

NOTAS SOBRE LA BIOLOGIA DE DOS MARIPOSAS PIERIDAE
DE GRANDES ALTURAS DE COLOMBIA
(LEPIDOPTERA: PIERIDAE)

Por Arthur M. Shapiro (*) y
Rodrigo Torres N. (**)

INTRODUCCION

Las mariposas "blancas" de la tribu Pierini han pasado por una notable radiación adaptativa en la región andina, sin paralelo en ninguna otra parte del mundo. Siete géneros y alrededor de cuarenta especies (la más reciente fue descrita este año), se encuentran desde la Sierra Nevada de Santa Marta, al noreste de Colombia, hasta Tierra del Fuego. No se encuentran en cualquier parte y no se hallan en los habitats de las tierras bajas tropicales: todas están confinadas a climas montañosos, de grandes alturas, templados, mediterráneos o subantárticos. En contraste, sólo se encuentran dos géneros con nueve especies en Norteamérica extratropical. Tres de estas especies se encuentran también en Eurasia y una fue introducida de allí.

A pesar de la riqueza de la fauna Pierini, su biología es virtualmente desconocida. No ha aparecido casi ninguna publicación sobre su historia natural o estados inmaduros, y este vacío en nuestro conocimiento ha impedido la interpretación de su filogenia y biogeografía. En enero y febrero de 1977, uno de nosotros (Shapiro) tuvo oportunidad de observar dos Pierini colombianos en sus habitats naturales y de criarlos a partir del huevo. Los resultados son presentados aquí, e incluyen descripciones técnicas y dibujos de sus estados inmaduros. Estos son comparados con los bien estudiados Pierini norteamericanos.

RELIQUIA SANTAMARTA Ackery.

Esta especie fue descubierta en 1971 a 4.000 metros, en la parte oriental de la Sierra Nevada, en el Departamento del Cesar. Fue nombrada y descrita por Ackery en 1975. *Reliquia santamar-*

(*) Departamento de Zoología, Universidad de California, Davis, California 95616, U. S. A.

(**) Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

ta está aparentemente confinada a los límites de este aislado grupo montañoso y nunca ha sido encontrada por debajo de los 3.500 m. Se ha registrado en varias localidades; pero sus poblaciones más grandes conocidas se encuentran alrededor del cerro Icachui, cerca de la división entre las cabeceras del río

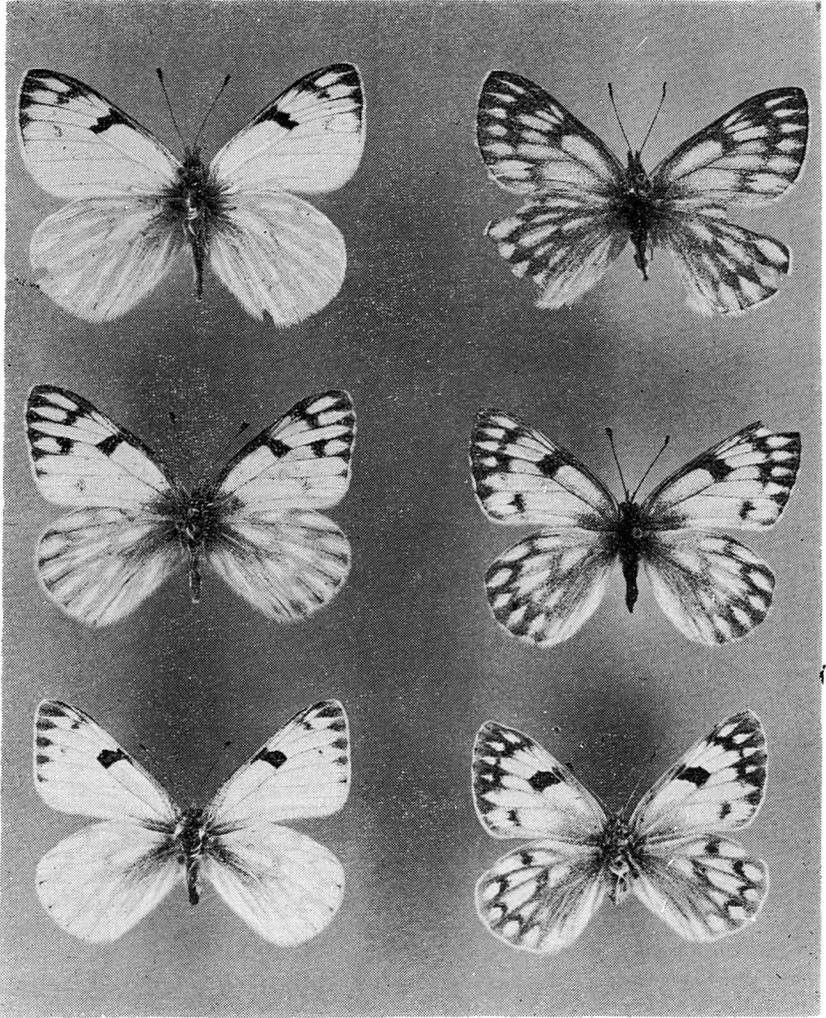


FIGURA 1. — Arriba: *Reliquia santamarta*, Cambirumeina, Colombia, macho (izquierda) y hembra. Centro: *Pieris occidentalis*, de la zona de grandes alturas en Colorado, U. S. A. Abajo: La misma del subártico, Alaska, U. S. A.

Cambirumeina y el río Mamancanaca; esta es la localidad tipo y fue el sitio de los estudios de campo de enero 17-22 de 1977.

