W+W Special Paper B-23-2

Schmetterlinge und Mendel'sche Artbildung

Nigel Crompton



Dezember 2023

Inhalt

Schmetterlinge und Mendel'sche Artbildung

Einführung in die Schmetterlingsfamilien	3
kompakt	4
Höhere Taxonomie der Schmetterlinge	5
Die Familien der Schmetterlinge	6
Mendel'sche Artbildung und die Schmetterlinge	9
Die adaptive Radiation der Gattung Jezebel in West-Neuguinea (Papua)	. 11
Indizien für eine volle Gesundheit von Arten Beweise für vergleichbare Fitness	14
3. Nachweis von wiederholt auftretenden Merkmalsausprägungen Dynamische Gesundheit (1.)	15
Vergleichbare Fitness (2.)	
Wiederholte Merkmalsausprägungen (3.)	19
Ouellen	. 20

Zum Titelbild:

Calephelis muticum, Sumpf-Würfelfalter ("Swamp Metalmark"), Michigan, USA. (Foto: Barb Barton bei Michigan Natural Features Inventory, mit freundlicher Genehmigung)

Schmetterlinge und Mendel'sche Artbildung

Nigel Crompton, Ph.D., D.Sc. Cornerstone University, Grand Rapids, MI, USA

Einführung in die Schmetterlingsfamilien

Zweifellos sind die Flügel der Schmetterlinge das, was sie für Menschen so charakteristisch und attraktiv macht (Abb. 1). Schmetterlinge sind auch für ihre manchmal wunderschönen und faszinierenden Raupen bekannt. Schmetterlinge haben wie alle Insekten drei Tagmata (Abschnitte): Kopf, Thorax (Rumpf) und Abdomen (Hinterleib). Der Kopf hat ein Paar hervorstehender, kugelförmiger Facettenaugen, die oft gefärbt sind und den Schmetterlingen ein Sichtfeld von fast 360° bieten. Neben dem für uns Menschen gewohnten Spektralbereich sind die Augen auch in der Lage, ultraviolettes Licht wahrzunehmen. Zwischen den Augen befindet sich ein Paar segmentierter Fühler, die willentlich bewegt werden können und auf Pheromone*, Nektar und Futterpflanzen reagieren. An der Basis der Fühler befinden sich Johnston-Organe, die für die Orientierung und das Gleichgewicht im Flug wichtig sind (SANE et al. 2007). An der Vorderseite des Kopfes befindet sich ein Paar meist kurzer Fortsätze, die Palpen, die zum Geruchssinn beitragen. Alle Schmetterlinge haben einen Rüssel, der aus zwei C-förmigen Röhren, den Galeae, besteht, die sich zu einer Saugröhre ausrichten. Diese ist oft aufgerollt, wenn sie nicht benutzt wird, und die erstaunlich komplex ist (Krenn 2010). Der Thorax trägt die Flügel und Beine. Er verfügt über Muskeln, die je nach Art zwischen 2 und 20 Mal pro Sekunde mit den Flügeln schlagen können. Es gibt drei Beinpaare, wobei die Vorderbeine der bürstenfüßigen Schmetterlinge, insbesondere bei den Männchen, verkürzt sind (Abb. 2), so dass der Eindruck entsteht, dass es nur zwei Beinpaare sind. An den Beinen befinden sich Sensoren, die Vibrationen und verschiedene Geruchssignale registrieren. Der Hinterleib hat an den Seiten eine Reihe von Öffnungen, die der Atmung dienen. Er beherbergt auch die Verdauungs- und Fortpflanzungsorgane und ist oft farblich an die Flügel angepasst.

Schmetterlinge gehören zur Klasse der Insekten, den Hexapoda (siehe Tab. 1). Sie weisen einen vierstufigen Lebenszyklus auf: Ei, Larve, Puppe und Imago (= Erwachsenenstadium), der in der Fachsprache als holometaboler* Lebens-





Abb. 1 Speyeria coronis, Perlmuttfalter. Bighorn National Forest, Wyoming, USA. (Foto: Allister L. Crompton, mit freundlicher Genehmigung)

zyklus bezeichnet wird. Damit gehören sie zur größten Insektenüberordnung, den Endopterygota (mit innen gebildeten Flügeln), was dem Begriff Holometabola (sich vollständig verwandelnd) gleichkommt. Zu ihr gehören viele andere bedeutende Insektenordnungen wie Käfer (Coleoptera) und die Ameisen, Bienen und Wespen (Hymenoptera).

Vergleichende DNA-Sequenzierungsstudien ergeben automatisch eine verschachtelte Hierarchie von Kladen*. Innerhalb der Endopterygota befindet sich die kleinere Überord-

Abb. 2 Reduzierte Vorderbeine von *Bicyclus anynana* (Nymphalidae), siehe schwarzer Pfeil. (Aus Wolfe et al. 2011; CC BY 3.0)

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar auf S. 7 erklärt.

Kompakt

Schmetterlinge sind Tiere von großer Schönheit und Anziehungskraft. Sie sind zart und zerbrechlich, aber dennoch kunstvoll dekoriert und üben eine große Bewunderung und Faszination aus. Die Gruppe der Schmetterlinge scheint nicht ein einziger "Grundtyp" oder eine genetische Familie zu sein, sondern mindestens sechs oder sieben grundsätzlich unabhängige Kladen* zu umfassen. Die Ergebnisse eines kürzlich durchgeführten Genomprojekts, bei dem die DNA aller Schmetterlingsarten in Nordamerika (über 400 Arten) sequenziert wurde, unterstützen die Idee von sechs genetischen Familien. Hybridisierungsdaten und kladistische Studien sprechen jedoch für mindestens 37 Grundtypen. Es gibt zwei Mechanismen, die vorgeschlagen wurden, um die große Artenvielfalt in diesen genetischen Familien und Grundtypen zu begründen. Der derzeit am häufigsten in Biologie-Lehrbüchern und -Kursen beschriebene Mechanismus ist die Mutation. Der zweite Mechanismus wurde erstmals von Mendel beschrieben und beinhaltet Meiose und reproduktive Isolation. Die beiden Mechanismen werden in diesem Artikel bei der Untersuchung einer der bemerkenswertesten adaptiven Radiationen (Artaufspaltung) von Schmetterlingen, der Gattung Jezebel (Delias) aus Neuguinea, diskutiert und verglichen. Viele Daten unterstützen Mendels Ideen und erklären erfolgreich die Entstehung neuer Schmetterlingsarten. Nur wenig spricht für einen Beitrag von Mutationen.

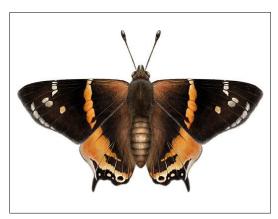
> nung Panorpida (= Mecopterida), das sind die Ordnungen der Insekten mit einem reduzierten oder fehlenden Legebohrer, darunter Fliegen (Diptera) und Flöhe (Siphonaptera). Innerhalb der Panorpida gibt es die Überordnung Amphiesmenoptera, die nur zwei Schwesterordnungen umfasst: die Schmetterlinge und Motten (Lepidoptera) und die Köcherfliegen (Trichoptera). Die Amphiesmenoptera weisen Merkmale* auf, die sonst nirgendwo unter den Insekten zu finden sind: Die Larven haben Drüsen und Münder, die in der Lage sind, Seide zu produzieren und zu verarbeiten. Außerdem befinden sich auf ihren Flügeln dichte Setae (Borsten) und die Flügel haben ein charakteristisches Flügelnervenmuster. Chromosomen sind holozentrisch (Chromosomen ohne zentrales Zentromer). Das Weibchen ist das heterogame Geschlecht (d. h. es besitzt zwei verschiedene Geschlechtschromosomen). Allerdings gibt es deutliche Unterschiede zwischen der Ordnung der Schmetterlinge und Motten einerseits und jener der Köcherfliegen andererseits. Bei den Trichoptera bilden die Setae Haare auf den Flügeln, und die Larven sind typischerweise wasserlebend, wobei viele von ihnen charakteristische Schutzhüllen (Körper-

Abb. 3 Links Prodryas persephone in fossiler Erhaltung (Foto: Samuel Hubbard Scudder, gemeinfrei), rechts künstlerische Rekonstruktion von Prodryas persephone basierend auf den verwandten Gattungen Hypanartia und Antanartia. (Franz Anthony, CC BY-SA 4.0)



hüllen) bilden. Bei den Lepidoptera bilden die Setae typischerweise Schuppen auf den Flügeln und die Larven sind meist terrestrisch. Fossilien von Trichoptera-Larvenhüllen sind aufgrund ihres dauerhaften Baumaterials aus frühen permischen Gesteinen bekannt (Mouro et al. 2016). Ansonsten sind Fossilien von Trichoptera und Lepidoptera (deren Schuppen) aus Gesteinen der Trias-Jura-Grenze bekannt (VAN ELDIJK et al. 2018). Das älteste gesicherte vollständige Fossil eines adulten Schmetterlings, *Prodryas persephone*, stammt aus dem späten Eozän (**Abb. 3**).

