

**ESTUDIO DEL POLIMORFISMO CROMÁTICO EN
LAPARUS DORIS OBSCURUS Y DETERMINACIÓN DE LA
FRECUENCIA FENOTÍPICA MEDIANTE CRUZAMIENTOS
INTRAESPECÍFICOS DE TRES POBLACIONES EN EL
DEPARTAMENTO DEL VALLE Y CALDAS - COLOMBIA
(Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconinae)***

Luis M. Constantino¹
Zulma N. Gil²
Germán Corredor³

Resumen

Se describe por primera vez el ciclo de vida de la mariposa *Laparus doris obscurus* en Colombia. Igualmente se estudió el polimorfismo cromático a nivel de laboratorio de tres poblaciones de *L. doris obscurus* en Colombia, provenientes de tres regiones geográficamente y altitudinalmente distintas del departamento del Valle y de Caldas, con el fin de obtener información biológica y entender el mecanismo de acción que genera la variación cromática que se da naturalmente en algunas poblaciones polimórficas de esta mariposa en el país. Para determinar las frecuencias de los diferentes fenotipos obtenidos de una misma camada, se establecieron colonias de *L. doris* en jaulas de cría en el zoológico de Cali, Valle y en Cenicafé Chinchiná, Caldas obtenidas a partir de pies parentales de 3 localidades de colecta (Lago Calima, Valle; el bosque municipal (Cali, Valle) y Planalto, Chinchiná, Caldas). Se estudiaron los ciclos de vida de la especie bajo condiciones de laboratorio. La duración promedio de la fase de huevo fue de 4.1 días, la fase larval fue de 3.1, 3.3, 4.1, 4.3 y 5.0 días respectivamente para cada instar, el estado de prepupa cede 1 día y el estado de pupa 9 días para un ciclo de vida total de 33.9 días. La oviposición promedio fue de 250-300 posturas colocadas de manera gregaria por cada hembra en cautiverio. De una misma camada de huevos se obtuvieron 6 formas diferentes de adultos independientemente del sexo (no hubo dimorfismo sexual entre los diferentes fenotipos obtenidos). Para cada una de las poblaciones, se obtuvieron series de individuos adultos de generación F1 y F2 bajo condiciones de laboratorio a partir de un cruce del fenotipo macho azul con banda amarilla y el fenotipo hembra azul con banda amarilla, dando como resultado diferentes frecuencias de 6 formas distintas, que se agruparon según su patrón de coloración y forma: individuos heterocigotos que expresaron el patrón de banda amarilla en las alas anteriores (AA) y mancha en forma de rayos de color azul, verde o rojo en las alas posteriores (AP), igualmente individuos homocigotos que no expresaron la banda amarilla en las AA pero sí la

* Recibido el 10 de abril de 2005, aceptado el 12 de agosto de 2005.

¹ Cenicafé

² Museo Marcial Benavides Disciplina de Entomología, Cenicafé.

³ Fundación Zoológica de Cali.

mancha en forma de rayos de color azul, verde o rojo en las AP. Para la localidad de Calima la proporción de las frecuencias de la generación F2 obtenidas para 72 individuos en laboratorio fue la siguiente: heterocigotos 29.1 azules, 23.6 verdes, y 1.3 rojos y homocigotos 27.7 azules, 16.6 verdes y 1.3 rojos. Para la localidad de Planalto, las frecuencias de la generación F2 obtenidas para 142 individuos en laboratorio fue la siguiente: heterocigotos 42.9 verdes, 18.3 azules, 3.5 rojos y 0.7 rojo ladrillo y homocigotos 17.6 verdes, 15.5 azules y 1.4 rojos. Para la localidad de Cali, las frecuencias de la generación F2 obtenidas para 55 individuos en laboratorio fué la siguiente: heterocigotos 40.0 azules y 32.7 verdes y homocigotos 16.3 azules y 10.9 verdes, siendo Cali la única localidad donde no se obtuvo la forma roja. Estas diferencias en la frecuencia de expresión de la forma roja y azul entre ambas localidades son explicadas por la presencia o ausencia de sus co-modelos miméticos, *Heliconius sara* y *H. clysonimus* respectivamente. No se encontró co-modelo mimético para la forma verde. Los resultados de este estudio constituyen la evidencia que demuestra por primera vez que el polimorfismo cromático presente en poblaciones silvestres de *L. doris obscurus* es de tipo genético y no es producto de la variación a causa de factores climáticos, ambientales, altitudinales, estacionales, alimenticios, sexuales, geográficos o producto de la hibridación interespecífica como se presumía por otros autores, ya que el trabajo se realizó con individuos provenientes de varias localidades correspondientes a la misma raza biogeográfica (*obscurus*) endémica del valle geográfico del río Cauca. Esta evidencia además demuestra que las 6 formas obtenidas en laboratorio son en verdad co-específicas y forman poblaciones interfértiles en los sitios estudiados.

Palabras clave

Biología, Genética, Polimorfismo cromático, *Laparus doris obscurus*, *Heliconius sara*, *Heliconius clysonimus*, Valle, Caldas, Colombia

Abstract

The life cycle of the butterfly *Laparus doris obscurus* is described for the first time in Colombia. Also the chromatic polymorphism of three populations of *L. doris obscurus* were studied under laboratory conditions in Colombia, proceeding from three regions geographically and altitudinally different from the department of Valle and Caldas, with the purpose was to obtain biological information and to understand the action mechanism that generates the chromatic variability that is given naturally in some polymorphic populations of this butterfly in the country. In order to determine the frequencies of the different phenotypes obtained from a same F1 brood, colonies of *L. doris* were established in breeding cages in the Cali zoo, Valle and in Cenicafé, Chinchiná, Caldas, obtained from wild-caught females from 3 localities (Lago Calima, bosque Municipal in Cali, Valle and Planalto in Chinchiná, Caldas). The life cycle of the species were studied under laboratory conditions. The average duration of the egg stage was 4 days, the larval stage was 3.1, 3.3, 4.1, 4.3 and 5.0 days respectively for each instar, the stage of prepupa was 1 day and the pupal stage was 9 days, for a total life cycle of 33.9 days. The oviposition average was of 250-300 eggs placed in a gregarious way for each female in captivity. From the same broods of eggs, 6 different forms of adults were obtained independently of the sex (there was not sexual dimorphism among the different phenotypes obtained). For each population, series of adult individuals of generation F1 and F2 were obtained

