas de tipos diversos. (112–116, 126, 127)

- Microscopio Electrónico de Barrido (MEB).** Microscopio basado en la emisión de un haz de electrones sobre un objeto recubierto con una capa de material electroconductor (*e.g.* baño de oro); permite el escaneo superficial de un objeto volumétrico en varias escalas, a niveles desde micro hasta nanométrico. (70)
- monofilia.** Concepto fundamental de la sistemática filogenética; un *grupo monofilético* son todas las especies descendientes de un ancestro común exclusivo (y solo ellas). Se diagnostica por presencia de sinapomorfías, mediante una aplicación parsimoniosa de la *Teoría de descendencia con Modificación* (TDM). Se opone a grupos *parafilético* y *polifilético*, diagnosticados por simplesiomorfía y convergencias, respectivamente. ‘Naturalidad’ y ‘monofilia’ son sinónimos *salva veritate* en sistemática filogenética: todos los grupos monofiléticos son naturales y solo ellos. Por principio hennigiano, un cladograma solo incluye grupos monofiléticos como clados. (145–150, 158–160)
- morfogenia.** *Morphogenie sensu* Haeckel: neologismo y traducción post-darwiniana del término *evolution*, traducido al alemán como *Entwicklungsgeschichte* (historia del desarrollo); se divide en *Ontogenie* (*Entwicklungsgeschichte* individual o desarrollo organizmico) y *Phylogenie* (*Entwicklungsgeschichte* colectiva o descendencia con modificación). 2) *sensu lato*: leyes de transformación entre formas orgánicas; estudios de morfología comparada entre organismos concretos, en aras de obtener sus leyes de generación y transformación *qua* formas instanciadas. (139, 191, 295)
- morfología.** 1) *Morphologie sensu* Goethe: fundamento general de la ciencia; teoría de la forma (*Gestalt*), formación (*Bildung*) y transformación (*Unbildung*) de cuerpos orgánicos; ciencia (*Wissenschaft*) de todo lo que se manifiesta y aparece tal como es, ante nuestros sentidos externos e internos, como imagen de la realidad de que participamos. 2) idealista: estudios en homología general, con referencia a tipos y arquetipos, como causas formales de la presencia de órganos homólogos. (191, 222–225)
- ontogenia.** 1) *Ontogenie sensu* Haeckel: *Entwicklungsgeschichte* individual o desarrollo organizmico, estudiada por la *Embryologie*; rama de la *Morphogenie*. En la ontología procesual de Hennig, los semaforontes son fases estables a lo largo del proceso ontogenético que es un organismo. (139, 144, 145, 151)
- oración** (lógica). ‘Portador de verdad’, *i.e.* contenido lingüístico susceptible de ser verdadero, falso u otra adjudicación alética. (154)
- orden** (lógico). Tipo de relación lógica definida sobre un conjunto, *e.g.* parcial (reflexiva, antisimétrica y transitiva), tricotómica o lineal (parcial y tricotómica). El orden lineal es el tipo de orden propio de la noción biológica de *linaje*: secuencias generativas de ancestros y descendientes, entre individuos del mismo rango. La inclusión, como relación de orden parcial entre clases, forma estructuras jerárquicas y pose un lugar persistente en esquemas clasificatorios diversos. (185–187, 226, 265)
- Papilionoidea.** Superfamilia del orden Lepidoptera; *grosso modo*, incluye ‘mariposas’ (antes Rhopalocera, *i.e.* Lepidoptera diurnas con antenas terminadas en mazas) y excluye ‘polillas’ (antes Heterocera, *i.e.* Lepidoptera nocturnas con antenas de formas variadas). (12, 64)

**Parecido de familia.** *Familienähnlichkeit* (FäW) *sensu* Wittgenstein: esencialismo disyuntivo débil, dado por alguna relación de similitud (reflexiva y simétrica, no necesariamente transitiva) definible en una clase. Informa el concepto de especie como *clase cluster de propiedades (homeostáticas)* de Beckner o Ereshefsky: todos los miembros de la clase comparten algún *cluster* de propiedades, pero no hay una sola propiedad compartida por todos. Se opone al esencialismo conjuntivo fuerte, dado por alguna relación de equivalencia (reflexiva, simétrica y transitiva) definible en la clase. (266–273)

**plesiomorfía.** Carácter o estado de carácter relativamente primitivo o anterior a otro, con respecto a un criterio de polarización. (147)

**polarización** (criterio de). Estrategia en la asignación de direccionalidad a una secuencia ordenada de caracteres, que devienen estados relativamente plesiomórficos o apomórficos en la tendencia transformacional de un mismo carácter; *e.g.* método del ‘grupo externo’ (*outgroup*) de Hennig: el grupo externo al estudiado da los caracteres o estados de caracteres relativamente plesiomórficos. Es condición necesaria y previa en la búsqueda de relaciones filogenéticas *sensu* Hennig. (129, 152, 153, 187–190)

**precisión.** *Precisión sensu* Winchester: nivel de detalle y repetibilidad con que algo realiza su tarea. Es independiente de su exactitud. (238)

**quiografía.** *sensu* Gubern: imagen de producción ‘manual’ o artesanal, en oposición a las imágenes *digitales* de producción mecánica o automatizada. Como estilo representacional, se divide en dos sub-estilos: descriptivo-realista (mimético) y esquemático-estructural (esquema letrado). (53–60, 107–128, 221–233)

**representación.** *sensu lato*: sustitución de una cosa (*significado*) por otra (*significante*) que le *representa* en un espacio semiótico o de *representación*: *A por B* ( $A \sim B$ ); sustitución de una cosa (*objeto*) por otra (*representamen*) que le *representa*, según alguna regla (*interpretante*), en un espacio semiótico o de *representación*: *A por B según C* ( $A \sim B/C$ ). En sentido lógico, es una relación irreflexiva, asimétrica e intransitiva; se justifica por similitud/mímesis o por correspondencia estructural/homomórfica con lo representado. 2) pictórica: sustitución de un objeto por otro en un espacio pictórico, conforme a reglas. (214–216)

**secuencia** (morfológica). Ordenamiento lineal de caracteres, por grados de similitud. (129, 190–192)

**semaforonte.** Portador de caracteres; morfología ‘instantánea’ durante el desarrollo de un organismo, *i.e.* fase estable —sin cambios internos, ni en sus relaciones con otros organismos— dentro de un proceso ontogenético; *e.g.* ‘imago hembra con huevos maduros en sus ovarias’ es el semaforonte portador del sistema de caracteres ‘exocorion’. Unidad de estudio empírico y concepto ‘puente’ fundamental en sistemática filogenética; estabiliza los caracteres bajo estudio y conecta las inferencias de la parte hacia el todo (por sinécdoque); posibilita que estudiar caracteres permita inferir relaciones entre organismos, especies y grupos monofiléticos, concebidos como individuos de complejidad creciente. (140, 144–146, 149, 207, 210, 289)

**silogismo.** Argumento aristotélico básico, compuesto por dos premisas (mayor, menor) y una conclusión; las primeras se enlazan mediante un término medio que desaparece en la conclusión. (155)

**simplesiomorfía.** Plesiomorfía compartida por al menos dos especies. (147)

**sinapomorfía.** 1) *sensu lato*: apomorfía compartida por al menos dos especies; 2) *sensu stricto*: evidencia de monofilia en sistemática filogenética. (147, 160)