ECOLOGIA. *R. santamarta* está restringida a la zona andina alta, el "superpáramo" de Van der Hammen (1974), por encima de la línea de los árboles. Aquí las plantas dominantes son agrupaciones de pastos (*Festuca*); el arbusto rosáceo plegadera u ore-

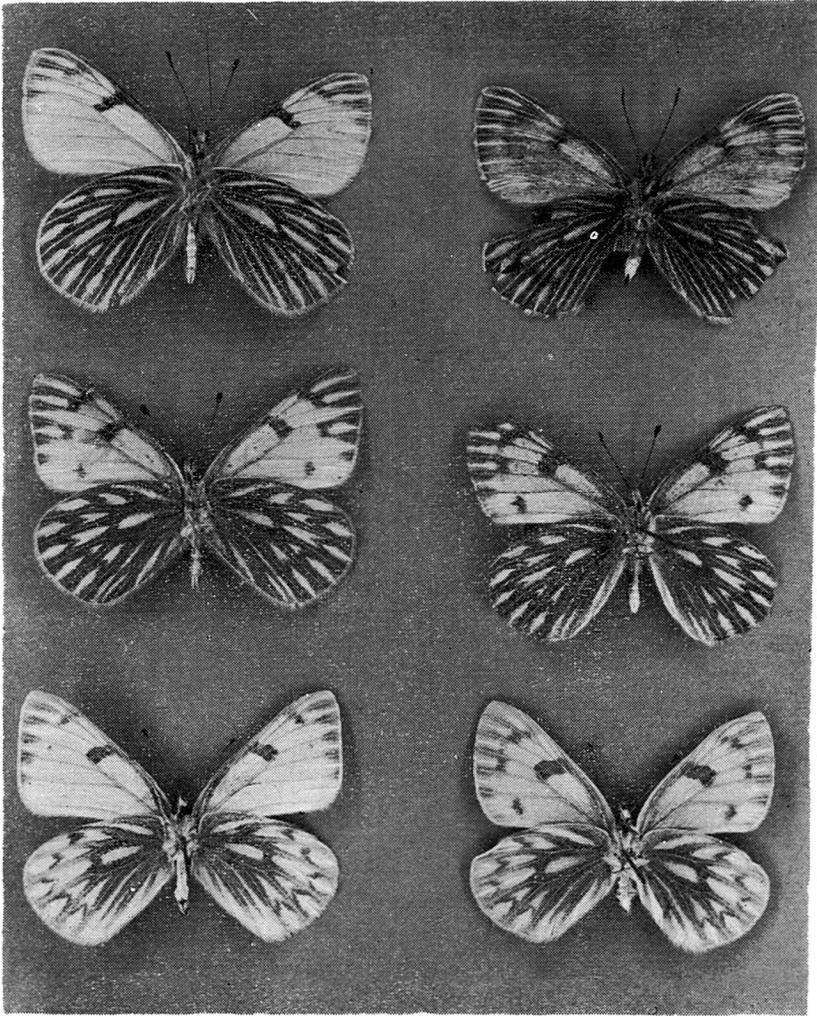


FIGURA 2. — Igual que en la figura 1, caras ventrales.

juela (*Alchemilla*), y varios matorrales y plantas rosetas. A causa de que fue sólo recientemente deglaciada, los suelos están pobremente desarrollados en esta zona. El frailejón (*Espeletia glosophylla*), extendido endémicamente, es característico del páramo típico en la Sierra Nevada y se encuentra principalmente un poco más abajo. La mayoría del habitat de *R. santamarta* son rocas desabrigadas y estériles con poca vegetación y también muchos riscos inaccesibles y desolados taludes. El clima es como el descrito por Walter y Medina (1969), en elevaciones similares en los Andes venezolanos. Hay dos estaciones secas, verano entre diciembre y marzo y veranillo en julio. En enero las noches y las mañanas son usualmente claras. En la noche las temperaturas caen por debajo de cero grados centígrados (0°C), pero pueden subir hasta 15°C avanzada la mañana. Las tardes son nubladas o brumosas y demasiado frías para el vuelo. La *R. santamarta* adulta está por esta razón restringida a volar durante unas pocas horas en la mañana, desde el momento en que la temperatura llega a ser lo suficientemente alta para el vuelo (generalmente alrededor de las 08:00), hasta la llegada de la bruma (10:00 a 14:00 en diferentes días). En otras épocas del año no hay absolutamente ningún brillo del sol y las lluvias, nevadas y celliscas son frecuentes. Bajo la cubierta de nubes, las temperaturas nocturnas son más altas y las diurnas más bajas. Hay probablemente, aunque sin mayor evidencia, tres generaciones de *R. santamarta* en el año: dos en verano y una en veranillo. La planta huésped no fue determinada en el campo. Varias crucíferas, algunas posiblemente no nombradas, se encuentran alrededor del cerro Icachui. Una de éstas, *Draba sanctaemartae*, crece a 5.000 m. Puesto que la mayoría de las Pierini norteamericanas y eurasiáticas se alimentan de crucíferas, nosotros creemos que el huésped natural se puede encontrar entre estas plantas. En el laboratorio comió libremente la maleza crucífera *Lepidium virginicum*, confirmando esta impresión.

COMPORTAMIENTO. La población de *R. santamarta* era muy densa. Alrededor de 200 animales fueron vistos en cinco días, muchos de ellos repetidas veces. Se observaron más de 20 machos por cada hembra. Puede que esto no refleje la verdadera proporción de los sexos en la población, como quiera que, en la etapa del vuelo, el comportamiento del macho hace a este sexo muy notorio, mientras que la hembra es mucho menos susceptible de ser vista.

Los machos gastan la mayor parte del tiempo disponible para el vuelo en constante movimiento. Vuelan hacia arriba a los picos y de la cima vuelven a bajar, subiendo otra vez, en un incesante patrón repetitivo. Exactamente el mismo comportamiento es presentado por machos de *Pieris occidentalis* Reakirt, la especie equivalente que se encuentra a 3.000 m. y más arriba en

las Montañas Rocosas y las sierras de California en los Estados Unidos. Realmente, tal comportamiento es característico de muchos insectos de varios órdenes en las tierras montañosas de todo el mundo, y es conocido en inglés como "hilltopping". Shields (1967) y Scott (1970) creen que esto facilita el apareamiento por reducción del área que debe ser explorada para la cópula por los machos. Esto ciertamente produce una densidad de población artificialmente alta en las cimas, comparada con la de los campos que las rodean. En tales especies las hembras son vistas rara vez en las cimas, presumiblemente a causa de que ellas permanecen allí sólo el tiempo suficiente para aparearse una vez. Usualmente las plantas huéspedes no se encuentran en las cimas, donde son vistas las concentraciones de adultos. En *R. santamarta* las hembras observadas estaban lejos de las cimas, y varias estaban por debajo de las elevaciones donde fueron vistos la mayoría de los machos. Sólo fue observado un cortejo: esto fue cerca de la cumbre de un risco, y la hembra rechazaba al macho abriendo las alas y levantando su abdomen en el aire. Esta es la bien conocida "postura de rechazo de Pieridae", previamente descrita por varios autores (Shapiro, 1970). Ambos sexos visitan flores y se dan persecuciones macho-macho.

