

Aspectos asociados a la variedad en los patrones de color en las alas de mariposas

Autor(a):

Laura Sofía Pedraza Cortés

Director:

Giovanny Fagua Gonzalez

Facultad de ciencias

Biología

Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

2022

Tipo de manuscrito: review

# Aspectos asociados a la variedad en los patrones de color en las alas de mariposas

Laura Sofía Pedraza<sup>1</sup>

Facultad de ciencias Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

## Resumen

Las mariposas se encuentran entre los organismos más coloridos del mundo y el color juega un papel central en muchas de sus estrategias de historia de vida. Los patrones de color de las alas de las mariposas tienen funciones ecológicas y de comportamiento que evolucionaron a través de la selección natural. El hecho de que exista una gran variedad de patrones de coloración alar es un tema que resulta relevante ahondar para comprender con precisión este fenómeno interesante y de gran alcance en biología. Por esta razón el presente trabajo, por medio de una revisión bibliográfica, determinó que la diversidad en los patrones de coloración de las alas de las mariposas está asociada principalmente a la defensa contra los depredadores y el mimetismo, la elección de pareja y las condiciones ambientales de su hábitat. De igual manera, se determinó que procesos evolutivos y adaptativos locales a las condiciones ecológicas pueden influir en la conformación de los patrones de coloración.

**Palabras clave:** “butterflies”, “chromatic variety”, “color patterns”, “coloring pattern”, “evolutionary mechanisms”, “phenotypic variations”, “mimicry”, “aposematism”, “warning color”, “selective mating”, “habitat adaptations”

## Introducción

Las mariposas son uno de los grupos de insectos más llamativos debido principalmente a la variedad de diseños que presentan sus alas, en la mayoría de los casos con gran colorido y multitud de contrastes (Ruiz, 2010). En el mundo existen 17.950 especies de mariposas (Andrade et al., 2017), que se diferencian entre sí por sus patrones alares de forma y coloración (Ruiz, 2010). La coloración es una característica fundamental de estos organismos y comprender su variación entre especies ha fascinado a los científicos desde el comienzo de la historia natural (Stelbrink, 2019). Actualmente, se acepta que los patrones de color de las alas de las mariposas tienen funciones ecológicas y de comportamiento que evolucionaron a través de la selección natural (Hiyama et al., 2012). Aun así, determinados patrones de color de las alas pueden producirse fisiológicamente en respuesta al estrés ambiental y pueden carecer de una función significativa (Hiyama et al., 2012). Estos patrones representarían una expresión extrema

de plasticidad fenotípica y eventualmente pueden ser fijados genéticamente en una población (Hiyama et al., 2012).

Reconociendo la importancia que tiene esta variedad de patrones de color en las mariposas, los estudios y trabajos de investigación realizados explicando que aspectos generales están relacionados con la diversidad de estos patrones de coloración en las diferentes especies son pocos. Por tal razón resulta relevante ahondar en estos mecanismos para comprender con precisión este fenómeno interesante y de gran alcance en biología. Por este motivo, el presente trabajo busca por medio de una revisión bibliográfica, determinar cuáles son los principales aspectos asociados a esta variedad de patrones de coloración.

## **Materiales y métodos**

Para la realización del siguiente manuscrito de artículo científico, se llevó a cabo una consulta general en bases de datos ISI Web of Science, Scopus, Scielo, Elsevier (Science Direct), EBSCO y Google Scholar, con el fin de encontrar información sobre los aspectos asociados a la variedad de patrones en la coloración en las mariposas, utilizando como filtro de búsqueda las palabras clave: “butterflies”, “chromatic variety”, “color patterns”, “coloring pattern”, “evolutionary mechanisms”, “phenotypic variations”, “mimicry”, “aposematism”, “warning color”, “selective mating”, “habitat adaptations”. Igualmente se procedió a buscar directamente en el buscador integrado de la Pontificia Universidad Javeriana a través de la siguiente ecuación de búsqueda respectivamente: TX (butterflies and (“phenotypic variations” or “chromatic variety” or “color patterns” or “coloring pattern” or “evolutionary mechanisms” or “mimicry” or “aposematism” or “warning color” or “selective mating” or “hábitat adaptations”)). Se recurrió únicamente a publicaciones académicas, con año mínimo de publicación de 1970 y a la estrategia de cita de citas, debido a la especificidad de la pregunta. Sin embargo, también se consultaron algunos artículos más antiguos, al considerarles como textos referentes necesarios de analizar. Usando la ecuación y limitando la búsqueda como anteriormente se expresó, se encontraron 14.230 publicaciones académicas en el buscador integrado de la Universidad Javeriana. A partir de los resultados obtenidos, se realizó una tabla de conocimiento con el objeto de recopilar y sintetizar toda la información que pudiera dar respuesta a la pregunta problema. Se observó la existencia de una gran variedad de trabajos de investigación que mostraban factores ecológicos, moleculares y genéticos que estarían asociados a la variedad de patrones de coloración en las alas de las mariposas. A pesar de haber otros factores, el presente trabajo se orientó a factores ecológicos y comportamentales, debido a lo anterior solo un número reducido de material bibliográfico (38) se seleccionó para la revisión final.