Estudio del polimorfismo cromático en *Laparus doris obscurus* y determinación de la frecuencia fenotípica mediante cruzamientos intraespecíficos de tres poblaciones en el departamento del Valle y Caldas - Colombia. (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconinae)*

under laboratory conditions starting from a crossing of a blue male phenotype with yellow band and a blue female phenotype with yellow band, giving different frequencies in 6 different forms that were grouped according to their pattern of coloration and form: heterozygotes individuals that expressed the yellow band pattern on the fore wings (FW) and a ray pattern of blue, green or red color in the hind wings (HW), also homozygotes individuals that did not expressed the yellow band in the FW but expressed the ray pattern of blue, green or red color in the HW. For the locality at Calima the proportion of the frequencies of the generation F2 obtained for 72 individuals in laboratory was as follows: heterozygotes 29.1 blue, 23.6 green, and 1.3 red and homozygotes 27.7 blue, 16.6 green and 1.3 red. For the locality at Planalto, the proportion of the frequencies of the generation F2 obtained for 142 individuals in laboratory was as follows: heterozygotes 42.9 green, 18.3 blue, 3.5 red and 0.7 red-brick and homozygotes 17.6 green, 15.5 blue, and 1.4 red. For the locality at Cali, the proportion of the frequencies of the generation F2 obtained for 55 individuals in laboratory was as follows: heterozygotes 40.0 blue and 32.7 green and homozygotes 16.3 blue and 10.9 green, being Cali the only locality where the red form was not expressed. These differences in the frequency of expression in the red and blue form among both localities are explained respectively by the presence or absence of their comimetic models, *Heliconius sara* and *H. clysonimus*. There was not a comimetic model for the green form. The results of this study constitute the evidence that demonstrates for the first time that the chromatic polymorphism present in wild populations of *L. doris obscurus* is due to a genetic factor and it is not a product of a variation due to climatic, environmental, altitudinal, seasonal, nutritional, sexual or geographical factors, nor a product of an interspecific hybridization as presumed by several authors, since the work was carried out with individuals coming from several localities corresponding to the same biogeographic race (*obscurus*) endemic to the geographic Cauca river valley. Such evidence also demonstrates that the 6 forms obtained in laboratory are indeed conspecific and form single interbreeding populations in the sites studied.

Key word

Biology, Genetics, Chromatic polymorphism, *Laparus doris obscurus*, *Heliconius sara*, *Heliconius clysonimus*, Valle, Caldas, Colombia.

INTRODUCCIÓN

El polimorfismo cromático que presenta el heliconino de rayos *Laparus doris obscurus* Weymer, 1890 (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconinae) es asombroso y es considerado como uno de los casos de variación más extraordinarios que se presentan en poblaciones silvestres de una mariposa. *L. doris*, anteriormente incluida en el género *Heliconius*, se diferencia de este último por la forma de la venación de sus alas, por diferencias en el número de cromosomas, por diferencias en los estados inmaduros sobre todo en particular las pupas que son lisas, alargadas y redondeadas, carecen de apéndices en la cápsula cefálica, no presentan manchas plateadas en el

dorso del tórax y no tienen espinas en el margen alar y el abdomen (BROWN, 1981). Para la región neotropical se reconocen varias subespecies de *L. doris* que se diferencian por la forma de los rayos de color en las alas posteriores, independientemente de las diferentes formas de color presentes que pueden ser verde, azul o rojo o la combinación de todos. Según BROWN (1979) existen 8 subespecies conocidas: *L. doris transiens* Staudinger, 1896 del refugio Guatemala (sur de Mejico hasta Guatemala); *L. doris viridis* Staudinger, 1885 y la forma *luminosus* Riffarth, 1901 del refugio Chiriquí (Nicaragua-Costa Rica); *L. doris eratonius* Staudinger, 1896 y la forma *viridanus* Stichel, 1906 del refugio Nechí (Centro de Colombia, Magdalena Medio, sur de Bolívar, valle del río Magdalena); *L. doris aristomache* Riffarth, 1901 del refugio Chimborazo (Sur Occidente de Colombia y occidente de Ecuador); *L. doris obscurus* Weymer, 1890 del refugio Cauca (valle geográfico del río Cauca en Colombia); *L. doris delila* (Hubner, 1813) del refugio Tapajós (oriente de Brazil); *L. doris metharmina* Staudinger, 1896 (Alto Amazonas, Perú, Brasil, Colombia) y *L. doris doris* (Linnaeus, 1771) para la Amazonía en general.

De estas razas, la subespecie *L. doris obscurus* corresponde de acuerdo a su distribución biogeográfica y al patrón de rayas en las alas posteriores con los especímenes estudiados en tres localidades de la vertiente del río Cauca en Colombia (GARCIA, CONSTANTINO, HEREDIA & KATTAN, 2002.)