Las mariposas Pierini pueden regular sus temperaturas corporales orientándose con referencia al sol. A temperaturas ambientales bajas, usualmente utilizan las superficies ventrales altamente pigmentadas de las alas traseras para absorber la energía solar radiante que les llega, el "calentamiento lateral" de Clench (1966). Después de haberse calentado suficientemente, ellas pueden abrir las alas ampliamente ("calentamiento dorsal") o reducidamente como para exponer el cuerpo ("calentamiento del cuerpo"), antes de tomar vuelo. En el amanecer *Reliquia santamarta* comienza el calentamiento lateral sobre los declives iluminados por el sol. Ellas pueden cambiar a calentamiento del cuerpo antes del vuelo, pero algunas se van directamente al vuelo sin esto. Pueden trepar plantas, probablemente con el fin de orientar su vuelo próximo a realizarse. Los primeros individuos pueden ser vistos en el aire al sol, antes de que la escarcha se haya derretido en los espacios sombreados. El comportamiento termorregulador en *R. santamarta*, como el comportamiento sexual, es precisamente similar al de *Pieris occidentalis*, al igual que su apariencia externa.

HISTORIA NATURAL.

Las etapas inmaduras son mostradas en fig. 3, dibujadas a partir del material preservado. Los huevos fueron obtenidos en el campo de hembras silvestres y criados en el laboratorio sobre crucíferas locales. A 26.5°C bajo luz continua, el ciclo de vida requiere de 22 a 26 días. En condiciones naturales es, ciertamen-

te, mucho más largo. *Pieris occidentalis* de Colorado se desarrolla justamente en tres semanas a 25°C, pero requiere un año entero en el campo.

Huevos. Erectos, en forma de huso, con alrededor de 12 aristas verticales conectadas por bandas; 0.85 por 0.25 mm. Puestos individualmente; inicialmente de color amarillo, cambian en pocas horas a amarillo naranja y en dos días a rojo ladrillo. Alrededor de doce horas antes de la eclosión, el huevo se torna negruzco y translúcido. El tiempo requerido para la eclosión (26.5°C) son 6 días.

Larvas.

Primer instar. Al momento de la eclosión mide 1 mm. de longitud. De color amarillo pálido, sin marcas, con una cabeza oscura; se torna verde grisácea después de comer. Este instar dura 1-½ días.

Segundo instar. Después de la muda mide 3.5 mm. de largo. De color verde amarillento, sin marcas, sutilmente vellosa, con cabeza negra. Tiempo hasta la muda siguiente: 1-½ días.

Tercer instar. Después de la muda mide 7.5 mm. de largo. Color verde grisáceo, con una tenue línea media dorsal amarilla y líneas estigmatales de color amarillo fuerte. El cuerpo está cubierto, excepto ventralmente, con muchos tubérculos negros de tres tamaños. La cabeza inicialmente verde grisácea, se torna café opaca moteada con negro. Ocelos y patas verdaderas negras. Duración del instar: 2 a 3 días.

Cuarto instar. Después de la muda, 11 mm. de largo; todo igual al instar anterior, a excepción de las líneas estigmatales vagamente rojizas. Duración del instar: 2 a 3 días.

Quinto. instar. Después de la muda, mide 15 mm. de largo, alcanzando más tarde 22 mm. de largo. Igual que en el instar anterior. Duración del instar: 3-½ a 4 días. Las últimas una o dos pelletas fecales que produce son rojas como en *Pieris occidentalis* y sus relacionadas. Antes de hilar el forro de seda, la larva vaga por varias horas sin comer.

Prepupa. Está unida por un cinturón de seda alrededor de la parte media, y en la cola. Usualmente orientada verticalmente cabeza arriba. Tiempo para pupación: 8 a 12 horas.

Pupa. Longitud: 18 mm.; máximo ancho: 4.7 mm. Suspendida de la cola (cremaster) y por un cinturón de seda. Inicialmente verde brillante, usualmente pero no siempre, se torna de un pulido café brillante. Los colores pupales son como en *Pieris napi* L., más bien que como en *P. occidentalis* y sus relacionadas. Prominencia frontal corta como en *P. occidentalis*, no como en *P. napi*; prominencias supraoculares inusualmente grandes, casi tan largas como la frontal. Las prominencias dorsolaterales resplandecientes, características de las pupas de los Pierini norteamericanos, están enteramente ausentes. Antes de emerger, en los ojos,

alas y cuerpo se deposita pigmento en la secuencia citada. Tiempo para emerger: 6 a 7 días. El meconio es rojo como en *P. occidentalis*.

Discusión. A causa de que *R. santamarta* es tan similar en apariencia a su equivalente ecológico, *P. occidentalis* de Norteamérica, estábamos ansiosos de comparar sus etapas inmaduras con las de éste animal. Es posible que *R. santamarta* sea un residuo de un grupo norteamericano que invadió Suramérica durante la época del Pleistoceno; este grupo pudo aún haber sido el ancestro de la mayoría o de toda la fauna Pierini andina contemporánea. Esta idea es sustentada por el hecho de que entre los Pierini andinos, únicamente *R. santamarta* tiene las marcas oscuras en los espacios entre las venas alares apuntadas hacia el cuerpo. Todas las otras especies andinas tienen éstas apuntadas hacia afuera, y en otras partes del mundo sólo el género asiático *Baltia* se parece a ellas.