## **Resultados**

Una vez se realizó la revisión de la literatura y la recopilación de datos obtenidos en diferentes estudios que buscaban determinar aspectos que estuvieran asociados a la variedad del color de las alas de las mariposas, se obtuvieron los siguientes resultados sobre tres importantes aspectos que podrían influir en la variedad cromática en este grupo de organismos.

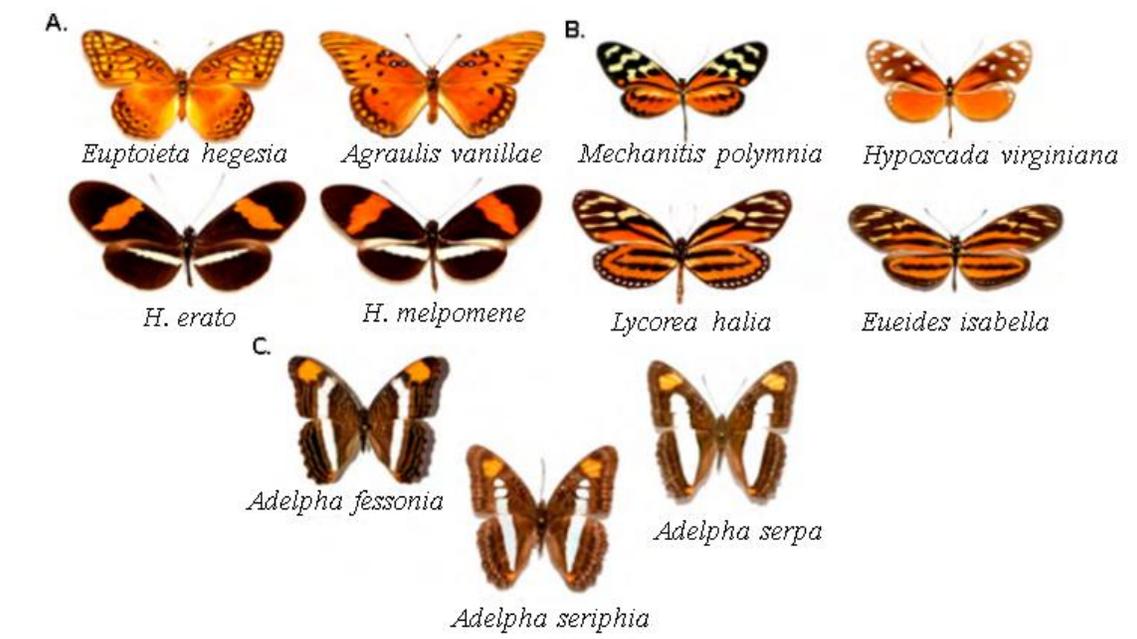
### **1. Interacciones depredador-presa**

La depredación ejerce una fuerte selección en los patrones de color de las alas de las mariposas, lo que ha llevado a la evolución de estrategias de defensa fundamentadas en su coloración, como es el caso del aposematismo, que se basa en anunciar defensas químicas con señales de advertencia conspicuas como patrones coloridos (Elías, 2019) y el mimetismo, que es un método de defensa en el cual una especie posee una coloración semejante a otra, considerada aposemática, con el fin de advertir o engañar a los depredadores; dependiendo de esto, el mimetismo puede ser batesiano o mülleriano (Franks & Noble, 2002). Estas estrategias reducen el riesgo de depredación en las especies de presa (Gaintonde et al., 2018) y son casos representativos de adaptación, lo que resulta fundamental para comprender la diversidad y complejidad de las estructuras morfológicas (Suzuki et al., 2019).