Die Karyotypen* (Chromosomensätze) der Lepidopteren bieten interessante Einblicke in diese faszinierenden Tiere. Der Karyotyp der Lepidopteren ist ihr Indikator für die Geschlechtsbestimmung und ähnelt dem der Vögel und Schlangen. Die Weibchen sind das heterogame Geschlecht, mit W- und Z-Chromosom, im Gegensatz zu Säugetieren und anderen Insekten, bei denen die Männchen das heterogame Geschlecht sind, mit X- und Y-Chromosom. Außerdem findet bei männlichen Lepidopteren ein meiotisches Crossing Over statt, bei den Weibchen jedoch nicht, ihre meiotische Prophase ist achiasmatisch* (TRAUT et al. 2008). Innerhalb der "mega-diversen" Ordnung der Lepidopteren treten sehr große Unterschiede in der Anzahl der Chromosomen auf, was als Karyotyp-Evolution bezeichnet wird. Es wird angenommen, dass der Standardkarvotyp der Lepidopteren aus einer haploiden* Anzahl von 31 Chromosomen (d. h. einer diploiden* Chromosomenzahl von 62) hervorgegangen ist (AHOLA et al. 2014; HILL et al. 2019). Allerdings variiert die Chromosomenzahl bei den zahlreichen Arten stark. In der Regel liegt sie aufgrund von Chromosomenfusionen unter 31, kann aber aufgrund von Chromosomenspaltungen auch weit über 31 liegen, wobei die Anzahl zwischen 5 und 223 liegt. Diese außergewöhnliche Variation der Chromosomenzahl (die Gesamtmenge der DNA variiert nur wenig) wird toleriert, weil die Chromosomen der Lepidoptera holozentrisch sind, d. h. sie haben kein kondensiertes zentrales Zentromer, sondern diffuse



Zentromere, die über die gesamte Länge der Chromosomen verteilt sind, ein Merkmal, das alle Amphiesmenoptera teilen (MANDRIOLI & MANICARDI 2020). Normalerweise wären Hybriden zwischen Arten mit unterschiedlicher Chromosomenzahl aufgrund von Komplikationen bei der Meiose steril. Die holozentrische Beschaffenheit der Chromosomen überwindet jedoch dieses Problem und kann sogar zur Entstehung neuer Arten beitragen (LUKHTANOV et al. 2020).

Höhere Taxonomie der Schmetterlinge

Schmetterlinge gehören zur Ordnung der Lepidoptera, den schuppenflügeligen Insekten (siehe Tab. 1). Die Ordnung umfasst mehr als 180.000 benannte Arten von Nachtfaltern und Schmetterlingen. Motten sind in der Regel, aber keineswegs ausschließlich nachts aktiv. Schmetterlinge sind eher tagsüber aktiv. Ihre Aktivität spiegelt sich in den gebräuchlichen deutschen Namen für die beiden Gruppen wider: Motten = Nachtfalter; Schmetterlinge = Tagfalter. Sie lassen sich dadurch unterscheiden, dass Motten typischerweise fadenförmige (lineare) oder fiederartige Fühler, einen kurzen, dicken Körper und die Tendenz haben, ihre Flügel flach über den Rücken zu falten. Schmetterlinge hingegen haben kopf- bzw. keulenförmige Fühler, einen langen, dünnen Körper und besitzen die Tendenz, ihre Flügel aufrecht über den Rücken zu falten. Wie so oft in der Biologie gibt es auch hier Ausnahmen. Die Taxonomie der Schmetterlinge (Lepidoptera) befindet sich noch erneut in Entwicklung wegen der Flut neuer Sequenzdaten (LI et al. 2019). Gegenwärtig handelt es sich um eine verschachtelte Hierarchie, die auf dem Prinzip der immer umfangreicheren gemeinsamen Merkmale beruht. Schmetterlinge gehören zur Unterordnung Glossata (mit einem aufrollbaren Rüssel), die die Infraordnung Heteroneura (mit ungleicher Flügelnervatur) umfasst, zu der die auffällige und ausgedehnte Abteilung Ditrysia (mit zwei verschiedenen Geschlechtsöffnungen, eine für die Paarung und eine für die Eiablage) gehört, die immer noch rund 98 % aller Lepidoptera umfasst.

Die Ditrysia bestehen aus zwei Kladen: Macro- und Microlepidoptera. Trotz dieser Bezeichnungen ist die Körpergröße keine Garantie für die taxonomische Zugehörigkeit. Die Unterscheidung erfolgt auf der Basis einer sorgfältigen Untersuchung der Larven. Nur wenn winzige Häkchen, sogenannte Crochets (Klammerfüße*), an der Basis der echten Beine in einer medialen Reihe angeordnet sind, die paral-

Taxon Klasse Hexapoda (= Insekten) Endopterygota (= Holometabola) Überordnung Panorpida (= Mecopterida) Amphiesmenoptera Lepidoptera Ordnung Unterordnung Glossata Infraordnung Heteroneura Division Ditrysia Macrolepidoptera Schmetterlinge Rhopalocera Überfamilie (Motten-Schmetterlinge) Hedyloidea Überfamilie (Echte Schmetterlinge) Papilionoidea

lel zur Körperachse verläuft, gilt die Larve als macrolepidopterisch. Solche Larven ernähren sich von der Oberfläche und nicht vom Inneren ihrer Futterpflanzen. Die Anordnung ihrer Häkchen hilft ihnen, sich besser festzuhalten (WAGNER 2005). Zu den Macrolepidoptera gehören alle zehn Überfamilien der großen Nachtfalter und Schmetterlinge. Zwei der Überfamilien bilden die Gruppe Rhopalocera (mit Keulenantennen), zu der alle mehr als 18.000 benannten Schmetterlingsarten gehören. Alle anderen Lepidopteren-Überfamilien werden als Nachtfalter betrachtet und manchmal einfach in die Unterordnung Heterocera (mit verschiedenen Antennen) eingeordnet.

Zu den Rhopalocera gehört zum einen die Überfamilie Hedyloidea (Schmetterlings-Nachtfalter) mit einer einzigen Familie (Hedylidae) und einer einzigen Gattung (Macrosoma) von 36 Arten nachtaktiver, tropischer, amerikanischer, mottenähnlicher Schmetterlinge, von denen keiner Keulenfühler hat. Zum anderen gehört auch die Überfamilie Papilionoidea (Echte Schmetterlinge) zu den Rhopalocera mit sechs Familien: den Papilionidae (Schwalbenschwänze, 3 Unterfamilien), den Hesperiidae (Dickkopffalter, 9 Unterfamilien), den Pieridae (Weißlinge und Verwandte, 4 Unterfamiden Nymphalidae (Edelfalter, 12 Unterfamilien), den Lycaenidae (Bläulinge, 7 Unterfamilien) und den Riodinidae (Würfelfalter, 2 Unterfamilien). Trotz des äußeren Erscheinungsbildes deutet eine Studie von Heikkila et al. (2012), bei der sowohl molekulare als auch morphologische Kriterien zur Klassifizierung von Untergruppen verwendet wurden, darauf hin, dass Hedyloidea und Hesperiidae Schwestergruppen sind, und die Autoren empfahlen sogar, alle sieben Familien in die Überfamilie Papilionoidea aufzunehmen.

Tab. 1 Taxonomie der Schmetterlinge (Stand von 2023)

Die Familien der Schmetterlinge

Von großem Interesse ist die Frage, wie viele grundlegende Taxa (genetische Familien) die Schmetterlinge umfassen. Morphologische und genetische Studien haben große Fortschritte bei der Bestätigung und Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Papilionoidea gemacht. Leider liegen keine wirklich umfassenden Untersuchungen von Hybriden aus allen sechs Schmetterlingsfamilien vor, so dass, obwohl verschiedene Grundtypen eindeutig vertreten sind, die Daten nicht ausreichen, um bei der Klärung dieser umfassenderen Frage einen bedeutenden Schritt weiterzukommen. Kürzlich wurden umfangreiche Studien unter Verwendung von Sequenzierungsdaten durchgeführt, um die Beziehungen zwischen allen 496 europäischen Schmetterlingsarten (WIE-MERS et al. 2020) und allen 845 nordamerikanischen Schmetterlingsarten aus den Vereinigten Staaten und Kanada (ZHANG et al. 2019) zu analysieren. Die Zhang-Studie ist außergewöhnlich, weil die gesamten Genome aller 845 Arten sequenziert wurden. Beide Studien führten zu "zeitkalibrierten" phylogenetischen Bäumen,



Abb. 4 Bhutanitis thaidina (Blanchard, 1871) aus der chinesischen Shaanxi -Provinz. (Robert Nash, CC BY 2.5)



Abb. 5 Weißer Drachenschwanz (Lamproptera curius). (Ms Sohini Vanjari, CC BY-SA 2.5)

die auf Sequenzähnlichkeiten basieren und eine radiometrische Datierung voraussetzen. Die Ergebnisse dieser Studien sind aufschlussreich. Obwohl sie unabhängig voneinander durchgeführt wurden und Schmetterlinge aus verschiedenen Kontinenten untersucht wurden, stimmen die Ergebnisse in einer "augenfälligen Divergenzsequenz" der sechs untersuchten Familien vorzüglich überein. Von den Papilionidae verzweigen sich zuerst die Hesperiidae, dann die Pieridae, dann die Nymphalidae und schließlich die nah verwandten Schwesterkladen der Lycaenidae und Riodinidae. Ob diese Abfolge tatsächlich eine verzweigte Diversifizierung widerspiegelt, ist eine vom zugrunde liegenden Ursprungsmodell beeinflusste Interpretation. Dass in beiden Studien wiederholt und in gleicher Weise deutliche Unterschiede in der Sequenz zwischen den betreffenden Kladen verzeichnet wurden, spricht jedoch stark für die Unabhängigkeit der sechs Familien.