Muchas características de la historia del desarrollo de *R. santamarta* sugieren que está relacionada con *P. occidentalis*. Estas incluyen los colores de los huevos, las últimas pelotillas fecales y el meconio, todas las cuales se encuentran en Norteamérica sólo en el grupo de especies *Pieris callidice* Hbn., al cual pertenece *P. occidentalis*, y en algunos aspectos de la morfología pupal. En otros aspectos la pupa es muy diferente y se parece más al género andino *Tatochila*, con el cual los adultos sólo tienen un ligero parecido. En resumen, la evidencia sustenta la idea de que *R. santamarta* es un "eslabón perdido" entre las faunas Pierini norteamericanas y suramericanas. Su existencia en las montañas más al norte de Suramérica apoya esta idea. Este rango incluye asimismo a los pieridos *Nathalis iole* Bdv. (Coliadini), que también se encuentran en Norteamérica y el norte de América Central, pero no en la región andina. Este hecho también arguye a favor de una conexión histórica biogeográfica.

TATOCHILA XANTHODICE Lucas

Esta bien conocida especie andina ocupa la zona montañosa de 2.700 m. a 4.000 m. Se sitúa desde la Sierra Nevada de Santa Marta (10° 54'N) a Cajamarca, Perú (7° 10'S). Sus metrópolis están en la Cordillera Central de los Andes colombianos y es común en los departamentos del Valle del Cauca y Tolima. Fue estudiada en Tenerife, Valle, por uno de nosotros (Shapiro) en febrero y por el otro (Torres) en abril de 1977.

ECOLOGIA. *Tatochila* es un género grande que incluye especies adaptadas a grandes alturas montañosas y clima templado. *T. xanthodice* se extiende por la zona de gran altura en la Sierra Nevada de Santa Marta, donde se encuentra una subespecie característica *T. x paramosa* Ackery (Ackery, 1975). En la Cordillera Central es encontrada principalmente en asociación

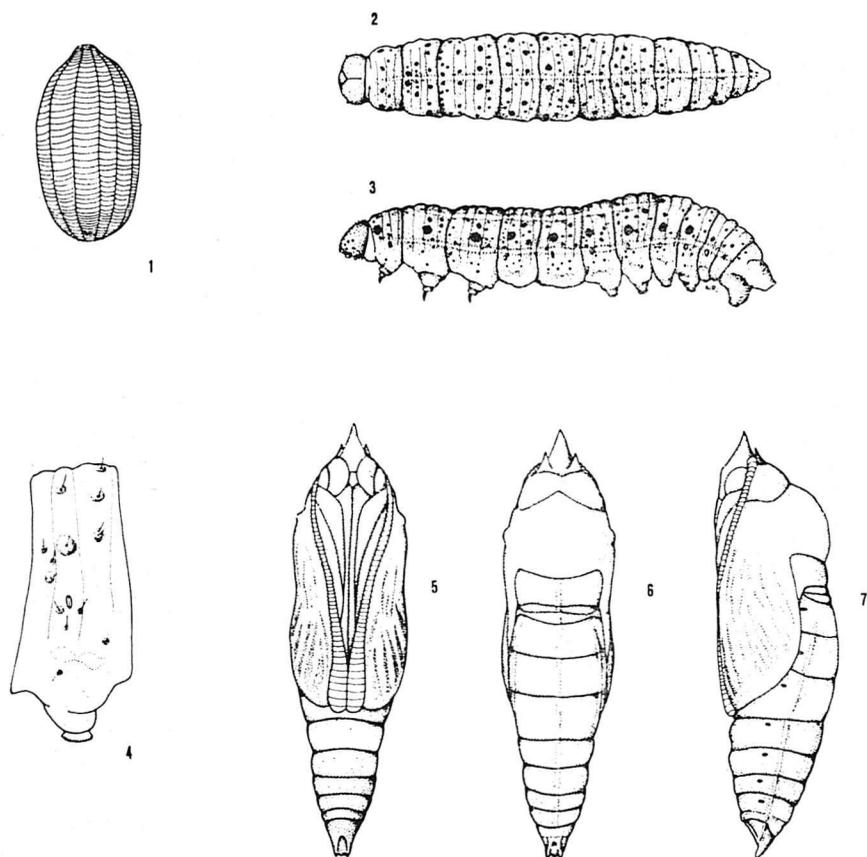


FIGURA 3. — Estados inmaduros de *R. santamarta*. 1, huevo; 2, 3, larva; 4, 7º segmento de la larva; 5 - 7, pupa.

con el hombre, primordialmente donde los bosques han sido removidos: es primariamente un animal de comunidades no boscosas, de plantaciones agrícolas, tanto campos de cultivo como tierras de pastoreo. Ovoposita sobre malezas de la familia de las crucíferas introducidas de Europa, y hasta ahora no se ha encontrado un huésped nativo, aunque debe haberlo. En Tenerife (2650 m. s. n. m.), los huevos y las larvas fueron encontrados fácilmente sobre *Brassica campestris* (mostaza del campo), *Raphanus sativus* (rábano silvestre) y *Lepidium ruderale* (pimienta fétida de campo),