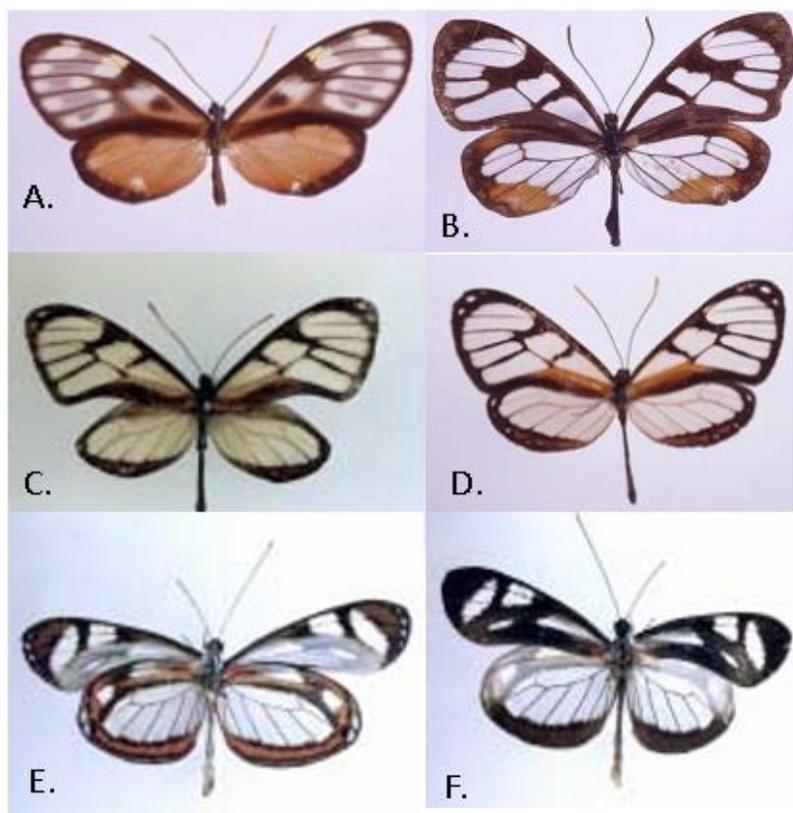
#### **1.1 Aposematismo y mimetismo**

Los colores brillantes, por lo general, son presentados por mariposas no consumibles. Estos colores sirven como advertencia sobre su toxicidad y son denominados aposemáticos. Como consecuencia, los depredadores aprenderán a no atacar mariposas que presenten estas coloraciones brillantes, pues van a relacionar las características venenosas con los patrones de coloración, lo que hará que estas especies sufran menos depredación (García et al., 2002). Cuando hay diferentes especies tóxicas que presentan patrones de coloración similares se le conoce como mimetismo mülleriano. Este tipo de mimetismo está comúnmente presente entre los papilionidos (Durán et al., 2012) y en Nymphalidae, las subfamilias Danainae, Heliconiinae e Ithomiinae (García et al., 2002). El mimetismo batesiano hace referencia al caso de las especies que imitan la coloración aposemática pero si pueden ser consumidos por el depredador, sin embargo, a causa de su notable similitud con la coloración de especies no consumibles, obtienen una ventaja anti depredatoria (García et al., 2002).

Estos mecanismos de protección fomentan la existencia de numerosos patrones de coloración en las alas de las mariposas como es el caso de las mariposas *Heliconius*; estas exhiben una inmensa diversidad de colores tanto dentro como entre especies y pueden tener hasta 5 patrones de color aposemáticos diferentes, que están segregados por hábitat en el bosque (Seymour et al., 2018). En varias especies de este género se encuentra un “patrón de tigre” como por ejemplo en *H. numata*, *H. hecale* y *H. ismenius* (Mollema, 2018). Esta variedad de patrones de color también se puede observar en los complejos miméticos que encontraron Sorto & Ernesto (2013) en el Parque Nacional Walter Thilo Deininger en El Salvador (Fig. 1) y Arango (2005) en el municipio de Pueblo Rico, departamento del Risaralda, Colombia (Fig. 2).

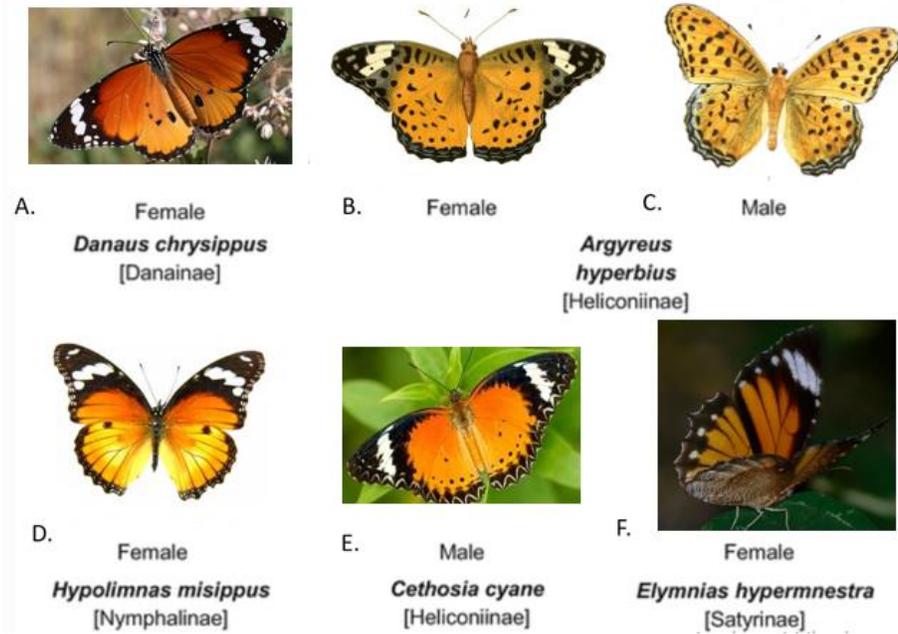


**Fig. 1.** Complejos miméticos encontrados en El Parque Nacional Walter Thilo Deininger (A) Complejo mimético *Heliconius*; (B) Complejo mimético *Ithomidos- Heliconius*; (C) Complejo mimético *Adelpha*. Imágenes tomadas de: Sorto & Ernesto (2013)