**sistema.** *sensu* Hennig: conjunto de entidades reunidas, no arbitrariamente, sino a través de algún principio o principios reguladores; *e.g.* el sistema filogenético, regulado por la *Teoría de Descendencia con Modificación* (TDM); el sistema taxonómico linneano, que constituye un sistema jerárquico de inclusión entre clases, regido por la relación lógica de orden parcial. (217, 226)

**sistemática.** Sistematización del conjunto de objetos de estudio de la biología. Ciencia de la clasificación de los seres vivos; tiene su condición de posibilidad en la existencia y estudio de sistemas de caracteres. Se divide históricamente en tres escuelas: fenética, evolutiva y filogenética o ‘cladista’. La fenética emplea similitud global; la evolutiva, considera una mezcla de similitud global y similitud especial; la filogenética se basa en un solo tipo de similitud especial: las sinapomorfías. La llamada ‘revolución hennigiana’ puede considerarse el punto culminante de una historia que comenzó con el término *filogenia*, cuyos motores principales fueron: i) la búsqueda de un fundamento científico para la sistemática; ii) su concepción como sistema general de referencia para toda la biología. (8, 13, 139, 161)

**tendencia** (morfogenética). Secuencia polarizada de caracteres o estados de caracteres. (129, 190–192)

**tocogenia.** Conjunto de relaciones reproductivas entre organismos de una misma especie. ‘Especie’, como categoría, denota para Hennig maximalidad tocogenética: donde las relaciones tocogenéticas y reticulares entre organismos se interrumpen por completo, para dar lugar a relaciones filogenéticas y estrictamente jerárquicas entre especies nuevas. En la ontología procesual de Hennig, los organismos son fases estables a lo largo de proceso tocogenético que es una especie. (144, 145)

**test independiente y severo.** *sensu* Popper: experimento de contrastación de una hipótesis científica, en función de la predicción de resultados que sean: i) deducibles de la hipótesis e independientes de la misma (*i.e.* de una clase distinta de entidades); ii) altamente improbables en caso de que la hipótesis sea falsa. Sus resultados posibles son: verificación, refutación o revisión de la hipótesis; lo que suele ocurrir en sistemática filogenética es el tercer caso: al añadir caracteres, no se verifica ni refuta una hipótesis filogenética previa, sino que se reemplaza por otra que requiere de un nuevo *test*. (174–176, 209)

**triple paralelismo.** *sensu lato*: paralelismo entre aspectos de forma, espacio y tiempo, que constituye evidencia a favor de una hipótesis explicativa por *Principio de Causa Común* (PCC) y *Consiliencia de Inducciones* (CI). (182–198)

**virtud epistémica.** 1) *sensu* Kuhn: criterio auxiliar en la elección entre contenidos o teorías científicas rivales. 2) *sensu* Daston & Galison: criterio demarcador de contenidos o teorías científicas, *vs.* no científicas. (11, 162, 190, 245)

**xilografía.** Técnica de grabado; impresión monocromática en papel de diseños trazados y tallados en relieve, con gubias o buriles, sobre planchas de madera. (16, 17)

## Abreviaturas

### **PAR+** *Modelo extendido de parsimonia*

Parsimonia por gradualismo, triple paralelismo y consiliencia.

*ceteris paribus*

'en igualdad de condiciones' (cláusula de adecuación empírica).

### **TDM** *Teoría de Descendencia con Modificación*

Si el carácter  $\alpha$  existía entre los miembros de una especie ancestral  $h$ , la cual fue efecto de un evento de especiación anterior, y  $\alpha$  fue reemplazado por el carácter  $\beta$  durante la tocogenia de  $h$ , y  $h$  posteriormente experimentó especiación, entonces los miembros de las especies descendientes exhibirán el carácter  $\beta$ .

### **Pa** *Parsimonia sensu lato*

La teoría o hipótesis más parsimoniosa es la que minimiza el número de entidades o procesos requeridos para cumplir su función explicativa.

### **PAR** *Principio de parsimonia*

*ceteris paribus*, tiene preferencia la teoría o hipótesis más parsimoniosa.

### **PaC** *Parsimonia cladista*

La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que minimiza el número de cambios evolutivos requeridos para explicar los caracteres observados en conjunto.

### **PaC1** *Parsimonia cladista 1*

La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que minimiza el número de homoplasias requeridas para explicar los caracteres observados en conjunto.

### **PAC1'** *Parsimonia cladista 1'*

La hipótesis filogenética más parsimoniosa es la que maximiza el número de sinapomorfías requeridas para explicar los caracteres observados en conjunto.

### **PaC2** *Parsimonia cladista 2*

Solo las sinapomorfías, no las simplesiomorfías, son evidencia de relaciones filogenéticas entre grupos (*i.e.* de monofilia).

### **PU** *Principio de Uniformidad de la naturaleza*

La naturaleza es uniforme, *i.e.* homogénea en el espacio y el tiempo.

### **PI** *Principio de Inducción sensu lato*

Lo aún no observado será como lo ya observado del mismo tipo.

### **PCC** *Principio de Causa Común*

Si X e Y están correlacionados, entonces X es causa de Y, Y es causa de X o ambos poseen una causa común.

### **RET** *Requisito de Evidencia Total*

Debe considerarse toda la evidencia relevante en conjunción al producir y evaluar una hipótesis explicativa.

**TDM (mod RET) TDM módulo RET**

Aplicación maximal de TDM supeditada a RET.

**CI Consiliencia de Inducciones sensu lato**

Inducción de orden superior aplicada a inducciones de órdenes inferiores.

**PCI Principio de Consiliencia Inductiva**

*ceteris paribus*, tiene preferencia la teoría o hipótesis más consiliente.

**3CI Triple Consiliencia con Intergrados**

Si X e Y son tales que: i) Poseen un alto grado de correlación en forma, espacio y tiempo. ii) Existen intergrados Z tales que  $X < Z < Y$  en esos tres aspectos. Entonces es altamente probable que los aspectos correlacionados de X e Y se deban a una causa común.

**3PCI Principio de Triple Consiliencia con Intergrados**

*ceteris paribus*, tiene preferencia la teoría o hipótesis más consiliente por 3CI.

**D&G+ Modelo extendido de virtudes epistémicas**

Virtudes epistémicas extendidas de Daston y Galison.

**FäW Familienähnlichkeit**

Parecido de familia wittgensteiniano

**TtN Fidelidad con la Naturaleza**

Esencialismo epistemológico quirográfico.

**TtNE Fidelidad con la Naturaleza Esencial**

Esencialismo epistemológico.

**TtNG Fidelidad con la Naturaleza Goetheana**

TtN gradualista o dinámica.

**MO Objetividad Mecánica**

Minimizar subjetividad.

**AO Objetividad Apriorista**

Maximizar intersubjetividad.

**SO Objetividad Estructural**

AO *universalis*.

**PAO Objetividad Apriorista Pluralista**

AO *ceteris paribus*.

**TJ Juicio Entrenado**

Detectar FäW en imágenes MO.

**TJW Juicio Entrenado Wittgensteiniano**

Detectar FäW.