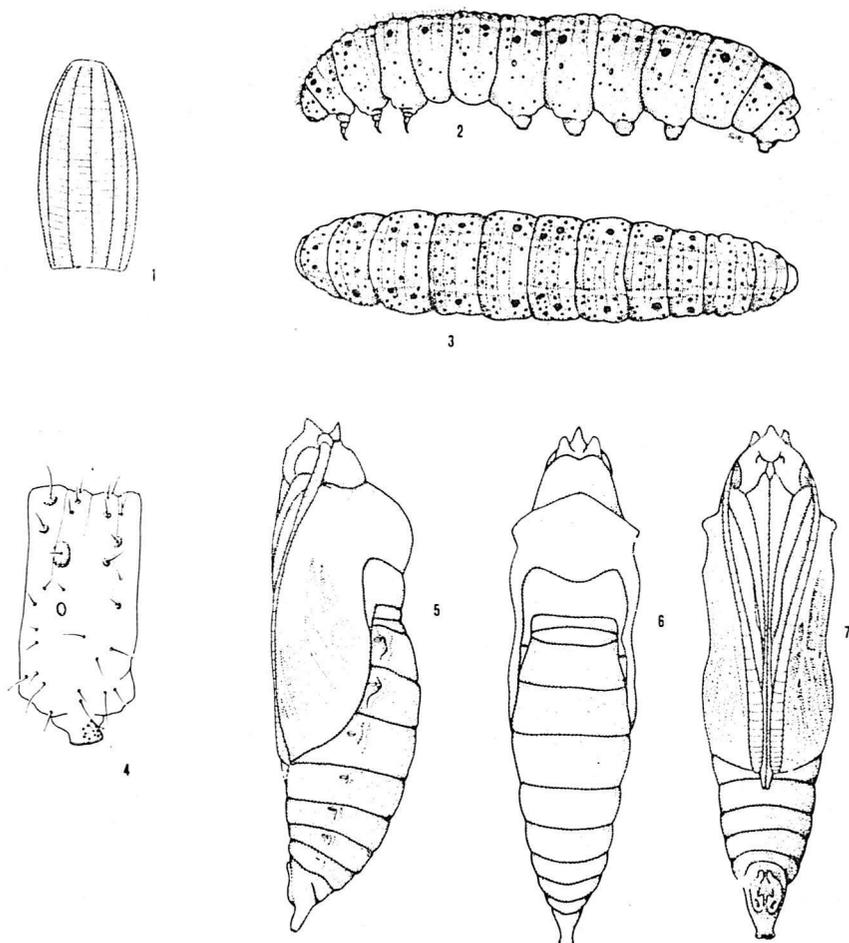


FIGURA 4. — Estados inmaduros de *T. xanthodice*. 1, huevo; 2-3, larva madura; 4, 9º segmento de la larva; 5-7, pupa.

tanto como sobre coles (*Brassica oleracea*) en jardines. En algunas otras localidades estas plantas no se encuentran, pero sí *T. xanthodice*. Entre Puracé y Popayán, departamento del Cauca, en elevaciones similares, es reemplazada en habitats equivalentes por *T. sagittata* Roeber. Esta especie está asociada con la maleza *Brassica campestris*. No sabemos si las dos son siempre sim-

pátricas. Ambas se encuentran, sin embargo, con la Pierini comedora de Crucíferas, *Leptophobia eleusis* Lucas.

Los adultos se encuentran en su mayor parte cerca de poblados donde se hallan las plantas huéspedes y pueden verse en campos, potreros y jardines. El clima de Tenerife es muy nublado y húmedo, y durante gran parte del año, el vuelo ocurre principalmente en la mañana, antes de que el sol esté totalmente oculto. A causa de esto, es difícil asegurar adultos, debido al mal tiempo, y el material vivo es mejor colectado como huevos y larvas, de las plantas. Tal vez hay de tres a cuatro generaciones cada año, que pueden no estar rigurosamente circunscritas.

COMPORTAMIENTO. En Tenerife fueron vistos pocos adultos durante nuestras observaciones, aunque los estados inmaduros fueron extremadamente comunes. Esto probablemente refleja, tanto el tiempo estacional de nuestras visitas, como la hora del día que era adversa al vuelo. Las hembras fueron vistas principalmente en los campos de cebollas donde crecen rábanos silvestres, mientras que los machos predominaron fuertemente sobre la carretera que conduce al Páramo de las Hermosas, en tierras de pastoreo. Sin embargo, no se observó nada parecido al "hill-topping", como se discutió anteriormente con relación a *R. santamarta*. Los machos se mueven dando vueltas constantemente en las partes soleadas, pero dentro de un área a casi el mismo nivel y circunscrita. Su vuelo es muy directo y lento, como en las mariposas del hemisferio norte del género *Parnassius* (Papilionidae), que se parecen en tamaño, pelaje y apariencia general. Ambos sexos visitan flores libremente. El vuelo de la hembra es más errático que el del macho; las hembras son más difíciles de capturar. Las persecuciones macho-macho son comunes. No fue visto ningún cortejo. Fueron observados tanto el "calentamiento lateral", como el "calentamiento del cuerpo". La termorregulación comportamental debe ser muy eficiente, puesto que el vuelo empieza casi inmediatamente después de que el sol se abre paso, aún a temperaturas ambientales tan bajas como 12°C. (La superficie dorsal de la hembra, es más oscura que la de otros Pierini andinos). A uno de nosotros (Shapiro) le fue posible mantener vivos sin comer, adultos a 2°C por un mes. Cuando los trajo a un cuarto a 25°C, tales adultos fueron capaces de caminar en dos minutos y de volar 3 minutos más tarde, aun en ausencia de sol y sin ningún signo de deterioro.

HISTORIA NATURAL.

Los estados inmaduros fueron dibujados a partir de materiales preservados (Ver figura 4). A 25°C bajo luz continua, el ciclo de vida dura alrededor de un mes. Cuando fueron criadas bajo un día de 8 horas, con una temperatura "diurna" de 17.5°C y una temperatura "nocturna" de 10°C (media 12.5°C), el desarro-

llo tomó 80 días. Este es más cercano al tiempo de generación natural. Las plantas huéspedes en el laboratorio fueron *Lepidium ruderale* y *L. strictum*.

Huevos. Erectos, en forma de huso, 1.2 x 0.33 mm. Puestos individualmente sobre hojas, tallos o yemas. Con 9 a 11 aristas verticales, conectadas por bandas. Recién puestos son de color naranja claro, oscureciéndose a naranja fuerte después de 12 a 18 horas, y a un color negruzco translúcido 12 horas antes de la eclosión. Tiempo para la eclosión: 4 días a 25°C.

Larvas

Primer instar. Al emerger miden 1.5 mm. de largo. Color naranja pálido, sin marcas, con excepción de los diminutos tubérculos más oscuros. Cabeza negra. Duración del instar: 2 días.

Segundo instar. Después de la muda, 5 mm. de largo. Color verde oliva con dos rayas subdorsales amarillas y una tenue línea dorsal que puede estar ausente. Cabeza verde grisácea; los ocelos y las patas negros. Cabeza y cuerpo con muchos tubérculos negros de tres tamaños. Tiempo hasta la muda: 2 a 3 días.