Sind taxonomische Familien monophyletisch oder polyphyletisch? Haben sie einen einzigen gemeinsamen Vorfahren oder mehrere Vorfahren? Die Papilionidae umfassen drei Unterfamilien: Baroniinae, Parnassiinae und Papilioninae. Die Unterfamilie Baroniinae umfasst eine einzige Art mit kurzen Antennen, von der man annimmt, dass sie mit einer fossilen Art verwandt ist. Ihre Flügel ähneln denen der Parnassiinae, die 74 Arten umfassen, und sie könnte mit diesen verwandt sein. Die verbleibenden 500 Arten werden den klassischen Papilioninae mit ihren charakteristischen Schwalbenschwänzen zugeordnet, auch wenn nicht alle diese Arten einen Schwalbenschwanz haben, der aus ihren großen, kräftig gefärbten Hinterflügeln hervorsteht. Morphologisch könnte man die drei Gruppen als getrennte Grundtypen betrachten. Es liegen jedoch keine ausreichenden Hybridisierungsdaten vor, um diese Annahme zu bestätigen, und es gibt Anzeichen für Merkmalsüberschneidungen zwischen den drei Unterfamilien, z. B. haben sowohl der Chinesische Schwalbenschwanz, Bhutnitis thaidina (Abb. 4), als auch der Drachen-Schwalbenschwanz, Sericinus montela. Schwalbenschwänze, werden aber beide zu den Parnassiinae gestellt. Noch auffälliger sind die Drachenschwänze, Lamproptera, eine Gattung mit einem außergewöhnlichen und einzigartigen Phänotyp, die zu den Papilioninae gestellt wird. Ihre Vorderflügel sind durchscheinend, und ihre Hinterflügel weisen einen deutlich verlängerten Schwanz auf. Darüber hinaus ist ihr Flug mit sehr schnellen Flügelschlägen, die denen von Libellen ähneln, sehr ungewöhnlich. Die beiden Arten sind von Indien bis Indonesien verbreitet. (Eine phänotypisch ähnliche Gattung der Riodiniden mit deutlich verlängerten Flügelschwänzen sind die Kaulquappenfalter.)

Die fünf Syrmatia-Arten weisen ebenfalls sehr schnelle Flügelschläge auf. Sie unterscheiden sich dadurch, dass sie etwa dreimal kleiner sind als die beiden Lamproptera-Arten (Abb. 5) und kommen in Ecuador, Brasilien und Venezuela vor. Es spricht einiges dafür, sie zusammen in eine eigene und separate genetische Familie zu stellen. Die Klärung der Grundtyp-Abgrenzungen und genetischen Familien der Schmetterlinge stellt eine große Herausforderung dar. Die Bestimmung der Grundtypen wird durch die raschen Karyotypveränderungen bei Schmetterlingsgattungen erheblich erschwert. Inkompatible Karyotypen schließen selbst bei verwandten Arten fruchtbare Nachkommen aus. Alternative Methoden zur Prüfung der interspezifischen Genomkompatibilität sind erforderlich. Unabhängig davon, aus wie vielen genetischen Familien oder Grundtypen die Schmetterlinge bestehen, bleibt die Frage bestehen, wie neue Arten entstehen.

Die genomischen Daten bestätigen eindeutig, dass Schmetterlinge aus sechs grundlegend verschiedenen Familien bestehen (die Hedyloidae könnten eine siebte sein). Die Zugehörigkeit der Schmetterlinge zu sechs Familien ist seit langem bekannt; die meisten Forscher betrachten die Dickkopffalter (Hesperiidae) als echte Schmetterlinge. Die beiden umfangreichen Genomstudien unterschieden sich jedoch deutlich, als es um die Aufteilung der Familien in Unterfamilien und Triben ging. Dies deutet darauf hin, dass diese niedrigeren taxonomischen Ebenen eher eine zufällige, genetische Diversifizierung widerspiegeln als grundlegende taxonomische Kladen. Dies führt zu der Frage, wie viele Grundtypen von Schmetterlingen es gibt. Grundtypen werden auf der Grundlage der Fähigkeit der Arten innerhalb einer Klade definiert, Hybriden zu bilden. Es ist nicht ungewöhnlich, dass ein Grundtyp einer Familienoder Unterfamilienklade entspricht. Obwohl die Hybridisierung wahrscheinlich das beste Einschlusskriterium in der Taxonomie ist, ist ihr Fehlen ein schlechtes Ausschlusskriterium. Die Artbildung erfordert in der Regel eine reproduktive Isolation, die eine Hybridisierung zwischen Schwesterarten innerhalb einer Gruppe oft schwierig oder sogar unmöglich macht. Morphologische Ähnlichkeit und gemeinsame Merkmale sind alternative, aber unzuverlässige Ersatzkriterien für Hybridisierung. DNA-Sequenzdaten sind statistisch zuverlässiger, aber sie sind kein eindeutiger Beweis, da sie auf eine Verwandtschaft hinweisen können, auch wenn keine besteht. Obwohl noch viel Forschungsarbeit erforderlich ist, könnten die 37 Unterfamilien der Schmetterlinge 37 Grundtypen widerspiegeln, wenn Hybridisierung zur Bestimmung taxonomischer Kladen verwendet wird.

Glossar

achiasmatisch: eine Ausnahmesituation, in der das Crossing-over – der Austausch von genetischem Material zwischen homologen Chromosomen – während der Prophase I der Meiose nicht stattfindet. Dies bedeutet nicht, dass sich die Chromosomensätze in der Metaphase I der Meiose nicht mischen, was in erster Linie der von Mendel untersuchte Rekombinationsmechanismus war.

Allel: Ausprägung eines bestimmten Gens

amplexiform: Form der → Flügelkopplung, die bei allen Schmetterlingen mit Ausnahme des Dickkopffalters vorkommt. Der Hinterflügel hat einen vergrößerten Humerus-Bereich, der sich weitgehend mit dem Vorderflügel überlappt, so dass die beiden Flügel koordiniert bewegt werden können als wären sie ein einziger, großer Flügel.

Cremaster: eine hakenartige Struktur am Ende der Puppe, die dazu dient, diese an einem Blatt oder Zweig zu befestigen

diploid: Ein Chromosom liegt in doppelter Ausführung vor.

dominant: eine \rightarrow Merkmalsausprägung, die im \rightarrow heterozygoten Zustand ein \rightarrow rezessives \rightarrow Allel unterdrückt.

endemisch: ein Organismus, der nur an einem bestimmten Gebiet vorkommt.

Flügelkopplung: Strukturen, die die Vorder- und Hinterflügel von Schmetterlingen und Motten für den synchronen Flug zusammenhalten.

haploid: Zellen mit einem einzigen Chromosomensatz, in der Regel Gameten, die sich zu dem normalen doppelten Chromosomensatz verbinden, der in den meisten Zellen diploider Organismen zu finden ist.

heterozygot: Ein Gen liegt in verschiedenen \rightarrow Allelen vor, die zu unterschiedlichen \rightarrow Merkmalsausprägungen führen.

holometabol: "vollkommene Verwandlung" bzw. Metamorphose: Aufgrund von i. d. R. sehr unterschiedlicher Lebensweise und Körperbau ist ein Umbau von Larve zu Imago (erwachsenem Insekt) nur durch ein Puppenstadium möglich. **homozygot**: Ein Gen liegt in zwei glei-

homozygot: Ein Gen liegt in zwei gleichen → Allelen vor.

Karyotyp: das Spektrum der in einem Organismus vorkommenden Chromosomen, die in der Regel nach abnehmender Größe angeordnet sind, wobei die Geschlechtschromosomen auf einer Seite liegen.

Klade: (gr.) Zweig, geschlossene, monophyletische Abstammungsgemeinschaft (d. h. sie wird evolutionstheoretisch als von einem einzigen Vorfahren abstammend interpretiert).

Klammerfüße: deutscher Begriff für "Crotchets": Raupenfüße mit einer Reihe von mikroskopisch kleinen Haken, die in einer C-Form entlang des äußeren Randes der Füße angeordnet sind und der Raupe helfen, ihr Substrat zu greifen. Kynurenin-Pigmente: Pigment-Metabolit der Aminosäure Tryptophan, typischerweise gelb oder orangefarben.

Merkmal: Element des Phänotyps, das in alternativen Formen auftritt, die als → Merkmalsausprägungen bezeichnet

Merkmalsausprägung: Eine der alternativen Ausprägungen eines Merkmals, die zusammen den Phänotyp ergeben.

Ommochrom-Pigmente: Pigment-Stoff-wechselprodukt von Tryptophan, typischerweise rot oder braun gefärbt.

Osmeterium: "Nackengabel", ein Abwehrorgan, das sich wie ein Paar Hörner aufbläht, um die Raupen vor Fressfeinden zu schützen, und das einen üblen Geruch verströmt.

Pheromon: ein von einem Tier freigesetztes Hormon, das das Verhalten oder die Physiologie anderer Tiere beeinflusst.

Präcostale: zusätzliche kurze Ader an der Vorderseite des Hinterflügels von Riodinidae (Würfelfalter)-Arten.

Präcostalvene: die vorderste Ader eines Insektenflügels.

Pterinpigmente: Pigment-Metaboliten von Guanosin, typischerweise weiß oder gelb gefärbt.

rezessiv: Allel, das im \rightarrow heterozygoten Zustand von einem \rightarrow dominanten \rightarrow Allel unterdrückt wird.

Tarsal: die fünf untersten Segmente des Schmetterlingsbeins, unterhalb des Schienbeins, werden Tarsalsegmente (Tarsomere) genannt, von denen das unterste die Tarsalklaue trägt.

Die etablierte reproduktive Isolation ist einfach zu weit verbreitet, als dass Hybridisierungsstudien umfassendere Kladen zulassen würden, zum Beispiel, dass es nur sechs grundlegende genetische Familien der Schmetterlinge gibt, was die beiden umfangreichen Sequenzierungsstudien zu bestätigen scheinen (Zhang et al. 2019; Wiemers et al. 2020).