**MON** *Modo Objetivo-Natural*

Producción de imágenes TtN a partir de imágenes MO.

**MpIC** *Metaprincipio colaborativo de división del trabajo representacional y epistémico en Imágenes Científicas*

Una imagen es científica en la medida en que: i) Se produce con técnicas estandarizadas conforme a estilos. ii) Sus trabajos representacionales y epistémicos se dividen de manera coherente y colaborativa según D&G+ y MON.

**Cn-K** *Ciencia neo-Kantiana sensu lato*

Subsunción de clases de fenómenos a leyes causales con cláusulas *ceteris paribus*.

## Referencias

- Agassiz, L. 1857. *An essay on classification*. Trübner & Co., Londres. 422 p.
- Albin, E. 1720. *A natural history of English insects : illustrated with a hundred copper plates, curiously engraven from the life: and (for those who desire it) exactly coloured by the author*. Impreso por el autor, Londres. 420 p.
- Aliseda, A. 1997. *Seeking explanations: Abduction in logic, philosophy of science and artificial intelligence*. Tesis de doctorado, Stanford University, Stanford.
- Aliseda, A. 2006. *Abductive reasoning: Logical investigations into discovery and explanation*. Springer, Dordrecht. 239 p.
- Aliseda, A. 2014. *La lógica como herramienta de la razón. Razonamiento ampliativo en la creatividad, la cognición y la inferencia*. College Publications, Milton Keynes. 90 p.
- Amor-Montaño, J.A. 2011. *Teoría de conjuntos para estudiantes de ciencias*. Las prensas de Ciencias, Ciudad de México. 117 p.
- Aguilar-Tamayo, F. 2015. *Mapa conceptual, hipertexto, hipermedia y otros artefactos culturales para la construcción y comunicación del conocimiento*. Bonilla Artigas Editores. Ciudad de México. 290 p.
- Aldrovandi, U. 1602. *Historia Natura -Iemín patria olim profitentis. De animalibus insectis Libri Septem, cum singulorum iconibus ad vivum expressis*. Apud Ioan Bapt. Bellagambam, Bologna. 821 p.
- Alpers, S. 1987. *El arte de describir. El arte holandés en el siglo XVII*. Hermann Blume. Madrid. 354 p.
- Aristóteles 1982. *Tratados de lógica (Organon) I. Categorías - Tópicos - Sobre las refutaciones sofísticas*. Gredos, Madrid. 390 p.
- Aristóteles. 1992. *Investigación sobre los animales*. Gredos, Madrid. 612 p.
- Aristóteles. 1994. *Metafísica*. Gredos, Madrid. 582 p.
- Aristóteles. 1995. *Física*. Gredos, Madrid. 506 p.
- Aristóteles. 1995. *Tratados de lógica (Órganon) II. Sobre la interpretación - Analíticos primeros - Analíticos segundos*. Gredos, Madrid. 460 p.
- Aristóteles. 2000. *Partes de los animales. Marcha de los animales. Movimiento de los animales*. Gredos, Madrid. 342 p.
- Ayer, A.J. 1965. *El positivismo lógico*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México. 412 p.
- Ball, G. 2004. *The art of insect illustration and threads in entomological history*. University of Alberta Libraries, Alberta. 64 p.
- Bass, M. A. 2019. *Insect artífice. Nature and art in the Dutch revolt*. Princeton University Press, Nueva Jersey. 297 p.
- Barbosa, E., L. Kaminski y A. Freitas. 2010. Immature stages of the butterfly *Diaethria clymena janeira* (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Zoologia*, 27(5): 696–702.
- Barceló, A. 1993. *La introducción del cálculo lógico en Frege*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Barceló, A. 2016. Las imágenes como herramientas epistémicas. *Scientia Studia*, 14(1): 45–63.
- Barlow, H., C. Blakemore y M. Weston-Smith. 1990. *Images and Understanding. Thoughts about Images. Ideas about Understanding*. Cambridge University Press. Cambridge. 401 p.
- Beatty, J. 1982. Classes and cladists. *Systematic Zoology*, 31: 25–34.
- Beckner, M. 1959. *The Biological Way of Thought*. Columbia University Press, Nueva York. 200 p.
- Bednarczyk, A. 2012. Johann Wolfgang Goethe (1749-1832) Metoda genetycznai francuskiaforyzm W. 180. rocznicę smierci poety-przyrodnika. *Kwartalnik Historii Nauki i Techniki*, 57(3–4): 7–66.

- Benacerraf, P. 1965. What numbers could not be. *Philosophical Review*, 74: 47–73.
- Bertalanffy, L. 2018. *Teoría general de los sistemas*. Fondo de cultura económica, Ciudad de México. 311 p.
- Beutelspacher, C. 1988. *Las mariposas entre los antiguos mexicanos*. Fondo de cultura económica, Ciudad de México. 102 p.
- Blum, A. 1996. *Picturing nature. American Nineteenth-century zoological illustration*. Princeton University Press, Nueva Jersey. 444 p.
- Bocheński, I. 1956. *Historia de la lógica formal*. Gredos, Madrid. 596 p.
- Boole, G. 1847. *The mathematical analysis of logic, being an essay towards a calculus of deductive reasoning*. Gutenberg Project, Illinois. 87 p.
- Boole, G. 1854. *An investigation of the laws of thought on which are founded the mathematical theories of logic and probabilities*. Gutenberg Project, Illinois. 544 p.
- Bortoft, H. 1996. *The wholeness of nature. Goethe's way towards a science of conscious participation in nature*. Lindisfarne Books. Nueva York. 419 p.
- Boyd, R. 1999. Homeostasis, Species, and Higher Taxa (pp. 141–186). En: Wilson, R. (Ed.). *Species: New interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge.
- Bredenkamp H., V. Dünkel y B. Schneider (Eds.). 2015. *The technical image. A history of styles in scientific imagery*. The University of Chicago Press, Chicago. 197 p.
- Breidbach O. y F. Vercellone. 2015a. *Thinking and imagination*. The Davies Group Publishers, Aurora. 159 p.
- Breidbach O. y F. Vercellone. 2015b. *Concepts of morphology*. Mimesis International, Milán. 59 p.
- 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.
- Bryant, H.N. 1995. The threefold parallelism of Agassiz and Haeckel, and polarity determination in phylogenetic systematics. *Biology and Philosophy*, 10: 197–217,
- Buffon, G. 1749a. *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy (Tome Premier)*. L'Imprimerie Royale, París. 612 p.
- Buffon, G. 1749b. *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy (Tome Second)*. L'Imprimerie Royale, París. 603 p.
- Cali, C. 2020. Diagrams. (pp. 119–122). En: Vercellone, F. and S. Tedesco (Eds.) *Glossary of morphology*. Springer, Cham.
- Campos, E., S. Nieve-Urbe y J. Llorente-Bousquets. 2020. Descripción del exocorion de tres especies de Coeini. *Southwestern Entomologist*, 45(4): 1091–1119.
- Carnap, R. 1950. *Logical foundations of probability*. University of Chicago Press, Illinois, 607 p.
- Carnap, R. 1932. La superación de la metafísica mediante el análisis lógico del lenguaje. (pp. 66–87). En: Ayer, A. J. (Ed.). *El positivismo lógico*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México.
- Carnap, R. 1967. *The logical structure of the world. Pseudoproblems in Philosophy*. University of California Press, Los Angeles. 364 p.
- Carnap, R. 1969. *Fundamentación lógica de la física*. Editorial Sudamericana, Buenos Aires. 394 p.
- Cartwright, N. 1980. Do the laws of physics state the facts? *Pacific Philosophical Quarterly* 61: 75–84.
- Cartwright, N. 1983. *How the laws of physics lie*. Oxford University Press, Oxford. 145 p.
- Casanueva, M. 2009. Transmisión visual del conocimiento. (pp. 213–234). En: Casanueva M. y B. Bolaños (Eds.). *El giro pictórico. Epistemología de la imagen*. Anthropos, Barcelona.
- Casanueva, M. y B. Bolaños, 2009. *El giro pictórico. Epistemología de la imagen*. Anthropos, Barcelona. 255 p.
- Casanueva, M. 2017. Diagramas y esquemas en y sobre la genética mendeliana. *Methateoria*, 8(1): 83–93.