De acuerdo a la revisión bibliográfica, la mayoría de trabajos con *L. doris* se limitan simplemente a estudios biogeográficos, sistemática, morfología, dinámica poblacional, coevolución y mimetismo de los adultos donde se menciona que es una especie polimórfica (BROWN, 1977; BROWN, 1981; EMSLEY, 1963; TORRES & TAKAHASHI, 1983; DÁBRERA, 1984, MARTINEZ, LLORENTE & VARGAS, 2003). Los únicos trabajos pioneros en ciclos de vida de mariposas donde se describe brevemente el ciclo de *L. doris* son los trabajos realizados en Trinidad por ALEXANDER (1961) y BEEBE, CRANE & FLEMING (1960), citados por DEVRIES (1987) y los trabajos realizados por CONSTANTINO (1997, 1998) en el bajo Anchicayá, Valle. Sin embargo, la información en estos trabajos se limita sólo a la descripción de estados inmaduros pero no se menciona nada acerca del polimorfismo cromático de los adultos ni la interacción mimética presente en las poblaciones naturales.

Con el presente estudio se busca suministrar información completa sobre la biología de *L. doris obscurus* en Colombia y entender el mecanismo de acción que genera la variación cromática que se da naturalmente en algunas poblaciones polimórficas de esta especie en el país. Esta información incluye (1) caracterización morfológica de los estados de desarrollo de los huevos, larvas, pupas y adultos, (2) cuantificación de la duración de los estados de vida (3) descripción del uso y preferencia por los sitios de oviposición en la planta hospedera (4) estudio de las frecuencias de los fenotipos obtenidos de una misma camada para cada localidad

haciendo cruces en el laboratorio (5) descripción de los diferentes fenotipos obtenidos de la generación F1 y F2 en cada localidad (6) identificación en campo de los modelos co-miméticos que interactúan con las poblaciones de *L. doris* en cada una de las localidades seleccionadas para el estudio. Se discute cómo esta interacción mimética incide en las diferencias de frecuencias fenotípicas obtenidas en el estudio, independientemente de factores climáticos, ambientales, altitudinales, geográficos, estacionales, sexuales o alimenticios.

METODOLOGÍA

El presente trabajo de investigación se realizó en las instalaciones y laboratorio del Mariposario del Zoológico de Cali, Valle, ubicados en predios del bosque municipal contiguo al río Cali al oeste de la ciudad. Con una altitud de 1000 msnm, temperatura promedio de 24-27°C y precipitación anual de 1100 mm, la zona de vida circundante y piedemonte corresponde a Bosque Seco Tropical (bs-T) según la clasificación de HOLDRIGE (1987). El segundo trabajo de cría se realizó en el laboratorio de Entomología del Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafé en Chinchiná, Caldas, ubicado a 1425 msnm con una temperatura promedio de 20.8°C y una precipitación de 2.556 mm al año, la zona de vida corresponde a bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) de acuerdo con la clasificación de HOLDRIGE (1987).

a.- Origen y establecimiento de las colonias de *Laparus doris obscurus*

Durante agosto de 2003 hasta enero de 2004 se realizaron salidas de campo a tres localidades ubicadas en el Departamento del Valle y Caldas con el fin de estudiar tres poblaciones diferentes y aisladas de *L. doris obscurus* y obtener información para la realización del presente trabajo. Los pie parentales adultos para establecer las colonias se obtuvieron de 3 localidades diferentes en dos departamentos para su comparación y estudio: 1. Lago Calima, Valle, a 1500 msnm en zona de bosque muy húmedo premontano (bmh-PM). 2. Bosque Municipal en predios del Zoológico de Cali, Valle, a 1000 m en zona de bosque seco tropical (bs-T) 3. bosque de Planalto, Cenicafé, Chinchiná, Caldas, en un relicto de bosque secundario de 4 hectáreas, a 1425 msnm en zona de bosque muy húmedo premontano (bmh-PM).

Los pie parentales obtenidos, una macho y una hembra grávida se mantuvieron en jaulas de 4 x 4 m durante 20 días con plantas nectaríferas (*Lantana camara*), néctar artificial en bebederos plásticos con solución

azucarada al 8% y como planta hospedera y nutricia se seleccionó a *Passiflora maliformis*. Para poder determinar las frecuencias de los fenotipos, se seleccionaron parentales con un mismo patrón de color, en este caso se seleccionó el fenotipo azul con bandas amarillas que es el más común. Sin embargo por ser parentales silvestres ya mezclados, se esperó hasta obtener posturas y larvas que se criaron en laboratorio hasta obtener adultos vírgenes de la generación F1. Se hizo selección nuevamente de parentales del fenotipo azul con banda amarilla hasta obtener posturas, larvas y adultos de la generación F2 para tomar las lecturas correspondientes de sus frecuencias fenotípicas.

b.- Caracterización morfológica

Para facilitar la diferenciación y reconocimiento de los estados de desarrollo se describieron y caracterizaron aspectos morfológicos externos según la terminología empleada por Brown (1981). Se midió la longitud máxima alcanzada para cada estado de desarrollo (huevo, larvas, pupas y adultos). Para la caracterización del adulto se tomó en cuenta el patrón de coloración alar, tanto del ala anterior (AA) como el del ala posterior (AP). No hubo dimorfismo sexual entre el macho y la hembra en las tres poblaciones estudiadas. Para cuantificar algún grado de variabilidad entre las frecuencias fenotípicas de cada población estudiada, se tuvieron en cuenta los factores climáticos, de temperatura, altitud, hábitat, plantas hospederas y comportamiento.

c.- Ciclo de vida

La determinación de la duración del ciclo de vida se realizó en laboratorio bajo condiciones controladas de temperatura y humedad relativa, siendo de 27°C, 80% HR en Cali y 20°C, 80% HR en Chinchiná. Los ciclos de vida se iniciaron a partir de huevos recién ovipositados en las jaulas de cría. Los huevos se depositaron en cajas plásticas hasta su eclosión dentro de los cuales se colocaron hojas frescas de la planta hospedera (*Passiflora maliformis*). Diariamente las larvas se observaron para cambiar el alimento, evaluar su desarrollo y tomar medidas de crecimiento. Se tomaron en cuenta las fechas de cambio de mudas entre cada instar de desarrollo para medir la longevidad de cada instar. Para la realización de los ciclos de vida se tomaron 250 huevos obtenidos de una misma camada.