Familien der Papilionoiden-Schmetterlinge

6 Familien, 37 Unterfamilien und 19.210+ Arten (nach Wikipedia und Liet al. 2019)

Papilionidae (Schwalbenschwänze) 550+ Arten

- Der Vorderflügel hat 11–12 Adern und 1–2 kurze, zusätzliche Adern an seiner Basis. Der Hinterflügel hat eine hintere (anale) Ader.
- Die Vorderbeine sind bei beiden Geschlechtern normal. Die Antennen sind kürzer als normal.
- Raupen mit fünf Stadien und mit Osmeterium* (Nackengabel), Puppen aufrecht, durch Cremaster* und Seidengürtel gesichert.
- Schuppen: Lumen mit Zwischenwabengitter und papiliochromen Pigmenten.
- Wabenmuster in den Flügelschuppen (SEAH & SARANATHAN 2020).
- 3 Unterfamilien: Papilioninae, Parnassinae und Baroniinae

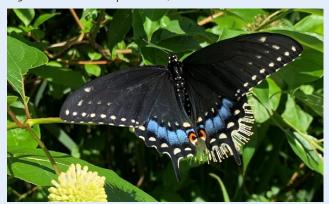


Abb. 6 *Papilio polyxenes*, Weibchen des Schwarzen Schwalbenschwanzes ("Black Swallowtail"). Reeds Lake, Grand Rapids, Michigan, USA. (Foto: Nigel Crompton)

Hesperiidae (Dickkopffalter) 3.500+ Arten

- Der Vorderflügel hat 12 Adern. Der Hinterflügel hat zwei hintere (anale) Adern. Keine amplexiforme* (zusammenhaltende) Flügelkopplung*. Der Körper ist kurz und dick.
- Die Vorderbeine sind bei beiden Geschlechtern normal. Die Antennen sind gegliedert und enden in einem ausgeprägten, gebogenen Haken.
- Raupe mit fünf Stadien. Puppen mit dünnen Kokons aus Seide.
- 9 Unterfamilien: Coeliadinae, Euschemoninae, Eudaminae, Tagiadinae, Pyrrhopyginae, Pyrginae, Heteropterinae, Trapezitinae, Hesperiinae (Li et al. 2019).



Abb. 7 Epargyreus clarus, ein Dickkopffalter ("Silver-spotted Skipper"), die Keule der Antennen ist gebogen. Ada, Michigan, USA. (Foto: Nigel Crompton)

Pieridae (Weißlinge und Verwandte) 1.160+ Arten

- Der Vorderflügel hat 11 Adern. Der Hinterflügel hat zwei hintere (anale) Adern.
- Die Beine enden in zweigliedrigen (bifiden) Klauen, die Vorderbeine sind normal. Antennen normal.
- Raupe mit fünf Stadien. Puppen aufrecht, durch Cremaster und Seidengürtel gesichert.
- Schuppen: Lumen mit elliptischen Pigmentkügelchen und Pterinpigmenten*.
- 4 Unterfamilien: Pierinae, Coliadinae, Dismorphiinae und Pseudopontiinae



Abb. 8 Pieris rapae, Kohlweißling, Weibchen mit zwei Flecken auf den Vorderflügeln. Männchen haben nur den zentralen. Grand Rapids, Michigan, USA. (Foto: Nigel Crompton)

Nymphalidae (Edelfalter) 6.000+ Arten

- Der Vorderflügel hat 12 Adern. Der Hinterflügel hat zwei hintere (anale) Adern.
- Die Vorderbeine sind stark reduziert: Männchen haben zwei Tarsengelenke*, Weibchen vier. Antennen normal.
- Raupe mit fünf Stadien. Puppen offen, mit dem Cremaster am Schwanz aufgehängt.
- Schuppen verwenden Ommochrome* und Kynurenin-Pigmente*.
- 12 Unterfamilien: Apaturinae, Biblidinae, Calinaginae, Charaxinae, Cyrestinae, Danainae, Heliconiinae, Libytheinae, Limenitidinae, Morphinae, Nymphalinae und Satyrinae



Abb. 9 *Vanessa atalanta,* Roter Admiral. Edgehead, Mitlothian, Schottland. (Foto: Allister L. Crompton, mit freundlicher Genehmigung)

Lycaenidae (Bläulinge) 6.000+ Arten

- Der Vorderflügel hat 11 Adern. Der Hinterflügel hat zwei hintere (anale) Adern.
- Die Augen berühren die Antennenbasis und sind leicht im Bereich der Antennenbasis eingeschnürt, ansonsten sind die Antennen normal.
- Die Beine sind bei den Männchen typischerweise kürzer, bei den Weibchen jedoch normal. Nur beim Stamm der Polyommatini enden die Vorderbeine in zweigliedrigen Krallen.



Abb. 10 Plebejus icarioides, Boisduval's Bläuling ("Boisduval's Blue"). Sulfur Beds, Yellowstone National Park, Wyoming, USA. (Foto Allister L. Crompton, mit freundlicher Genehmigung)

- Raupen mit vier Stadien. Puppen durch Seidengürtel befestigt, kein Cremaster.
- · Schuppen mit mehrschichtiger unterer Lamelle.
- · Einzigartige Vergesellschaftung mit Ameisen, Myrmecophilia, mit spezial Raupenhautdrüssen dafür.
- 7 Unterfamilien: Lycaeninae, Polyommatinae, Miletinae, Poritiinae, Curetinae, Aphnaeinae und Theclinae

Riodinidae (Würfelfalter) ~2.000 Arten

- Der Vorderflügel hat 12 Adern. Der Hinterflügel hat zwei hintere (anale) Adern und eine kurze, zusätzliche präcostale*
- Die Vorderbeine sind bei den Männchen kurz, bei den Weibchen jedoch normal. Antennen normal.
- Raupen mit sechs bis acht Stadien. Puppen durch Seidengürtel befestigt, kein Cremaster.
- 2 Unterfamilien: Euselasiinae und Riodininae



Abb. 11 Calephelis muticum, Sumpf-Würfelfalter ("Swamp Metalmark"), Michigan, USA. (Foto: Barb Barton bei Michigan Natural Features Inventory, mit freundlicher Genehmigung)

Mendel'sche Artbildung und die Schmetterlinge

Diese sechs traditionellen taxonomischen Familien (siehe Kasten) spiegeln wahrscheinlich eine ähnliche Anzahl von genetischen Familien (Familien mit gemeinsamer genetischer Abstammung) wider. Die Zahl der Grundtypen, die durch Hybridisierungskriterien definiert sind, ist angesichts der Unwägbarkeiten der reproduktiven Isolation und der labilen Karyotypenzahlen sicherlich größer. In jedem Fall stellt sich die Frage, wie die Tausenden von heute beobachteten Arten innerhalb dieser Taxa entstanden sind. Entstanden die neuen Arten, wie es die populärste wissenschaftliche These nahe legt, durch eine Vielzahl vorteilhafter Mutationen, die sich über lange Zeiträume allmählich ansammelten, oder war die genetische Vielfalt bereits in den Schmetterlingsgenomen kodiert, und gibt es Belege dafür, dass die Artbildung, wie von Mendel angenommen, durch die Ausprägung eines latenten phänotypischen Potenzials vorangetrieben wurde?

Die Mendel'sche Artbildung beruht auf den Vererbungsprozessen, die Mendel in seiner berühmten Veröffentlichung über Hybriden von Gartenerbsen (MENDEL 1866) beschrieben hat. Seine These lautet, in der Sprache der heutigen Wissenschaft formuliert: Ausgangspunkt ist, dass jedes Merkmal* im Erbgut zwei Merkmalsausprägungen* aufweisen kann (zwei verschiedene Allele* im heterozygoten* Organismus). Während die Anzahl der Merkmale linear zunimmt, steigt die Anzahl der möglichen Merkmalskombinationen (Phänotypen) exponentiell an. Mehrmals nutzte Mendel den Ausdruck "Combinationsreihe". 10 Merkmale können zu mehr als 1000 verschiedenen Merkmalskombinationen führen, 20 Merkmale zu mehr als 1.000.000 Merkmalskombinationen. Da sich diese Merkmalskombinationen ("Artphänotypen") bei 10 (bzw 20) verschiedenen Merkmalen stark unterscheiden, werden einzelne Merkmalskombinationen als eigene Arten oder Gattungen definiert. Der Ausgangspunkt für diese Fülle von Phänotypen ist die Rekombination, d. h. die Umstellung der genetischen Programme, die

die Merkmalsausprägungen codieren, die während der Meiose stattfindet.

Obwohl die Rekombination theoretisch eine exponentielle Anzahl von Phänotypen (Kombinationen von Merkmalsausprägungen) hervorbringen kann, wird in der Natur in der Regel nur eine begrenzte Anzahl von Abstammungslinien hervorgebracht. Warum ist das so? Im einfachsten Fall hat eine ursprüngliche Art die Anzahl "n" heterozygote Merkmale. Jedes Merkmal hat zwei Merkmalsausprägungen: eine dominante* und eine rezessive*. Bei dem Heterozygoten ist nur die dominante Merkmalsausprägung zu sehen. Wenn sich diese Art "selbst kreuzt", kommt es zu einer zufälligen Verteilung der Allele, die zu diesen Merkmalsausprägungen führen. Infolgedessen bleibt die Hälfte der Merkmale heterozygot. Die andere Hälfte der Merkmale wird jedoch homozygot* "fixiert"; ein Viertel homozygot dominant und ein Viertel homozygot rezessiv. Die Meiose hat also in diesen Fällen die potenzielle Vielfalt, die Heterozygotie, buchstäblich halbiert (wie bereits von MENDEL 1866 beschrieben). Wenn sich die Nachkommen aufgrund der reproduktiven Isolation nur selbst kreuzen können, halbiert jede nachfolgende Generation die verbleibende Vielfalt, und es entsteht rasch eine begrenzte Anzahl phänotypisch statischer (homogener) Individuen (Populationen), siehe Abb. 12, oberer Teil. Die Abstammungslinien bilden einzigartige und isolierte Phänotypen aus. Diese exponentiell abnehmende Einschränkung der Vielfalt wird bis zu einem gewissen Grad durch Hybridisierung ausgeglichen. Merkmalsausprägungen, die einst für eine Linie verloren gingen (durch Fixierung), können so wieder zugänglich gemacht werden, und es steht wieder eine stark erhöhte phänotypische Vielfalt zur Verfügung (siehe Abb. 12, unterer Teil). Die mathematischen Grundlagen dieser Prozesse, die die Artbildung vorantreiben, wie sie erstmals von MENDEL (1866) beschrieben wurden, werden derzeit untersucht (SPRAGUE & CROMPTON, Manuskript in Vorbereitung).