- Chalmers, A. 2003. The theory-dependence of the use of instruments in science. *Philosophy of Science*, 70(3): 493–509.
- 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.
- Clark, F.D. 1900. Photographing the eggs of Lepidoptera (with plate). *The Entomologist's Record and Journal of Variation*, 12(11): 281–282.
- Corominas, J. 1987. *Breve diccionario etimológico de la lengua castellana*. Gredos, Madrid. 627 p.
- Coronado, R. y A. Márquez. 1972. *Introducción a la entomología. Morfología y taxonomía de insectos*. Limusa, Ciudad de México. 282 p.
- Darden, L. 2013 Mechanism versus causes in biology and medicine (pp. 19–34). En: Chao H., S. Chen and R.L. Millstein (Eds.). *Mechanism and causality in biology and economics*. Springer. Nueva York.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or The preservation of favoured races in the struggle for life*. D. Appleton and Company. Nueva York. 440 p.
- Daston, L. y P. Galison. 2007. *Objectivity*. Zone books, Nueva York. 501 p.
- Dell'Erba, R., L.A. Kaminski y G.R.P. Moreira. 2005. O estágio de ovo dos Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia (Série Zoológica)*, 95: 29–46.
- De Queiroz, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology*, 34, 280–299.
- De Queiroz, K. 1999. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. (pp. 49–89). En: Wilson, R. A. (Ed.). *Species: New interdisciplinary essays*. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge.
- Dias, F., E. Carneiro, M. Casagrande y O. Mielke. 2012. Biology and external morphology of immature stages of the butterfly, *Diaethria candrena candrena*. *Journal of Insect Science*, 12(9): 9.
- Dias, F., M. Casagrande y 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): 91.
- Díez, J. y C. Moulines. 1997. *Fundamentos de filosofía de la ciencia*. Ariel, Barcelona. 501 p.
- Dolinskaya, I.V. y Y.N. Geryak. 2010. The chorionic sculpture of the eggs of some Noctuidae (Lepidoptera, Noctuidae) from Ukraine. *Vestnik zoologii*, 44(5): 421–432.
- 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.
- Döring, E. 1955. *Zur Morphologie der Schmetterlingseier*. Akademie Verlag, Berlín. 154 p.
- 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.
- Ereshefsky, M. 2010. What's wrong with the new biological essentialism? *Philosophy of Science*, 77: 674–685.
- Ehrlich, P y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18(4): 515–713.
- Fine, A. 1993. Fictionalism. *Midwest Studies on Philosophy*, 18: 1–18.
- Fitzhugh, K. 2006. The abduction of phylogenetic hypotheses. *Zootaxa*, 1145: 1–110.

- Fleck, L. 1935. *La génesis y desarrollo de un hecho científico. Introducción a la teoría del estilo de pensamiento y del colectivo de pensamiento*. Alianza Editorial, Madrid. 199 p.
- 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.
- 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.
- Flores-Gallardo, A., J. Llorente-Bousquets y S. Nieves-Urbe. 2023. Representaciones del exocorion en morfología y sistemática de Lepidoptera: un estudio histórico-crítico sobre los estilos de imágenes científicas y virtudes epistémicas. *Dugesiana*, 30(2): 117–162.
- Frege, G. 1879. Conceptografía. Un lenguaje de fórmulas, construido a semejanza del lenguaje aritmético, para el pensamiento puro. (pp. 39–153). En: Frege, G. *Escritos sobre lógica, semántica y filosofía de las matemáticas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Frege, G. 1882. Sobre la justificación científica de una conceptografía.. (pp. 155–161). En: Frege, G. *Escritos sobre lógica, semántica y filosofía de las matemáticas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Frege, G. 2016. *Escritos sobre lógica, semántica y filosofía de las matemáticas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 595 p.
- Freitas A. y P. Oliveira. 1992. Biology and behavior of the neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 31(1-2): 1–11.
- Freitas, A, K. Brown y 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. y 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. Odense, Dinamarca. 215 p.
- García-Barros, E. y 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.
- García-Campos J. y R. Vázquez-Gutiérrez. 2012. Contextualismo, fiabilismo y el problema pirrónico. *Diánoia*, LVII(68): pp. 3–28.
- Garzón-Orduña, I.J. 2012. Phylogenetic evidence for loss of sound production and a shift in sexual recognition signals in *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology*, 37: 84–101.
- Garzón-Orduña, I.J., O. Marini-Filho, S.G. Johnson y C.M. Penz. 2013. Phylogenetic relationships of *Hamadryas* (Nymphalidae: Biblidinae) based on the combined analysis of morphological and molecular data. *Cladistics*, 29: 629–642.
- Garzón-Orduña, I.J., A.V.Z. Brower, M. Kamilari, A. Iribar y J. Murienne. 2018. Cracking the code: examination of species delimitations among *Hamadryas* butterflies with DNA barcodes suggests Caribbean Cracker is *Hamadryas februa* Hübner (Nymphalidae: Biblidinae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 71(1): 53–73.
- Gegenbaur. C. 1878. *Elements of Comparative Anatomy*. MacMillan and Company, Londres. 645 p.
- Giannopoulos, N.G., I. Michalopoulos, N.C. Papandreou, A. Malatras, V.A. Iconomidou y 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.
- Ghiselin, M. 1969. *The triumph of the Darwinian method*. Dover, Nueva York. 286 p.
- Ghiselin, M. 1997. *Metaphysics and the origin of species*. State University of New York Press. Albany. 377 p.