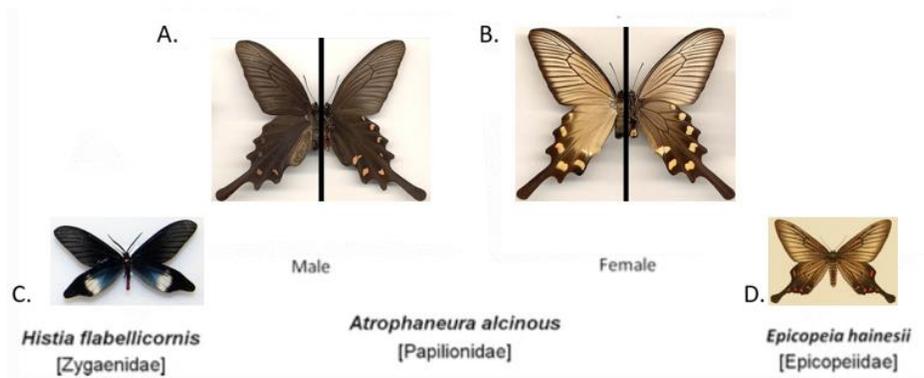
**Fig. 2.** (A) *Pteronimia latilla* Hewitson, 1854 (Modelo); (B) *Ithomia* sp (Modelo); (C) *Ithomia alienassa* Haensch, 1905 (Modelo) forma marrón; (D) *Ithomia alienassa* Haensch, 1905 (Modelo) forma blanquecina; (E) *Dismorphia theonoe* (Hew) (Copia) forma marrón; (F) *Dismorphia theonoe* (Hew) (Copia) forma blanquecina. (Arango, 2005).

Dentro de los complejos miméticos también pueden presentarse casos únicos de dimorfismos sexuales en los patrones de coloración, así lo pudo determinar Nishida (2017). Este es el caso del anillo de mimetismo del tigre *Danaus* (Fig. 3), donde *Argyreus hyperbius* es sexualmente dimórfica y las hembras tienen patrones similares a *D. chrysippus* pero con manchas negras adicionales dispersas en las alas dorsales (Fig. 3). Lo mismo pasa con las especies *H. misippus* y *E. hypermnestra* (Fig.3 D, E), puesto que solo las hembras son miméticas de *D. chrysippus*. Los casos anteriores son ejemplos de imitadores dimórficos limitados a las hembras (Nishida, 2017).



**Fig. 3.** Anillo de mimetismo del tigre *Danaus*. (Nishida, 2017)

Así mismo, en el complejo de mimetismo de cola de golondrina de cuerpo rojo (Fig. 4), *Atrophaneura alcinous* (Papilionidae: Papilioninae) exhibe dimorfismo sexual, ya que las alas dorsales de los machos son de color negro azabache (Fig. 4A), mientras que las de las hembras son grises o marrón ahumado con algunas variaciones en el grado de oscuridad (Fig.4B). Las alas traseras inferiores tienen colas largas y una hilera de manchas rosadas o anaranjadas en el borde en ambos sexos (Nishida, 2017).



**Fig. 4.** Anillo de mimetismo de cola de golondrina de cuerpo rojo (Nishida, 2017). Especies C y D corresponden a lepidópteros no papilionoideos.

Estos complejos o anillos miméticos son una evidencia de la gran diversidad de patrones de color, patrones que serán importantes en la interacción que tengan con sus depredadores, puesto que les

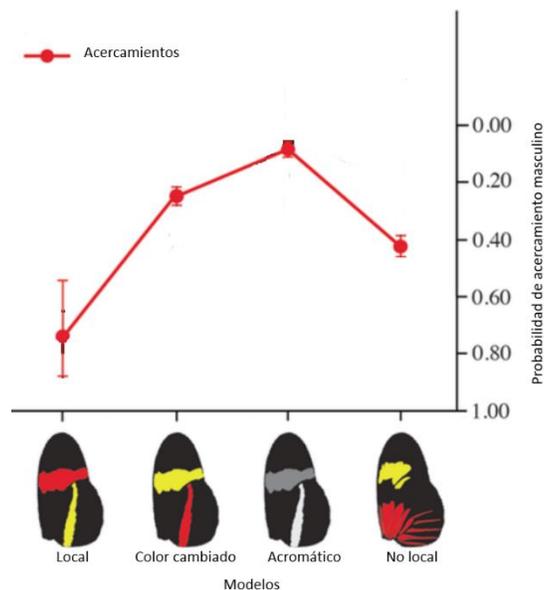
permitirán sacar ventaja de aquellos que son aposemáticos, ya que al imitarlos y parecerse a ellos logran evitar que se los coman al confundirlos con los verdaderos.