In der Natur herrscht ein Gleichgewicht zwischen diesen drei Prozessen: Rekombination, reproduktive Isolation und Hybridisierung, was zu der Artenvielfalt führt, die heute in den Familien der Organismen zu beobachten ist. Dies erklärt auf elegante Weise, warum Artengruppen in der freien Natur eine so große Vielfalt an Farben oder Mustern aufweisen, obwohl die einzelnen Arten im Vergleich zueinander keine besonderen Selektionsvorteile zu haben scheinen. Neue Arten entstehen, weil die notwendige genetische Information bereits vorhanden ist; diese latenten Phänotypen warten nur darauf, sich zu entfalten. Es ist unnötig zu glauben, dass sie zu ihrer Existenz mutierten.

Dies ist ein sehr wichtiger Unterschied. Er ist der Grund, warum Arten von ihrem Anfang an fruchtbar und lebensfähig erscheinen (das gilt auch in Bezug auf Fossilien). Die Alternative, dass in der Regel eine große Anzahl von Mutationen erforderlich ist, um eine phänotypische Veränderung herbeizuführen, würde die Fitness der Organismen immer wieder beeinträchtigen und zumindest vorübergehend das Gleichgewicht in den Ökosystemen stark stören. Experimentelle Arbeiten zeigen, dass Mutationen in der Regel zu unvollkommenen oder fehlerhaften Merkmalsausprägungen führen (vgl. Вене 2019), indem sie vorhandene Merkmale schädigen oder in unangemessener Weise aktivieren (z. B. beeinträchtigte Farbe oder Organe an falschen Stellen). Einige Mutationen können unter begrenzten, in der Regel anormalen Umständen von Vorteil sein (z. B. das erhöhte Überleben von Sichelzellenanämie-Heterozygoten in malariaverseuchten Regionen). Es liegt jedoch auf der Hand, dass lebensfähige und vitale neue Arten mit neuartigen Merkmalskombinationen am ehesten aus voll funktionsfähigen phänotypischen Programmen entstehen, die bereits in den Genomen vorhanden sind.

Obwohl diese Grundsätze anhand herausragender Merkmale bei weniger bekannten Organismen (Paradiesvögel und Silberschwert-Pflanzen; siehe: Crompton 2018; 2022) bestätigt wurden, gibt es auch mehr vertraute Beispiele. Die Flügelmuster von Schmetterlingen bieten eine hervorragende Möglichkeit, die Zuverlässigkeit der oben genannten Verallgemeinerungen zu überprüfen. Dies liegt daran, dass eine Reihe von Schmetterlingsgattungen mit einer hohen Artenzahl gesegnet ist; ihre Flügelmuster sind vielfältig, auffällig und an sich ästhetisch zu untersuchen. Außerdem werden die molekularen Details der genetischen Programme, die zu diesen Merkmalen führen, derzeit aufgeklärt, was es erlaubt, eindeutige Schlussfolgerungen zu ziehen und nebulöse Annahmen zu vermeiden. Die Passionsblumenfalter, eine Gattung der Edelfalter, würden sich hervorragend eignen, um die Mechanismen der Mendel'schen Artbildung zu bestätigen. Für unsere Zwecke eignet sich die Gattung jedoch nicht so gut als Beleg für Standard-Artbildung, da sie auch unsere besten Beispiele für Mimikry (Nachahmung von Signalen anderer Arten) liefert; sowohl Bates'sche Mimikry (eine wehrlose Art ahmt eine wehrhafte oder giftige Art nach) als auch Müller'sche Mimikry (zwei oder mehr wehrhafte Arten verwenden dieselben oder ähnliche Warnsignale). Man kann vernünftigerweise argumentieren, dass die für die Mimikry eingerichteten Artbildungsmechanismen wahrscheinlich einzigartige, nicht standardisierte Artenbildungsmechanismen beinhalten, die mit ziemlicher Sicherheit bereits existierende genetische Programme übernehmen. Als besser geeignete Alternative werden jedoch die "Jezebels" aus Australien und Südasien, die Pieriden der Gattung Delias, ausgewählt.

Die Pierid-Falter sind eine Familie mit etwa 1.160 Arten, die sich auf etwa 80 Gattungen verteilen. Zu ihnen gehören die bekannten Arten der Weißlinge, Zitronenfalter und Aurorafalter. Die Familie wird traditionell in vier Unterfamilien unterteilt: Coliadinae, Dismorphinae, Pierinae und die Pseudopontiinae. Diese vierfache Unterteilung ist eher willkürlich als absolut. Zu den Coliadinae gehören über 200 Arten, von denen viele leuchtend gelbe Flügel haben, darunter die Gelblinge und die Zitronenfalter. Die Dismorphinae umfassen etwa 60 Arten in 7 Gattungen, von denen einige vielseitige Mimikrys besitzen. Die Pierinae sind die größte Unterfamilie mit fast 880 Arten in 56 Gattungen; viele von ihnen haben überwiegend weiße Flügel, darunter die Weißlinge, die Aurorafalter und die farbenfrohe Gruppe der "Jezebels" (Delias). Die vierte Unterfamilie, die Pseudopontiinae (ursprünglich als eine Art afrikanischer Schmetterlinge, Pseudopontia paradoxa, angesehen, inzwischen aber in fünf eng verwandte Schwesterarten aufgeteilt), sieht aus wie die üblichen Schwefelfalter. Paradoxerweise gelten ihre Fühler als nicht keulenförmig, was eines der Merkmale von Schmetterlingen ist. (Die im Internet verfügbaren Abbildungen und Fotos von Pseudopontia-Arten zeigen jedoch eine bescheidene Verdickung der Antennenenden.)

Die adaptive Radiation der Gattung Jezebel in West-Neuguinea (Papua)

Von den etwa 250 Arten der Jezebel-Schmetterlinge kommt etwa die Hälfte in West-Neuguinea vor. Die meisten von ihnen sind endemisch* in diesem Gebiet, das sich über eine Region erstreckt, die etwa 15 % größer ist als Deutschland. Viele wunderschöne Schmetterlingsarten aus allen 6 Schmetterlingsfamilien sind in West-Neuguinea zu finden, darunter auch einige der fabelhaften Vogelflügel-Schmetterling-Arten, den größten Schmetterlingen der Welt. Die Pieriden sind die drittgrößte Lepidopteren-Familie, was die Artenzahl in West-Neuguinea angeht, und mehr als 80 % der Pieriden-Arten gehören zur Gattung Delias, den Jezebels. Diese haben auf der Insel eine bedeutende adaptive Radiation durchlaufen, vor allem in den Bergregionen. Auch heute noch gibt es bei einer Reihe von Arten klare und phänotypisch unterschiedliche Unterarten. Diese Vielzahl von Arten liefert solide Beobachtungsbelege, mit denen die Mechanismen hinter den normalen Prozessen der Artbildung in der freien Natur untersucht werden können.

Als Darwin die natürliche Selektion als Ursprung der Arten annahm, wusste er wenig über die entsprechenden Mechanismen. Er nahm an, dass die natürliche Selektion neue Arten hervorbringt. Die natürliche, sexuelle oder künstliche Selektion wirkt jedoch nur auf bereits bestehende Unterschiede ein. Ohne diese Unterschiede gibt es nichts zu selektieren. Diese Unterschiede, die als phänotypische Variation bezeichnet werden, kommen von irgendwo anders her. Darwin wusste nicht, woher. Mendel (1866) wies durch gründliche Experimente nach, dass die Variation bei den Arten durch Rekombination bereits vorhandener dominanter und rezessiver Merkmalsausprägungen entsteht, die in den Keimzellen codiert sind. Seine Arbeit wurde jedoch bekanntlich viele Jahre lang übersehen, und in der Zwischenzeit wurde eine alternative Erklärung angenommen, die die Anhäufung mehrerer vorteilhafter Mutationen beinhaltet. Diese Alternative, die weniger auf Beobachtungen als auf Annahmen beruht, dominiert in den heutigen Biologie-Lehrbüchern und im biologischen Denken als primärer Mechanismus hinter der biologischen Variation und als Erklärung für den Ursprung der Arten. Da es kaum greifbare Beweise gibt, die ihre Richtigkeit belegen, wird den Biologiestudenten einfach gesagt, dass sie richtig ist. Anhand der Delias-Schmetterlinge lässt sich untersuchen, ob die Mendel'sche Rekombination eine vernünftige Erklärung für den Ursprung der biologischen Variation ist und ob die Ansammlung von vorteilhaften Mutationen tatsächlich eine bessere Alternative darstellt.

Die 118 papuanischen Delias-Arten werden in 17 Artengruppen eingeteilt, von denen vier weiter untergliedert sind und Artenuntergruppen umfassen. Die Artengruppen sind oft mit geografischen Standorten verbunden. Die Gattung Delias ist ein geeignetes Untersuchungsfeld für Fragen der Artbildung, weil sie so viele Artengruppen umfasst. Sie können systematisch untersucht, Prinzipien abgeleitet und Hypothesen geprüft werden. Die Gattung ist seit über einem Jahrhundert gut erforscht und steht im Mittelpunkt der Feldforschung. Die Schmetterlinge an sich werden weiterhin intensiv erforscht, und die Studien haben sich rasch auf die Molekularbiologie und Genetik der Artenbildung ausgeweitet, wobei sie auf der ausgezeichneten Forschungsgrundlage der Fruchtfliege Drosophila aufbauen. Von großer praktischer Bedeutung ist, dass Delias-Schmetterlinge zwar die üblichen schwarz-weißen Flügelmuster der Pieriden aufweisen, aber auch auffällige, leuchtend bunte, charakteristische Flügelmuster auf der Unterseite der Flügel, die die Grundlage für

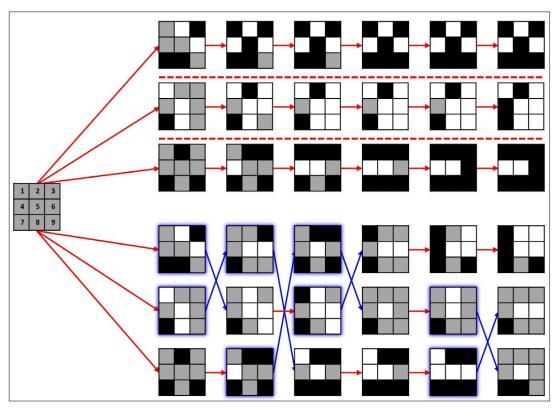


Abb. 12 Die Auswirkungen der meiotischen Rekombination auf einen panheterozygoten Organismus mit neun Genen im Verlauf von sechs aufeinanderfolgenden Generationen (F1–F6) bei vollständiger oder teilweiser reproduktiver Isolation. Heterozygote Gene (het.) sind grau dargestellt, homozygote dominante Gene (hom-d.) sind schwarz dargestellt, homozygote rezessive Gene (hom-r.) sind weiß dargestellt. Bei reproduktiver Isolation (rot gestrichelte Linien) sind nur Selbstkreuzungen möglich, so dass nach jeder Generation (Meiose) aus heterozygoten Genen 25% hom-d., 50% het., 25% hom-r. werden. Obere Hälfte: Drei Linien mit reproduktiver Isolation (rot gestrichelte Linien). Nach sechs Generationen sind alle drei Linien vollständig homozygot und haben sich zu drei separaten, fixierten Arten entwickelt. Das Gen 7 wurde in allen drei Linien in der ersten Generation (F1) fixiert.