d.- Reconocimiento de enemigos naturales

En caso de mortalidad por agentes patógenos se guardaron muestras de larvas enfermas o muertas para identificar el agente causal, y para parasitoides y depredadores de huevos, larvas, pupas y adultos, se guardaron muestras de los insectos en alcohol para su identificación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

a.- Evidencia de polimorfismo y cruces genéticos en laboratorio

Generalmente las mariposas del género *Heliconius* y afines son monotípicas en una localidad. Sin embargo, *L. doris obscurus* en el valle geográfico del río Cauca presenta 6 formas diferentes que co-ocurren en varias localidades como poblaciones polimórficas. Los patrones fenotípicos obtenidos de las mismas camadas de cría fueron clasificados así: **Tipo 1.** Fondo de color negro con alas anteriores con banda amarilla y alas posteriores con rayos azules (Aa Aa); **Tipo 2.** Fondo de color negro con alas anteriores con banda amarilla y alas posteriores con rayos verdes (Aa Av); **Tipo 3.** Fondo negro con alas anteriores con banda amarilla y alas posteriores con rayos rojos (Aa Ar); **Tipo 4.** Fondo de color negro con alas anteriores sin banda amarilla y alas posteriores con rayos azules (An Aa); **Tipo 5.** Fondo de color negro con alas anteriores sin banda amarilla y alas posteriores con rayos verdes (An Av); **Tipo 6.** Fondo de color negro con alas anteriores sin banda amarilla y alas posteriores con rayos rojos (An Ar) (Fig. 1). Los patrones de color fueron independientemente del sexo (no hubo dimorfismo sexual entre los diferentes fenotipos estudiados) y la proporción de sexos obtenidos macho: hembra se mantuvo 1:1 durante todo el ciclo biológico de *L. doris*, o sea que cada uno de los sexos presentó hasta 6 formas diferentes (Tabla 1) o 7 formas (Tabla 2).

Tabla 1: Frecuencia de los diferentes fenotipos de *L. doris obscurus* obtenidos mediante cruces bajo condiciones de laboratorio para dos poblaciones diferentes (Lago Calima y Bosque Municipal, Zoológico de Cali (27°C, 80H.R) n= 230 individuos. Convenciones: AP: alas posteriores, AA: Alas anteriores

Localidad origen de población: Lago Calima, Valle, a 1500 m				
Generación	cruce macho x hembra	color AP y AA	fenotipos obtenidos	frecuencias (%)
Parental (P) Generación F1 60 individuos	AaAa x AaAa	azul con azul		
		azul con banda amarilla	Aa Aa Heterocigoto	38.3
		verde con banda amarilla	Aa Av Heterocigoto	20.1
		rojo con banda amarilla	Aa Ar Heterocigoto	6.68
		azul sin banda amarilla	An Aa Homocigoto	23.67
		verde sin banda amarilla	An Av Homocigoto	13.34
		rojo sin banda amarilla	An Ar Homocigoto	5
Parental (P) Generación F2 72 individuos	AaAa x AaAa	azul con azul		No. indiv
		azul con banda amarilla	Aa Aa Heterocigoto	29.16
		verde con banda amarilla	Aa Av Heterocigoto	23.61
		rojo con banda amarilla	Aa Ar Heterocigoto	1.38
		azul sin banda amarilla	An Aa Homocigoto	27.77
		verde sin banda amarilla	An Av Homocigoto	16.66
		rojo sin banda amarilla	An Ar Homocigoto	1.38

Generación	cruce macho x hembra	color AP y AA	fenotipos obtenidos	frecuencias (%)	
Parental (P) Generación F1 43 individuos	AaAa x AaAa	azul con azul			No. indiv
		azul con banda amarilla	Aa Aa Heterocigoto	44.18	19
		verde con banda amarilla	Aa Av Heterocigoto	27.9	12
		azul sin banda amarilla	An Aa Homocigoto	16.27	7
		verde sin banda amarilla	An Av Homocigoto	11.62	5
Parental (P) Generación F2 55 individuos	AaAa x AaAa	azul con azul			
		azul con banda amarilla	Aa Aa Heterocigoto	40	22
		verde con banda amarilla	Aa Av Heterocigoto	32.72	18
		azul sin banda amarilla	An Aa Homocigoto	16.36	9
		verde sin banda amarilla	An Av Homocigoto	10.9	6

Tabla 2. Frecuencia de los diferentes fenotipos de *L. doris obscurus* obtenidos mediante cruces en laboratorio para la población de Planalto, Caldas. Cenicafé (20°C, 80H.R) n= 395 individuos

Localidad origen de población: Plan alto, Cenicafé, Chinchiná, Caldas, 1425msnm

Generación	cruce macho x hembra	color AP y AA	fenotipos obtenidos	frecuencias (%)	
Parental (P) Generación F1 253 individuos	AaAv x AaAv	Verde con verde			No indiv
		Verde con banda amarilla	Aa Av Heterocigoto	47	119
		Azul con banda amarilla	Aa Aa Heterocigoto	24.1	61
		Rojo con banda amarilla	Aa Ar Heterocigoto	3.95	10
		Verde sin banda amarilla	An Av Homocigoto	12.64	32
		Azul sin banda amarilla	An Aa Homocigoto	10.6	27
		Rojo sin banda amarilla	An Ar Homocigoto	1.58	4
Parental (P) Generación F2 142 individuos	AaAv x AaAv	Verde con verde			
		Verde con banda amarilla	Aa Aa Heterocigoto	42.9	61
		Azul con banda amarilla	Aa Av Heterocigoto	18.3	26
		Rojo con banda amarilla	Aa Ar Heterocigoto	3.5	5
		Verde sin banda amarilla	An Aa Homocigoto	17.6	25
		Azul sin banda amarilla	An Av Homocigoto	15.5	22
		Rojo sin banda amarilla	An Ar Homocigoto	1.4	2
		ladrillo con banda ladrillo	Al Al Heterocigoto	0.7	1