- Giardino, V. 2017. Diagrammatic reasoning in mathematics. (pp. 499-522). En: Magnani L. and T. Bertolotti (Eds.). *Handbook of model-based science*. Springer, Nueva York.
- Goethe, W. 1840. *Theory of colours*. John Murray, Londres. 423 p.
- Goethe, W. 1982. *Italian journey : 1786-1788*. North Point Press, San Francisco. 507 p.
- Goethe, W. 2009. *The metamorphosis of plants*. The MIT Press, Londres. 123 p.
- Goethe, W. 2020. *La metamorfosis de las plantas*. Atalanta, Girona. 162 p.
- Gómez, S. 2009. La ilustración científica y el engaño de los sentidos. (pp. 39–72). En: Casanueva M.y B. Bolaños (Eds.). *El giro pictórico. Epistemología de la imagen*. Anthropos, Barcelona.
- Goodman, N. 1968. *Languages of art. An approach to a theory of symbols*. The Bobbs-Merrill Company, Nueva York. 277 p.
- Gould, S. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge. 530 p.
- Gould, S. y 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.
- Greeney, H. y N. Gerardo. 2001. Descriptions of the Immature Stages and Oviposition Behaviour of *Pyrrhogyra otolais* (Nymphaidae). *Journal of the Lepidopterologists' Society*, 54(3): 88–90.
- Grüne-Yanoff, T. 2013. Appraising Models Nonrepresentationally. *Philosophy of Science*, 80: 850–861.
- Gubern, R. 2017. *Dialectos de la imagen*. Ediciones Cátedra, Madrid. 265 p.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle morphologie der organismen (Vol 1)*. Reimer, Berlín. 574 p.
- Haeckel, E. 1891. *Anthropogenie; oder, Entwicklungsgeschichte des menschen. Keimes- und stammesgeschichte*. W. Engelmann, Leipzig. 732 p.
- Hamilton, A. 2014. *The Evolution of Phylogenetics Systematics*. University of California Press, Berkeley, 311 p.
- Hanson, N.R. 1958. *Patterns of Discovery*. Cambridge University Press. Cambridge. 256 p.
- Harris, M. 1766. *The Aurelian: a natural history of English moths and butterflies, together with the plants on which they feed*. Henry G. Bohn, Londres. 82 p.
- Hempel, C. 1959. La lógica del análisis funcional. (pp. 295–327). En: Hempel, *La explicación científica. Estudios sobre filosofía de la ciencia*. Paidós, Barcelona.
- Hempel, C. 1965. *La explicación científica. Estudios sobre filosofía de la ciencia*. Paidós, Barcelona. 485 p.
- 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, Illinois. 263 p.
- 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.
- Hernández-Mejía B., A. Flores-Gallardo A. y Llorente-Bousquets J. 2014a. Morfología del corion en la subfamilia Coliadinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomologist*, 39(4): 853–886.
- Hernández-Mejía B., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2014b. Morfología del corion en especies de los géneros *Ascia* y *Ganyra* y su comparación con otros géneros próximos de Pierinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomologist*, 39(1): 119–134.
- Hernández-Mejía B., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2015. Morfología del corion en *Leptophobia* (Lepidoptera: Pieridae) e Importancia Taxonómica. *Southwestern Entomologist*, 40(2): 351–368.
- Hernández-Roldán, J.L., M.L. Munguira, W. Wagner y 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: Hesperidae, Pyrginae). *Zootaxa*, 3470(1): 1–71.
- Hesse, M. 1966. *Models and analogy in science*. University of Notre Dame Press, Milwaukee. 184 p.
- Hinton, H.E. 1981. *Biology of Insect Eggs. Vol. I–III*. Pergamon, Oxford. 1125 p.

- Hoefnagel, J. 1592. *Archetypa stvdiaqve patris Georgii Hoefnagelii*. Francofurti ad Mœnum, Jacob Hoefnagel, Frankfurt. 102 p.
- 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, Londres. 273 pp.
- Horsten, L. 2022. Philosophy of mathematics. En: Zalta, E. (Ed.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford University, Stanford.
- Howe, W.H. 1975. *The butterflies of North America*. Doubleday and Company, Nueva York. 633 p.
- Hume, D. 1998. *Tratado de la naturaleza humana*. Tecnos, Madrid. 888 p.
- Ibarra, A. y E. Zubia. 2009. Las imágenes digitales en astrofísica: mediadores numéricos entre observación y teoría (pp. 171–188). En: Casanueva M. y B. Bolaños (Eds.). *El giro pictórico. Epistemología de la imagen*. Anthropos, Barcelona.
- Jenkins, D.W. 1983. Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum*, 81: 1–146.
- Kant, I. 1775. On the different races of man. (39–48). En: Chukwudi, E. (Ed.). *Race and the enlightenment. A reader*. Wiley-Blackwell.
- Kant, I. 2009. *Crítica de la razón pura*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México. 734 p.
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science*, 51(2): 308–333.
- Klots, A.B. 1931–1933. A generic classification of the Pieridae (Lepidoptera) together with a study of the male genitalia. *Entomologica Americana*, Volume XII (New series): 139–242.
- Knight, D. 1977. *Zoological Illustration. An essay towards a history of printed zoological pictures*. Archon Books, Hamdem. 204 p.
- Knuuttila, T. 2011. Modelling and representing: An artefactual approach to model-based representation. *Studies in History and Philosophy of Science*, 42: 262–271.
- Kripke, S. 1972. *Naming and Necessity*. Harvard University Press, Cambridge. 172 p.
- Kuhn, T. 1962. The structure of scientific revolutions. *Encyclopedia of Unified Science*, II(2): 1–210.
- Kuhn, T., 1977. Objectivity, value judgment, and theory choice. (pp. 320–333). En: Kuhn, T. (Ed.). *The essential tension*. University of Chicago Press, Chicago.
- Kusukawa, S. 2012. *Picturing the book of nature: Image, text, and argument in sixteenth-century human anatomy and medical motany*. The University of Chicago Press, Chicago. 331 p.
- Lamas, G. 2004. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. En: Heppner, J.B. (Ed.) *Atlas of Neotropical Lepidoptera*, Vol 5A. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers, Gainesville, xxxvi + 439 p.
- Lankester, E.R. 1870. On the use of the term Homology in modern zoology and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Annals and Magazine of Natural History*. Series 4, 6(31): 34–43.
- Laubichler, M.D. 2014. Homology as a bridge between evolutionary morphology, developmental evolution, and phylogenetic systematics. (pp. 63–85). En: Hamilton, A. (Ed.). *The evolution of phylogenetics systematics*. University of California Press, Berkeley.
- Leibniz, G. 1679. On the general characteristic. (pp. 221–228). En: Leibniz, G. *Philosophical papers and letters*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Leibniz, G. 1989. *Philosophical papers and letters*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 736 p.
- Leite, L., F. Silva-Dias, E. Carneiro, M. Martins-Casagrande y O. Mielke. 2012a. Immature stages of the Neotropical cracker butterfly, *Hamadryas epinome*. *Journal of Insect Science*, 12: 74
- Leite, L., M. Casagrande, O. Mielke y A. Freitas. 2012b. Immature stages of the Neotropical butterfly, *Dynamine agacles agacles*. *Journal of Insect Science*, 12: 37.
- 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 y O. Mielke. 2014. Immature stages of nine species of genus *Dynamine* Hübner, [1819]: morphology and natural history (Lepidoptera: Nymphalidae, Biblidinae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 42(165): 27–55.
- Lemaire, E. y J. Padilla-Gálvez. 2010. *Wittgenstein: Issues and debates*. Ontos Verlag, Frankfurt. 150 p.
- Lewis, D.K. 1986. *On the Plurality of Worlds*. Wiley-Blackwell, Oxford. 276 p.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema naturae sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Theodor Haak, Leiden. 250 p.
- Llorente-Bousquets, J. 1980. *Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género Enantia Huebner (Lepidoptera: Pieridae)*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- 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-Urbe, A. Flores-Gallardo, B. Hernández-Mejía y J. Castro-Gerardino. 2018. Chorionic sculpture of eggs in the subfamily Dismorphiinae (Lepidoptera: Papilionoidea: Pieridae). *Zootaxa*, 4429(2): 201–246.
- Llorente-Bousquets J., S. Nieves-Urbe, M. Trujano-Ortega, y A. Arellano-Covarrubias. 2019. Una comparación de técnicas de rehidratación abdominal y coriónica en especies de *Emesis* Fabricius y *Lasaia* H. Bates. *Southwestern Entomologist*, 44(2): 523–538.
- Lynch, M.P. 2001. *Truth in context. An essay on pluralism and objectivity*. MIT Press, Massachusetts. 184 p.
- Lynch, M. and S. Woolgar. 1990. *Representation in scientific practice*. MIT Press, Massachusetts. 365 p.
- Lynch M., S. Woolgar, C. Coopmans and J. Vertesi. 2014. *Representation in scientific practice revisited*. MIT Press, Massachusetts. 366 p.
- Macías-González, A. 2006. *Caracterización morfológica de los huevos de las especies del complejo 'jethys' (Lepidoptera: Pieridae: Dismorphiinae)*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Macbeth, D. 2012. Diagrammatic reasoning in Frege's Begriffsschrift. *Synthese*, 186: 289–314.
- Machamer, P., L. Darden y C.F. Craver. 2000. Thinking about mechanisms. *Philosophy of Science* 67: 1–25.
- Malpighi, M. 1669. *Dissertatio epistolica de Bombyce*. Regiae Societatis Typographos, Londres. 100 p.
- Martínez, S. 2009. Elementos para una epistemología de los diagramas. (pp. 93–112). En: Casanueva M. y B. Bolaños (Eds.). *El giro pictórico. Epistemología de la imagen*. Anthropos, Barcelona.
- Mayden, R.L. 1997. A Hierarchy of Species Concepts: The Denouement in the Saga of the Species Problem. (pp. 381–424). In: Claridge M.F, H.A. Dawah and M.R Wilson (Eds.). *Species: The Units of Biodiversity*. Chapman and Hall, Londres.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. 974 p.
- McKinney M. y K. McNamara 1991. *Heterochrony. The evolution of Ontogeny*. Springer, Nueva York. 437 p.
- Merian, M.S. 1705. *Metamorphosis insectorum surinamensium*. Ofte verandering der Surinaamsche insecten. Publicado por la autora, Amsterdam. 53 p.
- Moffet, T. 1634. *Insectorum sive minimorum animalium theatrum*. Londini, ex officinâ typographicâ T., Londres. 339 p.