Untere Hälfte: Dieselben drei Linien bei F1 wie die oberen drei, aber mit der Möglichkeit, gelegentlich zu hybridisieren (die Hybridisierungsraten wurden in diesem Beispiel mit einer Wahrscheinlichkeit von 25 % zwischen zwei beliebigen Linien bei jeder Generation gewählt). Wenn eine Hybridisierung stattfindet, kann folgendes eintreten: hom. Gen X gleiches hom. Gen führt zu keiner Veränderung der Nachkommenschaft; hom. Gen X anderes hom. Gen führt zu het. Nachkommenschaft; hom. Gen X het. Gen führt zu 50% hom. Gen, 50% het. Gen; het. Gen X het. Gen führt zu 25% hom-d., 50% hetero., 25% hom-r. Nach sechs Generationen sind 13 von insgesamt 27 Genen (insgesamt 9 Gene in allen 3 Linien) noch heterozygot. Die Gene 5 und 7 wurden in allen Linien in der F3 bzw. F1 fixiert. (Dieser "9-Gene"-Organismus sollte besser als "9 Merkmale"-Organismus bezeichnet werden. Warum? Weil in der Regel mehr als ein Gen an der Ausprägung der Merkmalsausprägungen eines Merkmals beteiligt ist (= *Polygenie*)).

eine robuste, eindeutige und genaue Auswertung bilden. Viel zu viele Hypothesen über die Artbildung erfordern einen uneingeschränkten Glauben an populäre schulische Annahmen und akademische Dogmen, was bei Verwendung des *Delias*-Modells vermieden werden kann.

Die beiden vorgeschlagenen Mechanismen der Artbildung, die hier verglichen werden, sind der Mutations- und der Mendel'sche Mechanismus. Der Mutationsmechanismus besagt, dass sich mehrere vorteilhafte Mutationen in Genomen ansammeln, die zur Ausprägung neuer Merkmalsausprägungen, neuer Merkmale und schließlich zum Auftreten neuer Arten führen. In den gängigen Biologie-Lehrbüchern wird fast ausschließlich dieser Mechanismus behandelt. Der Mendel'sche Mechanismus besagt, dass durch die Nutzung latenter genetischer Programme, die als Folge von Rekombination und Hybridisierung zum Vorschein kommen, rezessive Merkmalsausprägungen und sogar latente Eigenschaften ausgeprägt werden können und neue Arten auftreten. Da diese Argumente vielleicht weniger bekannt sind, wird in Abb. 12 eine Zusammenfassung gegeben. Die Ideen sind ausführlich diskutiert worden (CROMPTON 2019; 2020a; 2020b). In ihrer einfachsten Form: Der zufällige Verlust von Heterozygotie führt zu neuen Arten, die als einzigartige Kombinationen von dominanten und rezessiven homozygoten Merkmalsausprägungen definiert sind. Obwohl sowohl Mutations- als auch Mendel'sche Mechanismen zu bisher nicht dagewesenen Merkmalsausprägungen führen können, führen den Phänotyp beeinflussende Mutationen in der Regel zu Merkmalsausprägungen, die durch Schädigung oder Verlust genetischer Informationen entstehen. Meiotische Rekombination und Hybridisierung sind nur selten mit einer solchen Schädigung oder einem Verlust der genetischen Information verbunden und funktionieren auf diese Weise, um die Vitalität und Lebensfähigkeit zu erhalten und um Schäden und Verluste am Genom zu vermeiden.

Die Mendel'sche Artbildung benötigt eine reproduktive Isolation, die sicherstellt, dass die

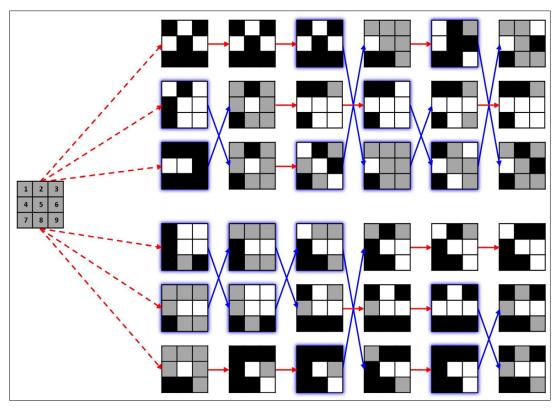


Abb. 13 Für die allgemeinen Einzelheiten der Abbildung siehe Abb. 12. Es werden die Generationen F6–F11 gezeigt.

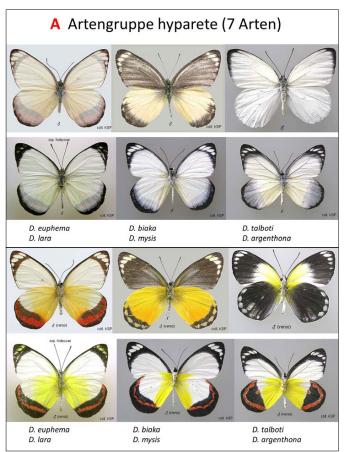
Oberer Hälfte: Ursprünglich handelte es sich um drei getrennte, reproduktiv isolierte Abstammungslinien. Solange die reproduktive Isolation aufrechterhalten wurde, blieb das kombinierte Potential an Vielfalt der drei Linien erhalten. Dann wird Hybridisierung ermöglicht. Die Heterozygotie nimmt sofort zu, und bereits in der F11-Generation sind 11 von 27 Genen heterozygot (= 0,407). Neue Kombinationen von dominanten und rezessiven Merkmalsausprägungen (= neue Arten) sind entstanden. Die Gene 4 wurden in allen Linien in der F8 (und F1) fixiert.

Untere Hälfte: Die drei nicht reproduktiv isolierten Linien hybridisieren wie vorher. In der F11-Generation sind nur 6 von 27 Genen heterozygot (= 0,222). Wie bei Abb. 12 ist der Verlust der Heterozygotie innerhalb dieser Gruppe und der Verlust der phänotypischen Variation unaufhaltsam. Die Gene 3, 6 und 8 waren in allen Linien bei F11, F9 und F8 fixiert.

Arten intakt, d. h. getrennt, bleiben. Wenn sich Arten überlappen und häufig Hybridisierung stattfindet, kommt es zum Verlust rezessiver Merkmalsausprägungen (aufgrund der Dominanz des anderen Allels) und sogar zum Verlust von Arten durch genetische Vermischung (Tod-ESCO et al. 2016). Wenn die reproduktive Isolation nicht absolut ist und schließlich aufbricht und sporadische zwischenartliche Hybridisierung zulässt, führt dies je nach dem Spektrum der in den einzelnen Linien vorhandenen Merkmalsausprägungen zu einem potenziell erheblichen Anstieg der Heterozygotie. Unter günstigen Umständen könnte dies sogar zum plötzlichen Auftreten neuer (latenter) Merkmale und einer erheblichen Anzahl neuer Arten führen. In der Natur wird dies als adaptive Radiation bezeichnet. Abb. 13 veranschaulicht dies. Sie zeigt, was mit den Abstammungslinien geschieht, wenn sporadische Hybridisierung in zuvor isolierten und nicht-isolierten Linien stattfindet.

Wenn eine Hybridisierung immer möglich ist, ist ein sehr langsamer, aber unaufhaltsamer Verlust an Heterozygotie zu beobachten, wie in den unteren drei Linien (untere Hälfte der Abbildung) zu sehen ist. Folgt jedoch auf eine Periode der reproduktiven Isolation jedoch die

Wiederaufnahme der Hybridisierung, so ist ein plötzlicher und signifikanter Anstieg der Heterozygotie zu beobachten, wie bei den oberen drei Linien (obere Hälfte der Abbildung). Dies ist darauf zurückzuführen, dass in den Linien, die reproduktiv isoliert sind, die genetische Information nicht verloren geht, sondern erhalten bleibt. Wenn die Hybridisierung in diesen Linien wieder aufgenommen wird, werden alle Informationen über die Merkmalsausprägungen zwischen den Linien ausgetauscht und es entstehen neue Kombinationen von Merkmalsausprägungen (neue Arten). Je nachdem, wie viel Information über die Merkmalsausprägungen insgesamt in der Gruppe der zuvor isolierten Linien vorhanden war, bestimmt dies, wie viele neue Arten potenziell entstehen können. An diesem virtuellen Beispiel wird deutlich, wie adaptive Radiationen (mehrfache Artaufspaltungsereignisse) in der freien Natur entstehen. Abhängig von der gesamten Information über die Merkmalsausprägungen, die bereits vorhanden sind, haben adaptive Radiationen das genetische Potenzial, viele neue Arten hervorzubringen oder nur einige wenige. Dies ist gut dokumentiert. Auf Hawaii haben einige Radiationen, wie z. B. die Kleidervögel, zu einer Fülle neuer Arten geführt, andere, wie z. B. die Drosseln, dage-



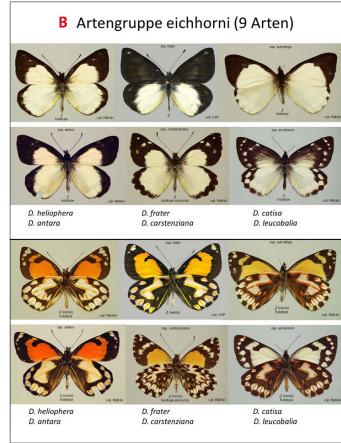


Abb. 14 (Seiten 14–19).
Artbildung und die Flügelmustervielfalt ausgewählter Vertreter der Gattung Delias. Die jeweils oberen sechs Abbildungen zeigen die dorsalen Flügelmuster, die unteren sechs Abbildungen sind die vergleichbaren ventralen Flügelmuster. (Aus Papua Insects Foundation (papua-insects.nl), mit freundlicher Genehmigung)

gen nur zu einigen wenigen. Dies spiegelt nicht die unterschiedlichen Mutationsraten zwischen den beiden Artengruppen wider, sondern Unterschiede in der Menge der bereits vorhandenen genetischen Information, die erhalten geblieben ist nun abgerufen werden kann.