Tercer instar. Después de la muda, mide 9 mm. de largo. Aterciopelada, negra, rara vez olivácea. Lo demás igual al instar anterior, excepto que las líneas subdorsales contienen puntos amarillos en el frente de cada segmento. Cabeza lisa de color negro opaco. Duración del instar: 3 días.

Cuarto instar. Después de la muda, 13 mm. de largo. Similar el instar anterior. Duración: 3 a 4 días.

Quinto instar. Después de la muda, 18 mm., alcanzando 28 mm. Igual al instar anterior. La línea amarilla dorsal está casi siempre ausente. Duración del instar: 5 días. Una o las dos últimas pelletillas fecales son rojas, como en *R. santamarta* y *Pieris occidentalis*.

Prepupa. Usualmente dispuesta verticalmente, cabeza arriba, unida como en *R. santamarta*. La larva vaga por 5 a 8 horas, después de dejar de comer. Tiempo para la pupación: 12 a 30 horas.

Pupa. Longitud 22 mm., máximo ancho 5 mm. Inicialmente coloreada como la larva, cambiando de color después de 4 horas. Color de fondo azul opaco pálido o blanco azulado, con numerosos puntos negros y dos hileras de puntos anaranjados que corresponden a las líneas subdorsales de la larva. Cabeza, tórax y alas en algunos casos variables, usualmente del mismo color que el cuerpo pero con relleno negro entre las venas del ala; ocasionalmente toda negra o toda amarilla ocre opaco. Prominencia frontal muy corta, igual en tamaño a las supraoculares. Las relucientes prominencias dorsolaterales sólo muy ligeramente señaladas encima de los espiráculos. Antes de la emergencia, ojos, alas y cuerpo se pigmentan en el orden citado. En el adulto envuelto (pharate), las alas de la hembra aparecen pigmentadas exteriormente de negro sobre un fondo amarillo. El amarillo sigue al blanco. Meconio rojo como en *R. santamarta* y en *P. occiden-*

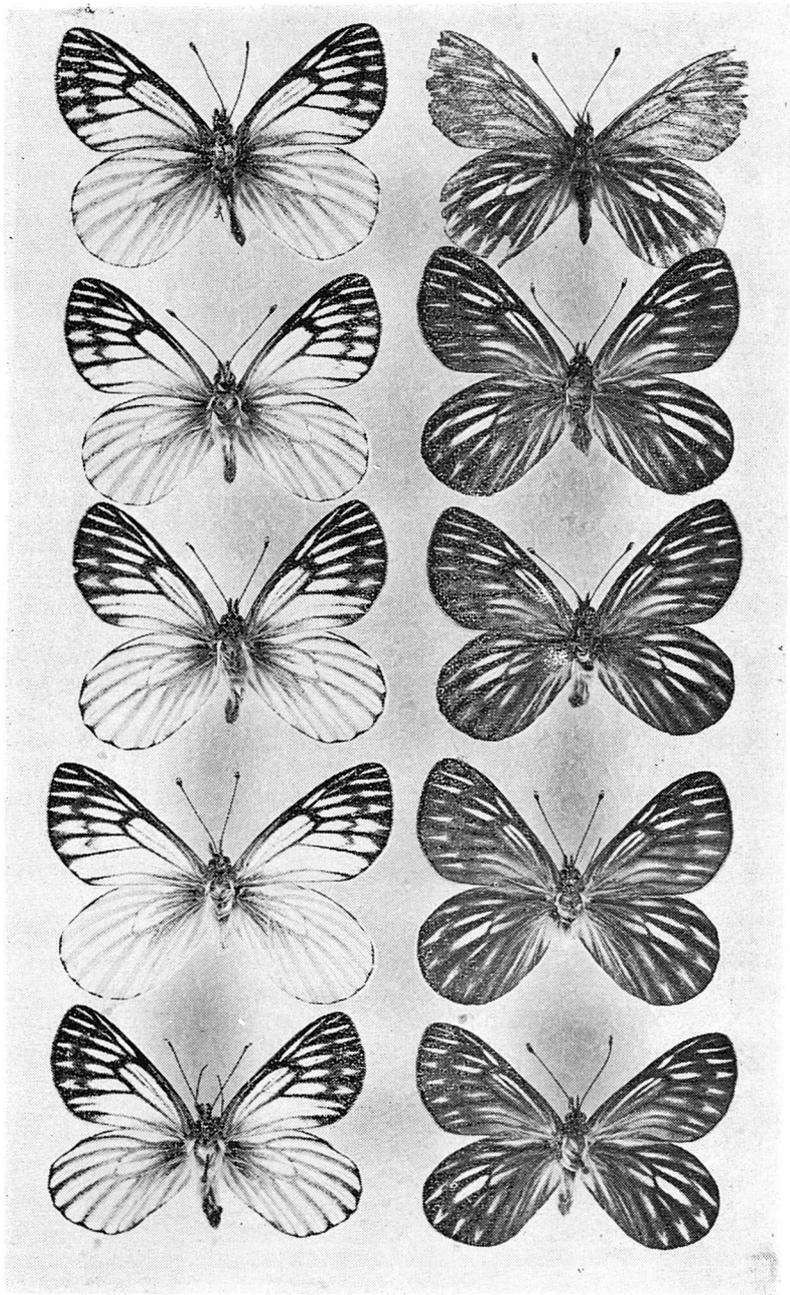


FIGURA 5. — *T. xanthodice*, material de Tenerife. Machos a la izquierda. Arriba: silvestres, IV-14-77. Segunda hilera: luz continua, 25°C. Tercera hilera: Igual, pupa enfriada 7 días a 1.5°C. Cuarta hilera: Igual, enfriada 14 días. Abajo: 8 horas de luz, por 16 de oscuridad, temperatura diurna 17.5°C, nocturna 10°C.