b.- Descripción morfológica y ciclo de vida de *L. doris obscurus*

Huevo. amarillo claro, recién puestos, y al cabo de 2 días se tornan color anaranjado claro con leve tonalidad rosada, de forma ovoide y alargados, de 0.8 mm de diámetro y 1.1 mm de altura. Presenta 24 líneas acanaladas longitudinales y 14 líneas acanaladas horizontales. Los huevos son puestos en grupos de 150-300 en el envés y haz de las hojas tiernas de *Passiflora maliformis*. La fase del huevo duró 4.1 días. **Larvas-** la fase larval pasa por cinco mudas o instares. A continuación se describe cada instar: **1 instar-** cuerpo de color amarillo claro, cubierto de setas negras en

todo el cuerpo y cabeza negra. Las larvas son de hábito gregario en todos los instares y tanto la eclosión de los huevos, como el cambio de mudas es sincronizado. Alcanzan una longitud de 2.5 mm. La duración promedio del primer instar fue de 3.1 días. **2 instar**- el cuerpo se torna de color amarillo crema, aparecen serie de 4 espinas (scoli) de color negro en cada segmento del cuerpo, siendo los 2 dorsales mas largos y los laterales mas cortos. Los scoli dorsales del primer segmento torácico (T1) son más largos. La cápsula cefálica es de color negro brillante, con un par de cuernos negros muy pequeños y aguzados en el epicráneo. Placa protorácica de color negro brillante, de forma rectangular, ubicada en el área dorsal detrás de la cabeza en T1. Patas negras con lustre brillante. La larva alcanza una longitud de 6 mm en 3.3. días. **3 instar**- similar al anterior con cápsula cefálica de color negro y dos cuernos pequeños y aguzados de color negro, cuerpo amarillo crema con espinas (scoli) de color negro pero más largos los dorsales y el par dorsal en T1 mas largos que el resto. Placa protorácica detrás de la cabeza en T1 de color negro brillante. La larva crece hasta 12 mm en 4.1 días. **4 instar**- similar al anterior, pero scoli más largos. El cuerpo se torna de color amarillo intenso. Alcanzan una longitud de 20 mm en 4.3 días. **5 instar**- igual al 4 instar con cuerpo amarillo intenso y cabeza de color negro con un par de cuernos aguzados y cortos en el epicráneo. Ahora la larva desarrolla anillos negros bien definidos, un anillo por cada segmento torácico y abdominal. Los anillos unen la base de cada scoli. Scoli de color negro (4 por cada segmento) siendo los dorsales más largos. El primer par de scoli dorsal en T1 mas largos, más del doble del tamaño de la cabeza. Espiráculos negros y patas abdominales y torácicas de color negro con lustre brillante. Placa protorácica de color negro brillante y ubicada detrás de la cabeza en el área dorsal del segmento T1. Las larvas alcanzan una longitud de 30 mm, el 5 instar dura 5 días. **Prepupa**- en estado de prepupa la larva cesa de alimentarse, se torna de color amarillo pálido y se cuelga de un hilo de seda por las patas anales. En estado de prepupa dura 1 día.. La fase larval dura 19.8 días. **Pupa** - Café oscuro con líneas negras a lo largo de la venación en el área alar, tórax y abdomen con puntos y manchas pequeñas de color negro, cada segmento abdominal presenta un par de espículas o tubérculos esclerotizados muy pequeños en el área dorsal. No presenta espinas ni apéndices como en otras especies de *Heliconius*. Cabeza redondeada y lisa sin apéndices ni cuernos. Tórax levemente abultado y redondeado, sin manchas plateadas como en *Heliconius*. Cremaster de color negro. Las pupas miden 25 mm de largo por 11 mm de ancho. El estado pupal dura 9 días. Las larvas empupan sincronizadamente en grupos grandes de hasta 50-100 y los adultos emergen el mismo día simultáneamente, lo cual explica los picos de abundancia de la especie en ciertas épocas del año, principalmente en verano (Junio-Agosto y Diciembre-Enero).

Duración del ciclo de vida: 33.9 días.

Adultos: envergadura alar de 35-45 mm, siendo las hembras de mayor tamaño. No presentan dimorfismo sexual, siendo los machos y hembras iguales. Cara dorsal con alas anteriores de color negro, con o sin banda amarilla transversal en el área media alcanzando a entrar en la celda discal y 5 puntos amarillos pequeños alineados y dispuestos transversalmente en el área apical. Alas posteriores negras con una mancha longitudinal ancha y dispuesta en forma de rayos de color azul, verde o rojo o la combinación de todos. Margen alar con serie de puntos blancos. Cara ventral de ambas alas de color negro sin manchas ni bandas.

Hábitat y comportamiento de los adultos: esta subespecie vuela entre los 1000-1800 msnm., distribuida a lo largo del cañón del río Cauca, desde Antioquia, Risaralda, Quindío, Caldas, Valle, y Cauca entre la vertiente este de la cordillera occidental y la vertiente oeste de la cordillera central de Colombia. Habita zonas de bosque seco tropical y bosque premontano, en áreas perturbadas y bosques secundarios. Los adultos visitan flores de *Lantana camara*, *Senecio confusus*, *Stachytarpheta cayenensis*, *Pentas lanceolata*, y *Hamelia patens*, entre otras. Ocasionalmente se les ve libando sobre excremento fresco de aves en el sotobosque. Aunque son solitarios durante el día, los adultos pernoctan en el interior del bosque en grupos de hasta 30 individuos juntos con otras especies de *Heliconius*, como *H. saray* y *H. erato chestertoni*. Los adultos de *L. doris* colectan masas de polen de ciertas flores y las acumulan en la base de la espiritrompa, para luego disolverla con saliva de la lengua y poder obtener aminoácidos esenciales y nutrientes para incorporarlos en la producción de huevos para el caso de las hembras y espermátóforos para el caso de los machos. Los adultos en cautiverio logran vivir hasta 35 días, pero en la naturaleza debe ser mayor aunque no se ha determinado todavía.