## 2. Comunicación intraespecífica

### 2.1 Preferencias de pareja y apareamiento selectivo

Estudios de laboratorio revelan que el patrón de coloración también juega un papel importante en el apareamiento asociativo positivo mediado por selección sexual (Giraldo, 2002; Jiggins et al., 2001). Salcedo (2003), con experimentos de acercamiento y cortejo, observó que los machos de *H. m. melpomene*, *H. c. cordula* y *H. heurippa* mostraban preferencia por su propio patrón de coloración. Lo mismo ocurrió con las especies *H. himera* y *H. erato*, los machos de ambas especies mostraron una preferencia y fueron más propensos a acercarse a las hembras que comparten su propio patrón de color (Merrill et al., 2014).

En otro estudio realizado por Finkbeiner et al. (2014), donde buscaban identificar las contribuciones relativas de los componentes de color y patrón en la preferencia de pareja, llevaron a cabo experimentos de elección de pareja con machos de *H. erato*. Para esto a los machos se les presentó cuatro modelos de mariposas artificiales: un modelo de fenotipo local, un modelo de cambio de color (en el que los colores de las bandas del ala anterior y posterior se intercambiaron entre sí), un modelo acromático (sin color: solo negro, blanco y gris) y un modelo no local que se parecía a *H. erato emma* pero contenía los mismos rojos y amarillos que el *H. erato petiverana* local (Fig. 5).



**Fig. 5.** Probabilidades de acercamiento masculino a los cuatro modelos de mariposas artificiales. Imagen tomada de: Finkbeiner et al. (2014)

Con respecto al patrón de coloración, Finkbeiner et al. (2014) encontraron que el tipo de modelo local fue el más efectivo para inducir el comportamiento de apareamiento en los machos, resultados que respaldan los comportamientos observados por Salcedo (2003) y Merrill et al. (2014), puesto que los machos van a preferir hembras con patrones de coloración similares a los suyos. Sin embargo, también notaron una notable preferencia por el modelo no local, seguido del modelo de color cambiado (Fig. 5). Aunque tanto el tipo de modelo con cambio de color como el no local presentaban bandas amarillas en las alas delanteras, el modelo no local tenía una mayor superficie de rojo en el ala trasera que el modelo con cambio de color, lo que podría dar explicación a la diferencia de preferencia por parte de *H. erato* puesto que estudios previos han demostrado que las mariposas *Heliconius* macho se sienten fuertemente atraídas por el color que se encuentra en la banda anterior (Kronforst et al., 2006; Merrill et al., 2011b como lo cita Finkbeiner et al., 2014), que en este caso es rojo, por lo que es posible que esta preferencia se deba en parte a una mayor área de rojo en las alas (Finkbeiner et al., 2014).

Las anteriores observaciones comprueban que el patrón de coloración alar es uno de los aspectos más importantes para el apareamiento en especies del género *Heliconius*.

### **3. Hábitat y condiciones ambientales**

Los colores o los patrones de colores también estarán asociados al hábitat y los componentes ambientales que en este destaquen como el clima, la elevación y el estrés ambiental. Talloen et al. (2004), lograron determinar que el color alar de las mariposas *Pararge aegeria* va a depender del nivel de estrés ambiental al que hayan sido sometidas las plantas hospederas en los que los individuos se criaron. En su estudio, ellos observaron que *P. aegeria* desarrollaban menos melanina en las partes basales de sus alas cuando se criaron en plantas hospedantes estresadas por la sequía. Estos resultados permiten inferir que la melanina es realmente costosa de sintetizar y que las diferencias en la calidad ambiental pueden inducir una variación fenotípica en la coloración del ala (Talloen et al., 2004). Se ha demostrado que los cambios ambientales repentinos van a afectar las estrategias de coloración en las mariposas, es el caso de las mariposas de la selva Amazónica, pues su coloración se ha visto afectada por la deforestación. La investigación realizada por Spaniol et al. (2020), pudo determinar que en la selva Amazónica la variedad en los patrones de color de las alas entre las especies fue menor en los hábitats perturbados por el hombre, lo que indica que los hábitats de bosques bien estructurados pueden albergar conjuntos de mariposas con características fenotípicas y colores más diversos.

La elevación también va a desempeñar un importante papel en la coloración de las alas, o así lo demuestra Ellers & Boggs (2002), quienes estudiaron el grado de melanización en las mariposas *Colias* dependiendo de la altitud y determinaron que los individuos de la población de elevaciones altas (2920 msnm) eran significativamente más oscuros que los individuos de hábitats de elevaciones bajas.