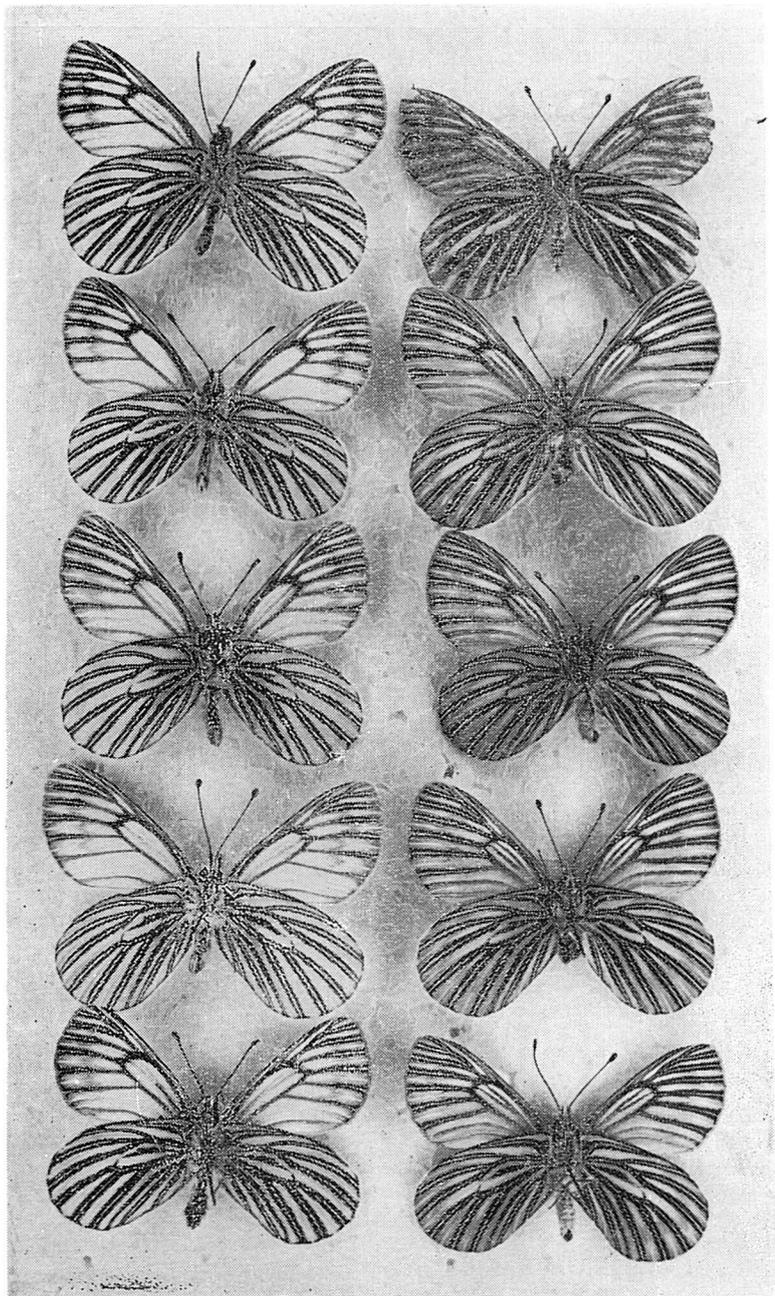


FIGURA 6. — Igual a la figura 5, caras ventrales.

talis y sus relacionados. Duración del período pupal, de 7 a 10 días.

Discusión. Los adultos son descritos por Herrera y Fields (1959). Estos autores la colocan con *T. distincta* Jorg, en un grupo especial de especies. Puesto que *T. distincta* no ha sido criada y las otras especies que si lo fueron (varias comunidades de Chile y Argentina) no han sido publicadas o no han estado disponibles para nosotros, no sabemos cuán representativa de este género es la historia natural de *T. xanthodice*. Sin embargo, la larva y pupa son ambas muy distintas, cuando se comparan con los Pierini de Norteamérica y Eurasia. Por otra parte, el huevo, el color del meconio, el color de la materia fecal y la forma pupal, sugieren una afinidad con *Pieris* por la vía de *Reliquia*. Sin embargo, hasta cuando no haya más datos disponibles sobre otras especies, tales inferencias son prematuras. La biogeografía de los Pierini andinos es muy compleja y hay sugerencias de otras posibles interpretaciones de su origen y filogenia. Estas señalarían que el centro de radicación del grupo está bastante al sur. Aunque *T. xanthodice* es la única Pierini que se encuentra simpátricamente con *Reliquia santamarta*, no hay nada que sugiera que estas dos especies están estrechamente relacionadas.

EXPERIMENTOS AMBIENTALES.

En las latitudes medias de Norteamérica y Europa, donde la duración del día es principalmente estacional, muchas mariposas Pierini tienen formas estacionales distintas, que están bajo control fotoperiódico (Shapiro, 1976). Puesto que hay una gran posibilidad de que los Pierini andinos se hubieran derivado de uno de tales grupos (el grupo de *Pieris callidice*) o de un ancestro común, quisimos determinar si *R. santamarta* y *T. xanthodice* varían de manera similar, si son expuestas a ambientes similares. En la Sierra Nevada de Santa Marta a 10° 44' N., *R. santamarta* está expuesta potencialmente a una diferencia de 70 minutos entre los días más largos y los más cortos del año, mientras que a alrededor de 4°N., *T. xanthodice* tiene mucha menor variación en la longitud del día. A 42°N. esta diferencia es de 6 horas 15 minutos. Algunos Pierini también responden fenotípicamente a la temperatura a que estén sometidas las pupas. Como se señaló antes, *R. santamarta* se parece mucho a *P. occidentalis*. Si esta especie es criada bajo luz continua a temperaturas por encima de 20°C, las escamas oscuras por debajo de las venas alares tienden a desaparecer y esto es aun más pronunciado en la especie relacionada de parte baja, *P. protodice* Bdv. y L&C. Sin embargo, la cría a 26.5°C bajo luz continua, no altera la apariencia de *R. santamarta* en absoluto.