Tabla 3. Duración del ciclo de vida de *Larparus doris obscurus* en días bajo condiciones de laboratorio y tasas máximas de crecimiento (26-27°C, 80% H.R.) Zoológico de Cali. n = 50.

Larvas									
	Huevo	1 ^{inst.}	2 ^{inst.}	3 ^{inst.}	4 ^{inst.}	5 ^{inst.}	Prepupa	Pupa	Total
Duración (días)	4.1	3.1	3.3	4.1	4.3	5.0	1.0	9.0	33.9
Longitud (mm)	1.1 / 0.8	2.5	6.0	12.0	20.0	30.0	25.3	25/11	

c.- Enemigos naturales

Se encontraron varios enemigos naturales afectando las colonias de *L. doris*, siendo los más frecuentes hormigas *Solenopsis* sp. (Hym: Formicidae) depredando huevos y larvas pequeñas. Los parasitoides de

Estudio del polimorfismo cromático en *Laparus doris obscurus* y determinación de la frecuencia fenotípica mediante cruzamientos intraespecíficos de tres poblaciones en el departamento del Valle y Caldas - Colombia. (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconinae)*

huevos más frecuentes fueron avispas del género *Telenomus* sp. (Hym: Scelionidae). Las larvas también fueron parasitadas por *Apanteles* sp. (Hym: Braconidae) y las pupas por *Spilochalcis* sp. y *Brachymeria* sp. (Hym: Chalcidae). Un gran porcentaje de las larvas en cautiverio murieron a causa de una enfermedad de tipo viral, posiblemente una infección por Baculovirus.

d.- Mimetismo de *L. doris* con otras especies de *Heliconius*

La mayoría de mariposas de la subfamilia Heliconinae exhiben coloración aposemática o de advertencia, con manchas de color amarillo, rojo, anaranjado o blanco sobre fondo negro. Su toxicidad se debe a la capacidad de las larvas de incorporar en sus tejidos glucósidos cianogénicos y otros metabolitos obtenidos de las plantas de las que se alimentan (familia Passifloraceae), los cuales traspasan a los adultos cuando empupan (Brown, 1981). En las poblaciones de *L. doris obscurus* estudiadas se encontró la presencia de dos especies de *Heliconius*, *H. sara* y *H. clysonimus* volando junto con *L. doris*. Se observó que las diferencias en la frecuencia de expresión de la forma roja y azul de *L. doris* estaba correlacionado con la presencia o ausencia de sus co-modelos miméticos en las zonas de estudio. Esto explica el por qué la forma roja de *L. doris* no se expresó en Cali debido a que *H. clysonimus* no vuela por debajo de los 1200 m, mientras que en Calima y Planalto *H. clysonimus* si está presente. En el caso de *H. sara*, estuvo presente en los tres sitios de estudio en altas densidades poblacionales en comparación a *H. clysonimus* que es menos común. Esto explica por qué la frecuencia de la forma azul de *L. doris* fue la mas frecuente, en comparación a la forma roja (Tabla 1). Para la forma verde de *L. doris* no se encontró ningún co-modelo mimético.

CONCLUSIONES

- Se presenta por primera vez evidencia sustentada del polimorfismo cromático en tres poblaciones de *L. doris obscurus* criadas y obtenidas bajo condiciones de laboratorio, lo cual confirma que el polimorfismo cromático presente en las poblaciones silvestres es de tipo genético y no a causa de factores climáticos, ambientales, altitudinales, estacionales, alimenticios, geográficos ni tampoco es producto de la hibridación interespecífica como se pensaba antes.
- De una misma camada de cría se pudieron obtener 6 formas diferentes independientemente del sexo (no hubo dimorfismo sexual entre los diferentes fenotipos obtenidos)
- Se presenta evidencia que las 6 formas obtenidas en laboratorio son en verdad co-específicas y forman poblaciones interfértiles.

- Los fenotipos obtenidos de una misma camada fueron según su patrón de coloración y forma: individuos heterocigotos que expresaron el patrón de banda amarilla en las alas anteriores (AA) y alas posteriores (AP) mancha en forma de rayos que pudo ser de color azul, verde o roja. Igualmente, individuos homocigotos con AP de color azul, verde o rojo donde la banda amarilla de las AA no se expresó.
- Las diferencias en la frecuencia de expresión de los fenotipos azul y rojo de *L. doris* estuvo correlacionado con la presencia o ausencia de sus co-modelos miméticos, *Heliconius clysonimus* y *H. sara* en base a muestreos y censos de campo. Para la forma verde no se encontró el co-modelo mimético.
- Para *L. doris obscurus*, la duración total del ciclo de vida para huevo, larva, pupa y adulto es de 4.1, 19.8, 9 y 35 días respectivamente bajo condiciones de laboratorio (26°C, 80 % H.R).

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Zoológica de Cali por habernos permitido realizar este estudio en las instalaciones del laboratorio y mariposario del Zoológico de Cali. A Jimena Muñoz, Carolina Ibañez, Sandra Hurtado y Lorena Ramirez (Zoológico de Cali) por el apoyo en el mantenimiento y alimentación de los estados inmaduros y apoyo en campo. A Zulma N. Gil (Cenicafé) por habernos permitido comparar los datos de Planalto con los resultados de Calima y Cali. A Julián A. Salazar, Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, por la revisión de textos. A Camilo A. Valencia (Cenicafé) por el apoyo en campo en Planalto y Gonzalo Hoyos (Cenicafé) por la fotografía de adultos recién nacidos. Este trabajo se realizó gracias al apoyo financiero dado por el Fondo para la Acción Ambiental (FPAA), La Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca (CVC) y la Fundación Zoológica de Cali (FZC) dentro del convenio 029- El Mariposario del Zoológico de Cali: un escenario de investigación y educación ambiental para la conservación de la biodiversidad.