Otros estudios han demostrado que el clima también será un factor importante en el desarrollo de patrones de coloración en algunas especies de mariposas. *Junonia coenia* es un caso particular ya que su coloración varía dependiendo la época del año en que eclosionan sus huevos y se desarrollan sus larvas. Si las larvas se desarrollan temprano en el año, cuando los días son más cortos y fríos, las mariposas alcanzan la madurez en verano con alas color canela. Pero si las larvas se desarrollan más tarde en el año, cuando los días son más largos y cálidos, las mariposas maduran en otoño con alas rojizas. (Ramanujan, 2020). Stelbrink y colaboradores (2019), analizaron la coloración de casi todas las especies de mariposas de América del Norte y Europa, encontrando que los patrones de mariposas en regiones más frías y húmedas eran generalmente de color más oscuro que los patrones en regiones más cálidas y menos húmedas. Aunque estas relaciones diferían en detalle entre las familias, las tendencias generales dentro de las familias en los dos continentes fueron similares.

## **Discusión**

La gran variedad de patrones de coloración en las alas de las mariposas está relacionada con variables que corresponden a mecanismos evolutivos y de adaptación (Nijhout, 1981). Esto ocurre cuando una especie ha existido en un sitio el tiempo suficiente para adaptarse a una región y a las especies con las que interactúa (Winhard, 1996). En el caso de las estrategias antidepredatorias, el cambio de coloración no aposemática a aposemática ocurrió hace tanto tiempo que puede ser inútil especular sobre cómo surgieron por primera vez los colores de advertencia (Mallet & Singer, 1987). Aun así, la evolución de nuevos colores en subespecies de mariposas aposemáticas es muy común (Mallet & Singer, 1987). La existencia y el mantenimiento de la gran variedad de anillos miméticos aparentemente se debe a que los modelos clave no logran converger, mientras que los imitadores desagradables, que evolucionan más rápido, evolucionan hacia los patrones de color de los modelos (Mallet & Gilbert, 1995). Una coloración de advertencia sólo es eficiente cuando la mayoría de la población con dicha coloración tiene la característica desagradable al predador; cuando los miméticos comestibles superan la proporción del aposemático, los depredadores optarán por arriesgarse a comer lo que parece desagradable, ya que la probabilidad de obtener alimento digerible es alta. Esto genera un equilibrio dinámico entre los imitadores y su modelo que es muy susceptible a variaciones locales. El mantenimiento de la diversidad

mimética se vería favorecido por el hábitat y las diferencias en el comportamiento entre los anillos miméticos, siempre que se encuentren expuestos a diferentes conjuntos de depredadores en diferentes hábitats (Mallet & Gilbert, 1995), albergando así diferentes patrones de color con modelos locales diferentes definidos por azar.

Por otra parte, el color de las alas será un importante canal de comunicación sexual; por lo tanto, está sujeto a una fuerte presión evolutiva porque los individuos con el color “incorrecto” tienen menos posibilidades de transmitir sus genes a la descendencia (Piszter et al., 2016). El patrón de coloración puede proporcionar pistas sobre la condición física o fisiológica del criador, sus habilidades como recolector o padre afectuoso, la calidad de su territorio, o la calidad o compatibilidad potencial de su genoma (Kemp, 2011). El apareamiento selectivo por parte de las mariposas miméticas es una probable consecuencia de la selección contra híbridos no miméticos, por ende, los cambios en el patrón de coloración podrían provocar un aislamiento reproductivo posterior y previo al apareamiento y en última instancia podría llevar a la especiación (Elías, 2019).

Las diferencias de coloración alar en las mariposas según la elevación y el clima al que este sometida la región habitada por los distintos especímenes pueden deberse a una adaptación a su entorno, pues estos patrones serán importantes para la termorregulación (Monteiro et al., 2010). Por ejemplo, en *Colias*, la melanización es esencial en la termorregulación porque las alas más oscuras absorben más luz solar y permiten tomar el sol lateralmente (Eilers & Boggs 2002). El color oscuro de la base de sus alas retiene mejor la radiación solar, y por tanto les ayuda a aumentar la temperatura corporal (Ruiz, 2010). Esto podría explicar el hecho de que en las regiones más frías y con mayor elevación las mariposas desarrollen patrones de coloración más oscuros, permitiendo así que los individuos logren absorber más luz solar y así adaptarse a estas condiciones ambientales. Para el caso particular de *Junonia coenia*, se tiene evidencia que muestra que las alas de color rojo oscuro, que se ven en el otoño, van a ayudar a la regulación de la temperatura y a camuflarse con su entorno puesto que para esta época las hojas cambian de color (van der Burg et al., 2020).