- Morgan, M. y M. Morrison. 1999. *Models as mediators. Perspectives on Natural and Social Science*. Cambridge University Press, Cambridge. 404 p.
- Munguira, M.L., J. Martín, E. García-Barros, G. Shahbazian y J.P. Cancela. 2015. Morphology and morphometry of Lycaenid eggs (Lepidoptera: Lycaenidae). *Zootaxa*, 3937(2): 201–247.
- Murillo-Hiller, L.R. 2012. Phylogenetic analysis of the subtribe Ageroniina with special emphasis on *Hamadryas* (Lepidoptera, Nymphalidae) with an identification key to the species of *Hamadryas*. *ISRN Zoology*, 635096: 1–17.
- Nagel, E. 1961. *The Structure of Science*. Harcourt, Brace and World, Nueva York. 397 p.
- Nelson, D. y M. Cox. 2009. *Lehninger. Principios de bioquímica*. Omega, Barcelona. 1285 p.
- Nelson, G.J. y N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press. Nueva York. 567 p.
- Neri, J. 2011. *The insect and the image. Visualizing nature in early modern Europe, 1500–1700*. University of Minnesota Press, Minneapolis. 233 p.
- Netz, R. 1999. *The shaping of Deduction in Greek Mathematics*. Cambridge University Press, Cambridge. 327 p.
- Newton, I. 1704. *Opticks: or a treatise of the reflections, refractions, inflexions and colours of light. Also two treatises of the species and magnitude of curvilinear figures*. Sam Smith & Benjamin Walford, Londres. 219 p.
- Nieves-Uribe, S. 2018. *Morfología coriónica de las especies del género Hamadryas (Nymphalidae: Biblidinae) de México*. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- 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.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016a. Morfología coriónica de once especies de Biblidinae de México y Colombia: un examen de predicciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 505–532.
- Nieves-Uribe S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016b. Corion en los géneros *Anteos* y *Rhabdodryas*: su significado e implicaciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 485–504.
- Nieves-Uribe S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016c. Microrretícula coriónica en los géneros *Nathalis* (Boisduval) y *Kricogonia* (Reakirt): implicaciones taxonómicas y tendencias evolutivas. *Southwestern Entomologist*, 41(3): 715–734.
- Nieves-Uribe S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016d. Estudio del corion de tres especies del género *Colias* (Fabricius, 1807) y *Zerene cesonia cesonia* (Stoll, 1790). *Southwestern Entomologist*, 41(4): 1121–1141.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2017a. Corion de *Orophila cardases campaspe* (Hewitson, 1869) y caracterización coriónica de la subtribu Callicorina. *Southwestern Entomologist*, 42(3): 865–878.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2017b. Corion de *Ectima thecla thecla* (Fabricius, 1796) y su comparación con el género *Hamadryas*. *Southwestern Entomologist*, 42(3): 851–864.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2018a. Corion de *Leucidia brephos* (Hübner, [1809]), comparaciones con otros géneros de Coliadinae y tendencias reticulares. *Southwestern Entomologist*, 43(1): 239–255.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2018b. Estructura exocoriónica en tres especies de *Colias* Fabricius, 1807. *Southwestern Entomologist*, 43(2): 485–503.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo, J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez y C. Pozo. 2019a. Use of exochorion characters for the systematics of *Hamadryas* Hübner and *Ectima* Doubleday (Nymphalidae: Biblidinae: Ageroniini). *Zootaxa*, 4619(1): 77–108.