Tatochila xanthodice fue criada a 25°C bajo luz continua. Algunas de las pupas resultantes fueron colocadas a 1.5°C durante 7 o 14 días, habiendo sido refrigeradas cuando tenían menos

de 8 horas de formadas. Por otra parte, 6 pupas de *T. xanthodice* fueron criadas bajo días cortos, con el régimen nocturno de frío descrito anteriormente. Ninguno de los adultos resultantes de todos estos tratamientos mostró un cambio sistemático en el color o apariencia. Concluimos que los fenotipos de *R. santamarta* y *T. xanthodice* están extremadamente bien protegidos contra influencias ambientales y desde este punto de vista, difieren profundamente de sus parientes del norte. Esto no es muy sorprendente, puesto que la selección actuaría para estabilidad en el fenotipo en los climas colombianos relativamente poco estacionales. Aún en la alta Sierra Nevada de Santa Marta, *R. santamarta* necesita usar su apariencia externa para entibiarse en cualquier época del año en que pueda volar. En Norteamérica los Pierini de generaciones múltiples pueden enfrentarse a tiempos fríos, nublados en primavera, pero también a las condiciones de claridad y de color, cuando vuela la generación de verano (Shapiro, 1976). Aun más, nosotros creemos que algunas de las especies del género *Tatochila* de la zona sur templada de Argentina y Chile, pueden variar en la misma forma que las *Pieris* norteamericanas de similares climas y latitudes. Estudiando la fisiología de esta variación y su control, esperamos arrojar alguna luz sobre la historia de la radiación adaptativa de los Pierinis andinos.

BIBLIOGRAFIA

- Ackery, P. H.: A new Pierini genus and species with notes on the genus *Tatochila* (Lepidoptera: Pieridae). **Bulletin of the Allyn Museum** 30: 1-9.
1975
- Clench, H. K.: Behavioral thermoregulation in butterflies. **Ecology** 47: 1021-1034.
1966
- Herrera, J. and W. D. Fields: A revision of the butterfly genera *Theochila* and *Tatochila* (Lepidoptera: Pieridae). **Proceeding of the United States National Museum** 108: 467-514.
1959
- Scott, A. A.: Hilltopping as a mating mechanism to aid the survival of low-density species. **Journal of Research on the Lepidoptera** 7: 191-204.
1970
- Shapiro, A. M.: The role of sexual behavior in density-related dispersal of Pierid butterflies. **American Naturalist** 104: 367-372.
1970
- : Seasonal polyphenism. **Evolutionary Biology** 9: 259-333.
1976
- Shields, O.: Hilltopping. **Journal of Research on the Lepidoptera** 6: 69-178.
1967
- Van der Hammen, T.: Pleistocene changes in vegetation and climate in tropical South America. **Journal of Biogeography** 1: 3-26.
1974
- Walter, H. and E. Medina 1969. Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. **Berichte Deutsche Botanische Gesellschaft** 82: 275-281.
1969

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos de manera muy sincera al Dr. William Eberhard, quien muy amablemente leyó todo el manuscrito, haciéndonos varias sugerencias para mejorarlo.

También al estudiante de Biología Jorge E. Bermúdez, quien gentilmente nos facilitó su auto para uno de nuestros viajes a las montañas.

Mil gracias también a la señorita Mercedes Mejía M., quien con dedicación colaboró en las traducciones del inglés y en casi la totalidad de la mecanografía.

LOS AUTORES.

RESUMEN

Las mariposas de la tribu Pierini han realizado una radiación adaptativa en la región andina, y a pesar de su gran interés biogeográfico, sus historias naturales son muy escasamente conocidas.

Dos especies, *Reliquia santamarta*, de la Sierra Nevada de Santa Marta, Cesar, y *Tatochila xanthodice*, de la Cordillera Central, Valle del Cauca, fueron estudiadas en el campo y en el laboratorio. Se hicieron observaciones comportamentales y ecológicas en sus habitats naturales, y comparaciones con la mucho mejor conocida fauna Pierini de Norteamérica. Ambas especies fueron criadas en el laboratorio a partir de huevos, bajo regímenes controlados de temperatura y fotoperíodo, y sus respuestas fisiológicas y ontogénicas se registraron y se compararon con las de los Pierini de latitudes medias y altas. Sus estados inmaduros, hasta ahora desconocidos, son descritos y dibujados.

Varias clases de evidencia señalan una relación de ambas especies con el grupo de especies Holártico *Pieris callidice*; pero a diferencia de este grupo en latitudes medias a altas, no varían fenotípicamente bajo diversos regímenes de crianza. Las indicaciones preliminares apoyan la idea de que *R. santamarta* es un remanente de un grupo norteamericano que invadió Suramérica, tal vez en el Pleistoceno y se expandió para dar surgimiento a la fauna andina actual. Algunas de sus más estrechas semejanzas con las especies norteamericanas *Pieris occidentalis* pueden, sin embargo, deberse a evolución convergente, bajo las condiciones reinantes en las grandes altitudes.

SUMMARY

The butterflies of the tribe Pierini have undergone adaptative radiation in the Andean region, and despite their great biogeographic interest their life histories are very poorly known. Two species, *Reliquia santamarta* from the Sierra Nevada de Santa Marta, Cesar,

and *Tatochila xanthodice* from the Cordillera Central de los Andes, Valle del Cauca, were studied in the field and in the laboratory. Behavioral and ecological observations were made in their natural habitats, and comparisons made to the much better-known North American Pierini fauna. Both species were reared from the egg under laboratory photoperiod-temperature regimes, and their physiological and developmental responses noted and compared to mid-and high-latitude Pierines. Their early stages, hitherto unknown, were described and figured.

Various kinds of evidence point to a relationship of both species to the Holarctic *Pieris callidice* species group, but unlike populations of that group from mid- to high latitudes, *Reliquia santamarta* and *Tatochila xanthodice* are phenotypically invariant under diverse rearing regimes. The preliminary indications support the idea that *R. santamarta* is a relict of a North American stock which invaded South America, perhaps in the Pleistocene, and radiated to give rise to the present Andean fauna. Some of its very close resemblances to the North American species *Pieris occidentalis* may, however, be due to convergent evolution under high-alpine conditions.