Las mariposas de un grupo de especies regionales están bajo selección por una menor diversidad en sus colores debido a la interferencia humana (Spaniol et al., 2020). El hecho de perturbar y degradar el hábitat de estas especies puede alterar la composición de los depredadores y permitir que un mayor número de depredadores ingenuos ingresen al área forestal (Spaniol et al., 2020), promoviendo así un cambio en la diversidad de mariposas. Cualquiera que sea el tipo de interacción, las características ambientales pueden producir efectos en los conjuntos de especies.

Los patrones de coloración median la relación entre un organismo y su entorno de manera importante (Cuthill et al., 2017) y pueden haber evolucionado debido a su función como señales visuales (Kemp & Rutowski, 2011). En algunos casos las señales tendrán una función defensiva, en otros casos, los patrones de color pueden anunciar la identidad o la viabilidad reproductiva en la selección de la pareja, o pueden proporcionar información sobre las condiciones y la calidad del territorio en el que habitan dichos organismos (Kemp & Rutowski, 2011). Entonces estos patrones, en principio, responderían principalmente a tres tipos de presión selectiva diferentes: depredación, selección sexual y “coloración” del entorno. La presión de los tres, con fuerte influencia de las variaciones locales, contribuyen a promover la generación de los varios patrones de coloración que están diversificados entre las mariposas.

## **Conclusión**

La variedad en los patrones de coloración de las alas de las mariposas estaría asociada principalmente a tres eventos promotores: la defensa contra los depredadores y el mimetismo, la elección de pareja y las condiciones ambientales del hábitat.

## **Agradecimientos**

A Giovanni Fagua por su acompañamiento y colaboración en la elaboración de manuscrito de artículo científico. A Igor Dimitri Forero por su colaboración en la búsqueda de artículos y publicaciones académicas que fueron realmente muy útiles. A Alba Sofía Cortés, Francisco Pedraza Vásquez y Francisco Alberto Cifuentes por su apoyo durante el estudio.

## **Referencias**

1. Andrade, M.G., Campos, L.R., González, L.A. & Pulido, H.W. Santa María mariposas alas y color. Serie de Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales No. 2. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia. 248 p
2. Arango, L. (2005). Identificación de las especies miméticas de mariposas en la reserva natural Karagabí y el jardín botánico de Pueblo Rico, Risaralda. Universidad de Caldas. Boletín sociedad entomológica arangonesa, 303-307.
3. Cuthill, I. C., Allen, W. L., Arbuckle, K., Caspers, B., Chaplin, G., Hauber, M. E., ... & Caro, T. (2017). The biology of color. *Science*, 357(6350).

4. Durán, J., Fagua, G., Robles, J., & Gil, E. (2012). Sequestration of aristolochic acid I from *Aristolochia pilosa* by *Mapeta xanthomelas* Walker, 1863. *Journal of chemical ecology*, 38(10), 1285-1288.
5. Elias, M. (2019). Evolution of aposematism and mimicry in butterflies: causes, consequences and paradoxes. *Comptes Rendus Biologies*, 342(7-8), 256-258.
6. Elias, M., & Joron, M. (2015). Mimicry in *Heliconius* and *Ithomiini* butterflies: the profound consequences of an adaptation. *BIO Web of Conferences*. DOI:10.1051/bioconf/20150400008 .
7. Ellers, J., & Boggs, C. L. (2002). The evolution of wing color in *Colias* butterflies: heritability, sex linkage, and population divergence. *Evolution*, 56(4), 836-840
8. Ellers, J., & Boggs, C. (2004). Functional ecological implications of intraspecific differences in wing melanization in *Colias* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82, 79-87. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00319.x>
9. Finkbeiner, S. D., Briscoe, A. D., & Reed, R. D. (2014). Warning signals are seductive: relative contributions of color and pattern to predator avoidance and mate attraction in *Heliconius* butterflies. *Evolution*, 68(12), 3410-3420.
10. Franks, D. W., & Noble, J. (2002). Conditions for the evolution of mimicry. In *ICSAB: Proceedings of the seventh international conference on simulation of adaptive behavior on From animals to animats* (pp. 353-354).
11. Gaitonde, N., Joshi, J., & Kunte, K. (2018). Evolution of ontogenic change in color defenses of swallowtail butterflies. *Ecology and Evolution*, 8(19), 9751-9763.
12. García, C. A., Constantino, L. M., Heredia, M. D. & Kattan, G. (2002). *Mariposas Comunes de la Cordillera Central. Guía de campo Mariposas Comunes de la Cordillera Central*. ISBN: 958-33-3190-2
13. Giraldo, S. (2002). Importancia del patrón de coloración en la especiación entre *Heliconius H. melpomene* y *Heliconius heurippa*. [Tesis de pregrado]. Universidad de los Andes.
14. Hiyama, A., Taira, W., & Otaki, J. M. (2012). Color-pattern evolution in response to environmental stress in butterflies. *Frontiers in genetics*, 3, 15.
15. Jiggins. C., Naisbit, R., Coe, L. & Marllet. (2001). Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature*, 411(6835), 302-305.
16. Kemp, D. J., & Rutowski, R. L. (2011). The role of coloration in mate choice and sexual interactions in butterflies. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 43, pp. 55-92). Academic Press.