- Nieves-Uribe S., C. Pozo, M. Trujano-Ortega y J. Llorente-Bousquets. 2019b. Descripción exocoriónica de *Detritivora barnesi* con algunas comparaciones. *Southwestern Entomologist*, 44(4): 919–934.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2020a. Estructura exocoriónica de dos especies de *Colias* Fabricius de México. *Southwestern Entomologist*, 45(3): 733–751.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2020b. Chorion exploration in the tribe Anthocharidini (Lepidoptera: Pieridae) and their possible importance in its systematics. *Zootaxa*, 4868(2): 151–207.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2021a. Micropylar and Perimicropylar Regions of the Egg Exochorion in Six Genera of Dismorphiinae (Lepidoptera: Pieridae). *Zootaxa*, 4966(3): 251–289.
- Nieves-Uribe, S., J. Llorente-Bousquets y A. Flores-Gallardo. 2021b. Toward standards in practices and techniques on ootaxonomy in the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea), *Zootaxa*, 4985(3): 301–344.
- Nieves-Uribe, S., J. Llorente-Bousquets y A. Flores-Gallardo. 2022. Morfología Coriónica de dos Subespecies de *Eurema elathea* y su Comparación con *E. daira sidonia*. *Southwestern Entomologist*, 47(1): 2163–231.
- Nixon, K.C. y Q.D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 223.
- Orr, A. y R. Kitching. 2010. *The Butterflies of Australia*. Allen and Unwin, Jacana. 296 p.
- Otero, D. 1994. Early stages and natural history of *Sea sophonia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Eurytelinae). *Tropical Lepidoptera*, 5(1): 25–27.
- Owen, F.R.S. 1843. *Lectures on comparative anatomy*. Longman, Brown, Green, and Longmans. Londres. 392 p.
- Owen, F.R.S. 1846. *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton*. Printed by the author. Londres. 203 p.
- Papavero, N., J. Llorente-Bousquets y J. Minoro-Abe. 1997. *Fundamentos de biología comparada (a través de la teoría intuitiva de conjuntos) Volumen II. El Siglo XX*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 251 p.
- 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, Ciudad de México. 333 p.
- Papavero, N. y J. Llorente-Bousquets. 2006. *Principia taxonomica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen IX. La Sistemática Filogenética de Wili Hennig y la Biogeografía por Vicarianza*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 121 p.
- Papavero, N., J. Llorente-Bousquets y J. Minoro-Abe. 2009. *Fundamentos de biología comparada (a través de la Teoría Intuitiva de Conjuntos) Volumen I. De Platón a Haeckel*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 301 p.
- Pauwels L. 2008. An integrated model for conceptualising visual competence in scientific research and communication. *Visual Studies*, 23(2): 147-161.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. (pp. 21–74). En: Joysey K. A. and A.E. Friday (Eds.). *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, Londres. 442 p.
- Peirce, C.S. 1878. Illustrations of the logic of science: Deduction, induction, and hypothesis. *Popular Science Monthly* 13: 470–482.
- Peirce, C.S. 1994. *Collected papers of Charles Sanders Peirce*. Electronic edition. 5092 p.
- Pena-Martínez, A. 2016. *Identidad personal: las personas en el maravilloso mundo de la persistencia*. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Peterson, A. 1948. *Larvae of insects. An introduction to Nearctic species. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera*. Published by the author. Ohio State University, Columbus.
- Peterson, A. 1960. Photographing eggs of insects. *The Florida Entomologist*, 43(1): 1–7.

- Peterson, A. 1961. Some types of eggs deposited by moths, Heterocera– Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 44(3): 107–114.
- Peterson, A. 1962. Some eggs of moths among the Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 45(3): 109–119.
- Peterson, A. 1963a. Some eggs of moths among the Amatidae, Arctiidae, and Notodontidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46(2): 169–182.
- Peterson, A. 1963b. Egg types among moths of the Pyralidae and Phycitidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46(Supplement): 1–14.
- Peterson, A. 1964. Egg types among moths of the Noctuidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 47(2): 71–91.
- Peterson, A. 1965a. Some eggs of moths among the Olethreutidae and Tortricidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48(1): 1–8.
- Peterson, A. 1965b. Some eggs of moths among the Sphingidae, Saturniidae, and Citheroniidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48(4): 213–219.
- Peterson, A. 1966. Some eggs of moths among the Liparidae, Lasiocampidae, and Lacosomidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 49(1): 35–42.
- Peterson, A. 1967a. Some eggs of moths from several families of Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50(2): 125–132.
- Peterson, A. 1967b. Eggs of moths among the Ethmiidae, Acrolophidae and Hepialidae—Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50(3): 181–183.
- Peterson, A. 1968. Eggs of moths from additional species of Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 51(2): 83–94.
- Peterson, A. 1970. Eggs from miscellaneous species of Rhopalocera—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 53(2): 65–71.
- Plaud, S. 2010. Synoptic views vs. primal phenomena: Wittgenstein on Goethe's morphology. (pp. 31–46). En: Lemaire, E. and J. Padilla-Gálvez (Eds.). *Wittgenstein: Issues and debates*. Ontos Verlag, Frankfurt.
- Popper, K. 1957. *The poverty of historicism*. Routledge, Nueva York. 166 p.
- Popper, K. 1968. *Conjectures and refutations: The growth of scientific knowledge*. Harper & Row, Nueva York. 417 p.
- Popper, K. 1971. *The open society and its enemies*. Volume II: The High Tide of Prophecy: Hegel, Marx, and the Aftermath. Princeton University Press, Nueva Jersey, 420 pp.
- Priest, G. 1994. The structure of the paradoxes of self-reference. *Mind*, 103(409): 25-34.
- Putnam, H. 1973. Meaning and reference. *The Journal of Philosophy*, 70(19):699-711
- Putnam, H. 1994. *Las mil caras del realismo*. Paidós Ibérica, Barcelona. 161 p.
- Quine, W.V. 1951. Two dogmas of empiricism. *The Philosophical Review*, 60(1): 20–43.
- Rezende, G.L., H.C.M. Vargas, B. Moussian y E. Cohen. 2016. Composite eggshell matrices: chorionic layers and sub-chorionic cuticular envelopes. (pp. 325–366). En: Cohen E. and B. Moussian, (Eds.), *Extracellular composite matrices in Arthropods*. Springer, Cham.
- Richards, A. 2010. *The Species Problem: A Philosophical Analysis*. Cambridge University Press. Cambridge. 236 p.
- Richards, W. y R.G. Davies. 1977. *Imms' general textbook of entomology. Vol.I. Structure, Physiology and Development*. Chapman and Hall, Londres. 418 p.
- Rieppel, O. 2007. The nature of parsimony and instrumentalism in systematics. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45: 177–183.