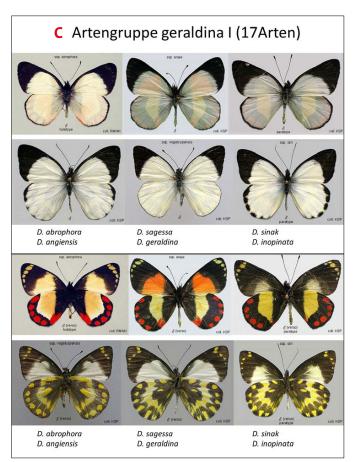
Theoretisch können phänotypische Unterschiede durch geringfügige Veränderungen an einzelnen Genen entstehen. Die Forschung hat

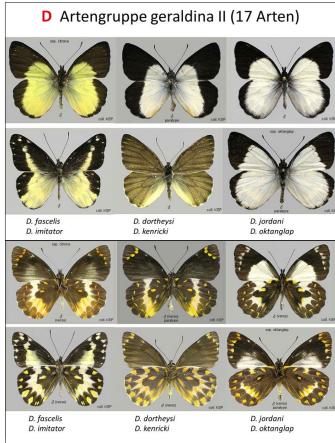
Artbildung durch Mutationen versus Mendel'sche Artbildung

Viele Leser werden mit dem Konzept der Artbildung durch Mutation vertraut sein. Es ist der wichtigste Mechanismus der Artbildung, der in Lehrbüchern behandelt wird. Es handelt sich dabei um die These, dass durch Mutation der DNA (oft wird die DNA zuvor dupliziert) neue Merkmalsausprägungen, Merkmale und sogar Arten entstehen. Da sich Arten fast immer in mehr als einem Merkmal unterscheiden, ist es realistisch anzunehmen, dass mehrfache Mutationen beteiligt sind. Da Mutationen in erster Linie schädlich sind, ist es außerdem realistisch, "mehrfache vorteilhafte Mutationen" oder MVMs für die Entstehung der meisten neuen Merkmale vorauszusetzen.

Die Mendel'sche Artbildung ist ein Konzept, auf das in Lehrbüchern nur selten Bezug genommen wird. Es beruht auf den Erkenntnissen und Schlussfolgerungen von Mendel. Mutationen sind nicht erforderlich (wenn auch natürlich nicht ausgeschlossen). Stattdessen ist die Information für Merkmalsausprägungen bereits im Genom kodiert, oft in einem latenten (nicht-exprimierten) Zustand. Alternative Merkmalsausprägungen sind verfügbar, da Organismen diploid sind und zwei Kopien jedes Gens besitzen, was zu einer exponentiellen Anzahl von Kombinationen von Merkmalsausprägungen führt. Neue Arten sind neue Kombinationen von dominanten und rezessiven Merkmalsausprägungen, die sich durch reproduktive Isolation dauerhaft etablieren.

jedoch gezeigt, dass selbst einfache Phänotypen wie Merkmalsausprägungen von Farben in der Regel auf komplexen genetischen Programmen beruhen. Ein Beispiel dafür sind die UV-schillernden Flecken auf den Flügeln der Pieriden-Falter. Hier konnte gezeigt werden, dass alternative Merkmalsausprägungen auf komplexe Netzwerke von exprimierten oder nicht-exprimierten Genen zurückzuführen sind (Exprimierung meint die Übersetzung von DNA-Sequenzen mittels RNA in Eiweiße; der Informationsträger RNA kann aber seinerseits auch schon Einfluss auf den Zellstoffwechsel nehmen). Der Verlust einer Merkmalsausprägung (die oft als alternative Merkmalsausprägung betrachtet wird) kann durch ein Mutationsereignis entstehen, aber die Anwesenheit einer Merkmalsausprägung erfordert in der Regel weit mehr als ein einzelnes Mutationsereignis. Die Forschung zeigt, dass dazu komplexe genetische Programme erforderlich sind (FICAR-ROTTA et al. 2022). Arten unterscheiden sich – außer in trivialen Fällen - in der Regel durch eine Reihe phänotypischer Merkmalsausprägungen oder Eigenschaften, für die jeweils komplexe genetische Programme erforderlich sind. Die Delias-Artengruppen, die während der adaptiven Radiation der Delias in Neuguinea entstanden sind, bieten Anhaltspunkte für den Vergleich von Mutations- und Mendel'schen Mechanismen der Artbildung. Welche Art von Indizien würde einen der beiden Mechanismen vorziehen?



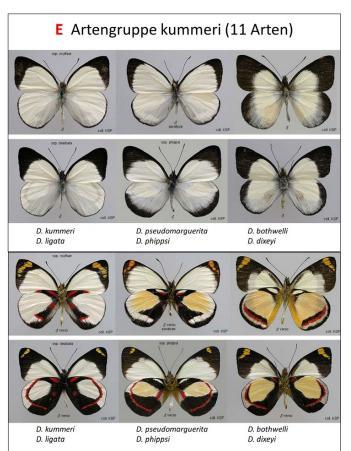


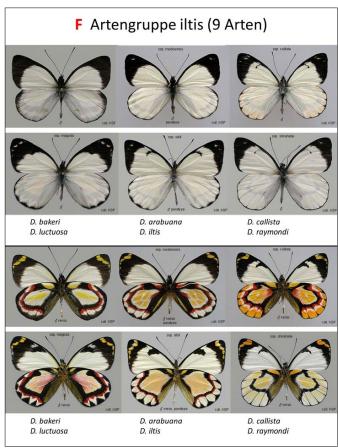
1. Indizien für eine volle Gesundheit von Arten. Vitale Arten sind aus Perspektive der Evolutionsbiologie nicht unbedingt zu erwarten. Nützliche Mutationen sind sehr selten, schädliche Mutationen sind die Regel, was der Hauptgrund ist, warum Mutagene (Mutationsauslöser wie z.B. UV- und Röntgen Strahlung) vermieden werden. Merkmalsausprägungen, die mit komplexen genetischen Programmen verbunden sind, können selbst durch einfache Mutationen inaktiviert werden. Demgegenüber würde ihr erstmaliges Auftreten eine große Anzahl von positiven Mutationen erfordern, um ihre Existenz zu erklären. Logischerweise würde rein statistisch gesehen eine große Anzahl vorteilhafter Mutationen mit der kollateralen Produktion von viel mehr nachteiligen Mutationen einhergehen. Wenn mehrere vorteilhafte Mutationen für neuartige Merkmalsausprägungen und die Artbildung verantwortlich sind, sollten Beweise für diese Kollateralschäden und für gefährdete Arten weit verbreitet sein. Man kann argumentieren, dass ein Selektionsdruck gegen schädliche Auswirkungen herrscht, aber man erwartet dennoch, dass es mindestens einen Rest an negativen Auswirkungen gibt. Je mehr dynamische, gesunde Arten in Familien beobachtet werden, desto unwahrscheinlicher ist es, dass die Variation in dieser Gruppe durch mehrfache vorteilhafte Mutationen entstanden ist, und desto wahrscheinlicher ist es, dass die Varia-

tion als Ergebnis bereits existierender genetischer Programme entstanden ist, die voll funktionsfähige Merkmalsausprägungen codieren.

2. Beweise für vergleichbare Fitness. Es

wird evolutionstheoretisch vorausgesagt, dass die Anhäufung mehrerer vorteilhafter Mutationen in der Natur progressiv verläuft und somit eine Grundlage für die Selektion der Fittesten bietet. Es sollte Anzeichen für eine Verbesserung in den Artengruppen geben, idealerweise von weniger fitten zu fitteren Phänotypen. Die Mendel'sche Artbildung aber wird voraussichtlich zu einer mehr oder weniger vergleichbaren Fitness der Phänotypen führen, da dieser Mechanismus der Artbildung keine Selektion auf Fitness erfordert. Wenn Arten durch die Anhäufung zahlreicher vorteilhafter Mutationen entstehen, wird eine Zunahme von immer vorteilhafteren Merkmalsausprägungen bei der Entwicklung von Phänotypen in Artengruppen erwartet. Dieses Argument widerspricht nicht der natürlichen Auslese, sondern deutet darauf hin, dass der primäre Mechanismus für die Entstehung der biologischen Vielfalt Mendel'scher Art ist, d. h., dass bereits vorhandene genetische Programme genutzt werden, und dass neue Arten in der Regel konsistent geeignete Phänotypen aufweisen werden. Natürlich ist in den Fällen, in denen eine neue Kombination von Merkmalsausprägungen besser geeignet ist

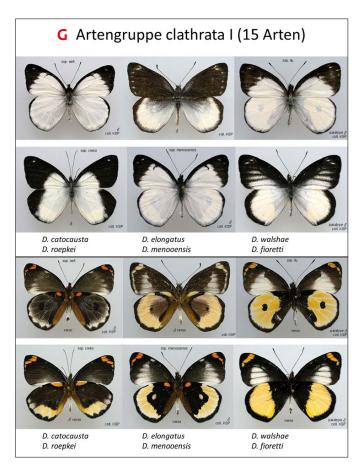


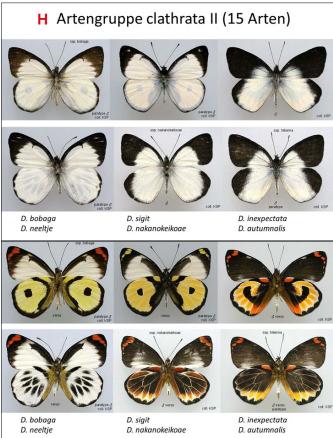


(auch in Bezug auf die jeweils herrschenden Umweltbedingungen) als eine bestehende, eine gewisse Selektion zu erwarten.