17. Mallet, J., & Gilbert Jr, L. E. (1995). Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55(2), 159-180.
18. Merrill, R. M., Chia, A., & Nadeau, N. J. (2014). Divergent warning patterns contribute to assortative mating between incipient *Heliconius* species. *Ecology and Evolution*, 4(7), 911-917.
19. Mollema, W. (2018). Mimicry in butterflies. [Tesis de licenciatura]. University of Groningen. <http://fse.studenttheses.ub.rug.nl/id/eprint/17886>.
20. Monteiro, A., & Prudic, K. M. (2010). Multiple approaches to study color pattern evolution in butterflies. *Trends in Evolutionary Biology*, 2(1), e2-e2.
21. Nijhout, H. F. (1981). The color patterns of butterflies and moths. *Scientific American*, 245(5), 140-153.
22. Nishida, R. (2017). Chemical ecology of poisonous butterflies: Model or mimic? A paradox of sexual dimorphisms in Müllerian mimicry. *Diversity and evolution of butterfly wing patterns*, 205-220
23. Otaki, J. M. (2008). Phenotypic plasticity of wing color patterns revealed by temperature and chemical applications in a nymphalid butterfly *Vanessa indica*. *Journal of Thermal Biology*, 33(2), 128-139.
24. Otaki, J. M. (2008). Physiologically induced color-pattern changes in butterfly wings: mechanistic and evolutionary implications. *Journal of insect physiology*, 54(7), 1099-1112
25. Otaki, J. M. (2009). Color-pattern analysis of parafocal elements in butterfly wings. *Entomological Science*, 12(1), 74-83
26. Piszter, G., Kertész, K., Bálint, Z., & Biró, L. P. (2016). Variability of the structural coloration in two butterfly species with different prezygotic mating strategies. *PLoS One*, 11(11), e0165857. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165857>
27. Ramanujan, K. (2020). Genes that shift butterfly wing colors identified. Cornell University. Tomado de: <https://news.cornell.edu/stories/2020/11/genes-shift-butterfly-wing-colors-identified>
28. Ruiz, M. (2010). El color de las mariposas. *Revista Danaus*. 1. 2-5
29. Salazar, J.A. (2008). Mariposas colombianas X apuntes sobre la variación cromática en hembras de *Pterourus cacicus* Lucas, 1852 (Lepidóptera: Apilionidae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 12 (1), 143-156.
30. Salcedo Porras, C. (2003). Importancia del patrón de coloración en la especiación de *Heliconius heurippa* (Lepidóptera: Nymphalidae). [Trabajo de grado, Universidad de los Andes]. <http://hdl.handle.net/1992/15949>

31. Seymoure, B. M., Raymundo, A., McGraw, K. J., Owen McMillan, W., & Rutowski, R. L. (2018). Environment-dependent attack rates of cryptic and aposematic butterflies. *Current zoology*, 64(5), 663-669.
32. Sorto, L., & Ernesto, R. (2013). Catálogo de especies de mariposas diurnas miméticas y con coloración críptica de la quebrada “La Chanseñora” del parque nacional Walter Thilo Deininger, El Salvador. Universidad de El Salvador. <http://ri.ues.edu.sv/3176/>
33. Spaniol, R. L., Mendonca, M. D. S., Hartz, S. M., Iserhard, C. A., & Stevens, M. (2020). Discolouring the Amazon Rainforest: how deforestation is affecting butterfly coloration. *Biodiversity and Conservation*, 29(9), 2821-2838
34. Stelbrink, P., Pinkert, S., Brunzel, S., Kerr, J., Wheat, C. W., Brandl, R., & Zeuss, D. (2019). Colour lightness of butterfly assemblages across North America and Europe. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
35. Suzuki, T. K., Tomita, S., & Sezutsu, H. (2019). Multicomponent structures in camouflage and mimicry in butterfly wing patterns. *Journal of Morphology*, 280(1), 149-166.
36. Talloen, W., Dyck, H. V., & Lens, L. (2004). The cost of melanization: Butterfly wing coloration under environmental stress. *Evolution*, 58(2), 360-366.
37. Van der Burg, K., Lewis, J., Brack, B., Fandino, R., Mazo-Vargas, A. & Reed, R. (2020). Arquitectura genómica de un patrón de color estacional asimilado genéticamente. *Ciencia*, 370 (6517), 721-725.
38. Winhard, W. 1996. Convergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern Freilanduntersuchungen in Asien, Africa und Lateinamerika. *Spixiana Zeitschrift für Zoologie*. Supplement 21 München, 01. November 1996. pag 113, 115.