- Rieppel, O. 2014. The early cladogenesis of cladistics (pp. 117–137). En: Hamilton, A. (Ed.). *The evolution of phylogenetics systematics*. University of California Press, Berkeley.
- Rieppel, O. 2016. *Phylogenetics Systematics. Haeckel to Hennig*. CRC Press, Boca Raton, 381 p.
- Rivera-Galicia S., S. Nieves-Urbe y J. Llorente-Bousquets. 2020. Estudio del exocorion en tres especies de Heliconiinae de México. *Southwestern Entomologist*, 45(3): 753–779.
- Salik, L.M.G., L.A.R. Leite, F.M.S. Dias, M.M. Casagrande y O.H.H. Mielke. 2015 Immature stages of *Hamadryas fornax fornax* (Hübner) (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 59: 301–306.
- Salkeld, E.H. 1973. The chorionic architecture and shell structure of *Amathes c-nigrum* (Lepidoptera: Noctuidae). *The Canadian Entomologist*, 105(1): 1–10.
- 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.
- Salmon, M. 2000. *British butterflies and their collectors*. University of California Press, Berkeley. 320 p.
- Saussure, F. 1916. *Course in general linguistics*. Bloomsbury, Londres. 328 p.
- Scudder, S.H. 1889. *The butterflies of the eastern United States and Canada with special reference to New England (tres volúmenes)*. Publicado por el autor, Cambridge. 1958 p.
- Shapiro, S. 2000. *Thinking about mathematics*. Oxford University Press, Nueva York. 308 p.
- Shirozu, T. y A. Hara. 1962. *Early stages of japanese butterflies in colour (Vol II)*. Hoikusha, Osaka. 139 p.
- Shirozu, T. y A. Hara. 1968. *Early stages of japanese butterflies in colour (Vol I)*. Hoikusha, Osaka. 142 p.
- Simpson, J. 2009. *Oxford english dictionary*. Oxford University Press, Oxford. 21728 p.
- Sider, T. 2001. *Four-dimensionalism. An ontology of persistence and yime*. Oxford University Press. Oxford. 255p.
- Smith, Robin. 2020, Aristotle's logic. En: Zalta, E. (Ed.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford University, Stanford.
- Snyder, L. 2015. *Eye of the beholder: Johannes Vermeer, Antoni van Leeuwenhoek, and the reinvention of seeing*. W.W. Norton & Company, Nueva York. 432 p.
- Snyder, L. 2023. William Whewell. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford University, Stanford.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, evolution, and inference*. The MIT Press, Cambridge. 265 p.
- Sober, E. 1989. Systematics and circularity (pp. 263–273). En: Ruse, M. (Ed.). *What the philosophy of biology is. Essays dedicated to David Hull*. Springer, Londres. 337 p.
- Sober, E. 1994. *From a biological point of view. Essays in evolutionary philosophy*. Cambridge University Press, Cambridge. 255 p.
- Sober, E. 2000. *Philosophy of biology*. Westview Press, Colorado. 236 p.
- Sober, E. 2008. *Evidence and evolution. The logic behind the science*. Cambridge University Press, Nueva York. 392 p.
- Sober, E. 2015. *Ockham's razors. A user's manual*. Cambridge University Press, Cambridge. 314 p.
- Sokal, R.R. y P.H.A. Sneath, 1963. *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Srivastava, A.K., V.A. Iconomidou, G.D. Chryssikos, V. Gionis, K. Kumar y 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.
- Srivastava, A.K. y K. Kumar. 2016. Ultrastructure of egg chorion of castor butterfly *Ariadne merione* (Cramer) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Zoologischer Anzeiger*, 263: 1–5.
- Stamos, D. 2003. *The Species Problem, Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*. Lexington Books, Lanham. 380 p.
- Stang, N.F. 2022. Kant's transcendental idealism. En: Zalta, E. (Ed.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford University, Stanford.

- Steigerwald, 2002. J. Goethe's morphology: *Urphänomene* and aesthetic appraisal. *Journal of the History of Biology*, 35: 291–328.
- Sterner, B. 2014. Historical and conceptual perspectives on Modern Systematics (pp. 89–116). En Hamilton, A. (Ed.) *The Evolution of Phylogenetics Systematics*. University of California Press, Berkley, 311 p.
- Suárez, M. 2003. Scientific representation: Against similarity and isomorphism. *International Studies in the Philosophy of Science*, 17(3): 225–244.
- Suárez, M. 2009. *Fictions in Science. Philosophical Essays on Modeling and Idealization*. Routledge, Taylor and Francis Group, Nueva York. 282 p.
- 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 Engineerin*, 6: 9–28.
- 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 plaaten opgehieldert : Verrykt met ontelbaare waarnemingen van nooit ontdekte zeldzaamhedenin de natuur*. Isaak Severinus, Boudewyn van der Aa y Pieter van der Aa, Leyden. 487 p.
- 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, Londres. 603 p.
- Telfer, W.H. 2009. Egg formation in Lepidoptera. *Journal of Insect Science*, 9(1): 1–21.
- Thomson, G. 1992. Egg surface morphology of Manioline butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Atalanta*, 23(1/2): 195–214.
- Thompson, D.W. 1959. *Growth and form*. Cambridge University Press, Cambridge. 1116 p.
- Trougakos, I.P. y L.H. Margaritis. 2008. Novel morphological and physiological aspects of insect eggs. (pp. 3–36). En: Hilker, M. and T. Meiners. (Eds.) *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Blackwell Publishing Company, Berlín.
- Van Der Poorten, G. y N. Van Der Poorten. 2016. *The butterfly fauna of Sri Lanka*. Lepodon Books. Canadá.
- Van Son, G. 1949. *The Butterflies of Southern Africa (Part I. Papilionidae and Pieridae)*. Transvaal Museum, Pretoria. 129 p.
- Vercellone, F. y S. Tedesco. 2020. *Glossary of Morphology*. Springer, Cham. 540 p.
- Vitta, M. 2003. *El sistema de las imágenes. Estética de las representaciones cotidianas*. Paidós, Barcelona. 400 p.
- Weekley, E. 1921 *An Etymological Dictionary of Modern English*. John Murray, Londres. 1659 p.
- Wheeler, Q.D. y N.I. Platnick. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). (pp. 55–69). En: Wheeler Q.D. and R. Meier (Eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press, Nueva York. 230 p.
- Whewell, W. 1840. *The philosophy of the inductive sciences, founded upon their history*. Parker, Londres. 523p. [Volume 1], 586 pp. [Volume II].
- Wiley E.O. y B.S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley-Blackwell Nueva Jersey. 406 p.
- Wiley E.O. y R.L. Mayden. 2000. A critique from the evolutionary species concept perspective. (pp. 146–158). En: Wheeler Q.D. y R. Meier (Eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press, Nueva York. 230 p.

- Williams, D. y M. Ebach. 2014. Patterson's curse, molecular homology, and the data matrix. (pp. 151–1187). En: Hamilton, A. (Ed.). *The evolution of phylogenetics systematics*. University of California Press, Berkeley.
- Willmann R. y R. Meier. 2000. Critique from the Hennigian species concept perspective. (pp. 101–118). En: Wheeler Q.D. y R. Meier (Eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press, Nueva York. 230 p.
- Wilkins, J. 2009. *Species: a history of the idea*. University of California Press. California. 306 p.
- Wilson, R. *Species: New interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge. 349 p.
- Winchester, S. 2021. *Los perfeccionistas. Cómo la precisión creó el mundo moderno*. Turner, Madrid. 367 p.
- Winsor, M. 1979. Louis Agassiz and the species question. *Studies in History of Biology* 3: 89–117.
- Winsor, M. 2001. Cain on Linnaeus: The scientist-historian as unanalysed entity. *Studies in History and Philosophy of Science*, 32(2): 239–254.
- Winsor, M. 2006 The creation of the essentialism story: An Exercise in Metahistory. *History and Philosophy of the Life Sciences* 28(2): 149-74.
- Wittgenstein, L. 1977. *Remarks on colour*. University of California Press, Berkeley. 138 p.
- Wittgenstein, L. 2004. *Investigaciones filosóficas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 547 p.
- Wittgenstein, L. 2009. *Tractatus logico-philosophicus. Investigaciones filosóficas. Sobre la certeza*. Gredos, Madrid. 830 p.
- Wright, L. 1973. Functions. *Philosophical Review*, 82(2): 139-168.
- Wright, L. 1976. *Teleological explanations. An etiological analysis of goals and functions*. University of California Press, Berkeley. 153 p.
- Young, T. 1802. The Bakerian lecture. On the theory of light and colours. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 92: 12–48.
- Zachos, F.E. 2016. *Species concepts in biology. Historical development, theoretical foundations and practical relevance*. Springer, Viena. 220 p.
- Zamora-Águila, F. 2006. *Filosofía de la imagen. Lenguaje, imagen y representación*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 365 p.