BIBLIOGRAFÍA

ALEXANDER, A. J., 1961.- A study of the biology and behavior of the caterpillars, pupa and emerging butterflies of the subfamily *Heliconinae* in Trinidad, West Indies. Part I. Some aspects of the larval behavior. *Zoologica* NY 46:1-24.

Estudio del polimorfismo cromático en *Laparus doris obscurus* y determinación de la frecuencia fenotípica mediante cruzamientos intraespecíficos de tres poblaciones en el departamento del Valle y Caldas - Colombia. (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconinae)*

BEEBE, W.; CRANE, J. & FLEMING, H., 1960.- A comparison of eggs, larvae and pupae in fourteen species of *Heliconius* butterflies from Trinidad, *W.I. Zoologica* NY. 45: 111-154.

BROWN, K.S., 1979.- Ecologia Geografica y Evolucao nas florestas Neotropicais. Vols. 1, 2. Campinas: Univ. Estadual de Campinas. XXXI + 265 pp.

BROWN, K.S., 1981.- The biology of *Heliconius* and related genera. *Ann.Rev. Entomol.*, 26: 427-456.

CONSTANTINO, L.M., 1997.- Lepidopteros diurnos del Chocó Biogeográfico : Diversidad, alternativas productivas sostenibles y estrategias de conservación. Memorias XXIV Congreso Sociedad Colombiana de Entomología, 16-18 Julio, Pereira., pp. 47-74.

CONSTANTINO, L.M., 1998.- Butterfly life history studies, diversity, ranching and conservation in the Chocó rain forests of Western Colombia. *SHILAP Revista de Lepidopterologia.*, 26 (101):19-39.

DÁBRERA, B., 1984.- Butterflies of the Neotropical region. Part II. *Danaidae, Ithomidae, Heliconidae & Morphidae*. Hill House, Victoria, Australia. 173-384 p.

DEVRIES, P.J., 1987.- The butterflies of Costa Rica and their natural history. Part 1. *Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press, Princeton. 237 p.

EMSLEY, M., 1963.- A morphological study of imagine *Heliconinae* (Lep: Nymphalidae) with consideration of the evolutionary relationships within the group. *Zoologica* NY 48:85-130.

GARCIA, C.R., CONSTANTINO, L.M., HEREDIA, M.D. & KATTAN, G., 2002. Mariposas Comunes de la Cordillera Central de Colombia. Wild Life Conservation Society. Feriva Editores, Cali. 130 p.

MARTINEZ, A.L., LLORENTE, J.E., & VARGAS, I., 2003.- Nymphalidae de Mexico I(*Danainae, Apaturinae, Biblidinae y Heliconinae*): Distribución geografica e ilustración. UNAM. Jimenez editores, Mexico. 249 p.

TORRES, R. & TAKAHASHI, M., 1983.- Lista de la subfamilia Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) colectados en el Valle del Cauca y su vecindad, Colombia, America del Sur. *Tyo to Ga.*, 33: 103-131.



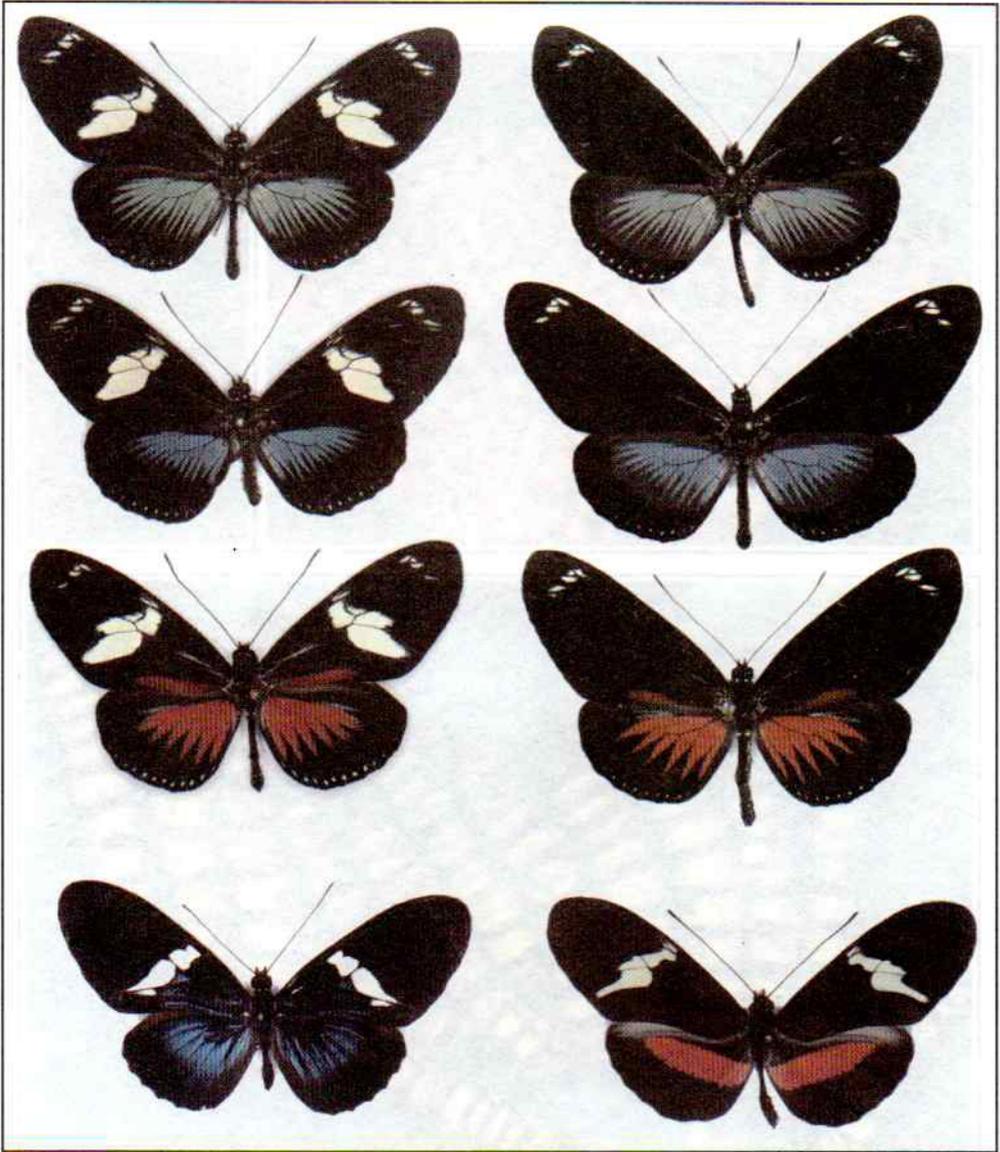
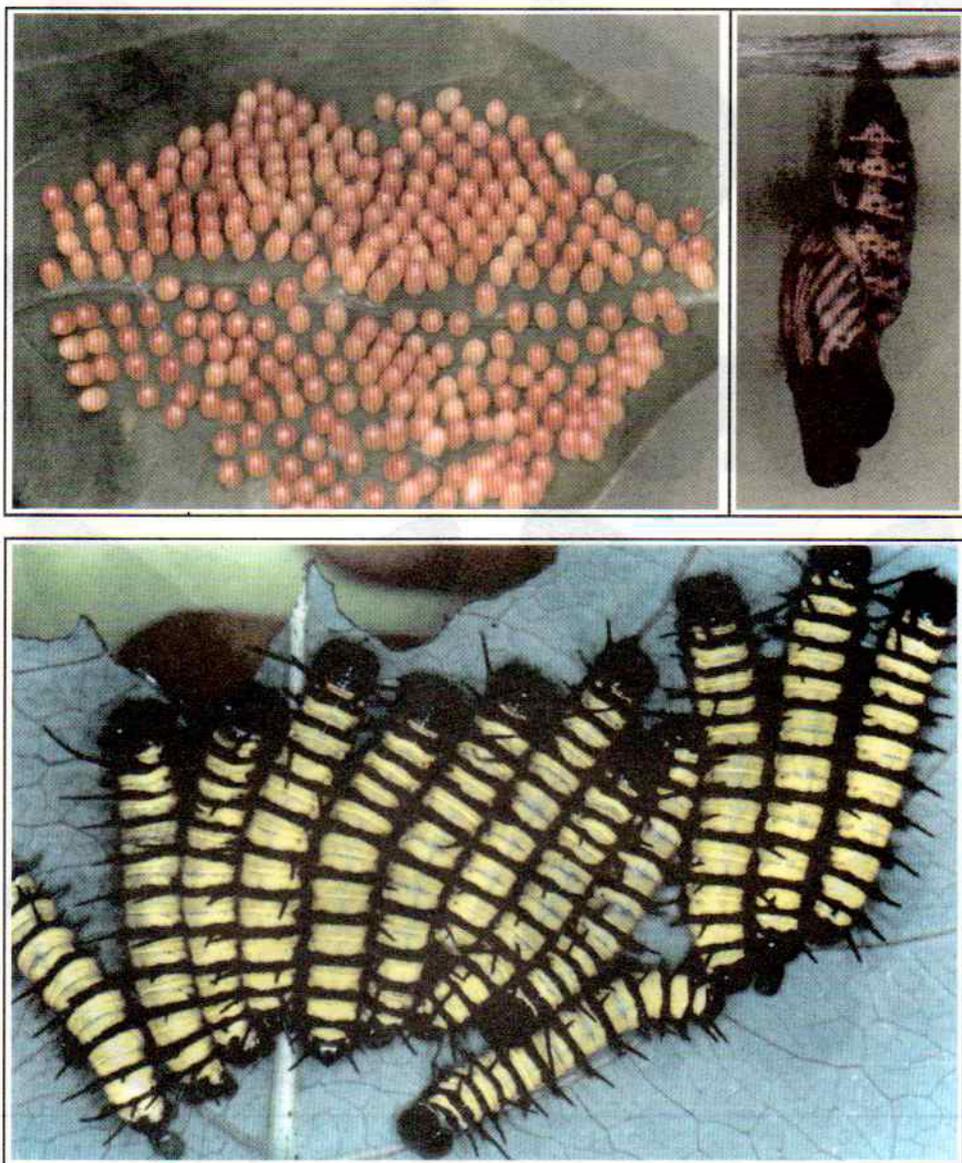


Figura 1. Polimorfismo cromático de *Leparus doris obscurus* con 6 fenotipos distintos obtenidos de una misma camada bajo condiciones de laboratorio (forma verde, azul y roja, con banda amarilla en las alas anteriores y sin banda amarilla). Abajo: Izquierda *Heliconius sara* y derecha *Heliconius clysonimus*, co-modelos miméticos de *L. doris* en la zona de estudio. Fotos: Luis M. Constantino 2005.



Plancha 2: Postura en masa con mas de 250 huevos, pupa y larvas de habito gregario de *Laparus doris obscurus*. Bosque Municipal, Cali, Valle. Fotos: Luis M. Constantino 2005.



Figura 3: nacimiento múltiple sincronizado y gregario de adultos de *Laparus doris obscurus* bajo condiciones de laboratorio. Planalto, Cenicafé, Caldas. Foto: Gonzalo Hoyos 2004