3. Nachweis von wiederholt auftretenden Merkmalsausprägungen. Die Mendel'sche Artbildung nutzt bereits vorhandene genetische Programme, die im Genom verborgen sind. Es sollte Beweise für phänotypische Merkmalsausprägungen geben, die in unabhängigen Artengruppen getrennt auftreten. Dieser Nachweis ist besonders überzeugend, wenn die wiederkehrenden Merkmalsausprägungen durch komplexe genetische Programme erzeugt werden. Dies liegt daran, dass komplexe Merkmalsausprägungen leicht entstehen, wenn die genetische Information bereits vorhanden ist, aber sehr unwahrscheinlich sind, wenn mehrere vorteilhafte Mutationen erforderlich sind. Je häufiger komplexe, wiederkehrende Merkmalsausprägungen beobachtet werden, desto unwahrscheinlicher ist es, dass sie durch mehrfache vorteilhafte Mutationen entstanden sind. Triviale Merkmale hingegen, wie z. B. solche, die aus der einfachen Inaktivierung eines Schlüsselproteins durch Mutation resultieren, könnten zufällig auch mehrfach auftreten. Diese Art von Indizien erfordert daher ein tieferes Verständnis der genetischen Information, die für die Entstehung der Merkmalsausprägung erforderlich ist.

Von den 118 papuanischen Arten der Gattung Delias sind die Unterseiten von 72 (also 61 %) in Abb. 14 jeweils unten dargestellt. Die Gattung Delias wird in die Pierinae, die Unterfamilie der weißen Pieriden, eingeordnet. Die Oberseiten der Flügel von Delias (Abb. 14 jeweils oben) sind fast ausschließlich "klassisch" weiß mit unterschiedlichen Anteilen von Schwarz. Ausnahmen sind einige Mitglieder der geraldini-Artengruppe und D. albertisi, deren weißer Rückenbereich gelb gefärbt ist, sowie der weiße Rückenbereich von D. aruna, der orange gefärbt ist. Eher ungewöhnlich für Schmetterlinge im Allgemeinen und für Weißlinge im Besonderen ist, dass die Unterseiten ihrer Flügel auffällig gemustert und gefärbt sind. (Zu den Ausnahmen gehören einige Arten aus dem Schwesterstamm Colotini, die eine Marmorierung der Unterseite der Flügel aufweisen, und einige Arten aus der Unterfamilie Dismorphinae, die komplexe Muster auf der Unterseite zeigen, die mit der Mimikry zusammenhängen). Ähnlich wie bei der Ankunft der krautigen Tarweeds auf Hawaii, die plötzlich ihren latenten holzigen Charakter zum Ausdruck brachten und eine adaptive Radiation dieser Pflanzen auslösten (CROMPTON 2021; 2022), brachten auch die Weißlinge bei ihrer Ankunft auf Neuguinea plötzlich ihre latenten Merkmale der Muster der Flügelunterseiten zum Ausdruck: Eine adaptive Radiation dieser Schmetterlinge

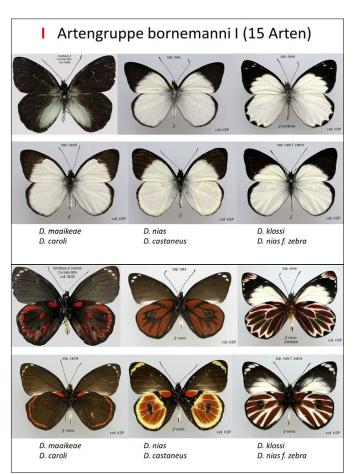


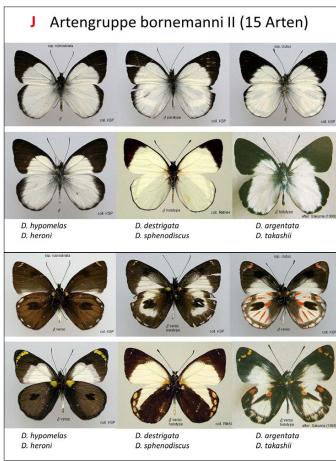


wurde ausgelöst. Diese adaptive Radiation trägt viel dazu bei, das phänotypische Potenzial der Gattung zu erschließen.

Die Delias-Arten werden, soweit möglich, innerhalb ihrer Artengruppen dargestellt. Die Arten wurden so ausgewählt, dass sie beispielhaft und umfassend sind. Dem interessierten Leser wird empfohlen, die ausgezeichnete Website der Papua Insects Foundation (papua-insects.nl) zu besuchen, um alle 118 Papua-Arten zu sehen. Die Artengruppen bilden erkennbare, unabhängige, phänotypische Gruppen, die einige charakteristische Merkmalsausprägungen gemeinsam haben, aber genügend Unterscheidungsmerkmale aufweisen, um eine Einordnung in separate Arten zu rechtfertigen. Innerhalb der Artengruppen ist häufig eine Abfolge von Phänotypmustern und Farben zu beobachten, wobei sich die Regionen in Größe, Form, Farbe und Gestalt verändern. Sechs repräsentative Arten aus kleinen Artengruppen sind ebenfalls abgebildet (Abb. 14L). Obwohl es eine Fülle von eindeutig einzigartigen Phänotypen gibt, gibt es gelegentlich "Nachahmer", die sich hauptsächlich in der Farbe unterscheiden, z.B. D. klossi aus der bournemanni-Artengruppe und D. nakanokeikoae aus der clathrate-Artengruppe; oder D. hapalina aus der weiskei-Artengruppe und D. bakeri aus der iltis-Artengruppe. Die große Vielfalt mehrerer robuster Alternativen innerhalb einer hierarchischen Gruppierung ist die Art von phänotypischer Vielfalt, die man von einem genetischen Mechanismus der Artbildung erwartet, der auf der Rekombination zahlreicher alternativer Merkmalsausprägungen beruht. Die Untersuchung dieser beeindruckenden Gruppe von Arten lässt folgende wichtige Schlussfolgerungen zu.

Dynamische Gesundheit (1.). Alle Delias-Arten sind vital. Ihre einzigen wirklichen Bedrohungen scheinen die direkten und indirekten Aktivitäten des Menschen zu sein, aber ansonsten gedeihen sie prächtig. Die große Zahl der Arten ist oft auf ihr Verbreitungsgebiet in den Bergen Neuguineas oder auf ihre Inseln beschränkt. Es werden viele komplexe Flügelmuster beobachtet, die die verschiedenen komplexen genetischen Programme widerspiegeln, die für ihre Entstehung erforderlich sind. Es gibt jedoch keine signifikanten Hinweise auf eine teilweise oder eingeschränkte Vitalität der Arten. Die meisten erforschten Gene, die an der Bildung von Flügelmustern beteiligt sind, neigen dazu, pleiomorph zu sein, d. h., sie haben mehrere Funktionen. Da es keine Beweise für einen Zusammenhang zwischen Flügelmustern und veränderter Fitness gibt, würde man nach dem Mutations-Artbildungsmodell zu dem Schluss kommen, dass nur vorteilhafte Mutationsereignisse eine wichtige Rolle bei der Entstehung





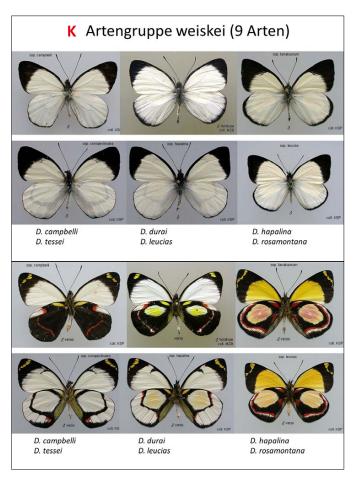
oder Entwicklung dieser Muster gespielt haben. Dies scheint jedoch unwahrscheinlich, da Mutationen viel mehr nachteilig als vorteilhaft sind. Daher sprechen die Daten für einen Mechanismus, der diese Fülle von Flügelmustern durch die Ausprägung bereits vorhandener genetischer Programme (die die Vitalität der Art erhalten) erklärt und sie latent hält, bis die Musterung der Unterseite der Flügel aktiviert wurde und die adaptive Radiation von Delias einsetzte.

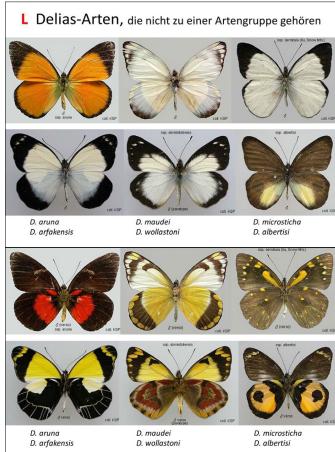
Vergleichbare Fitness (2.). Eine sorgfältige Untersuchung der Artengruppen zeigt erhebliche Unterschiede in den Mustern, von denen einige deutlich komplexer oder intensiver gefärbt sind als andere. Allerdings ist mit keinem dieser Muster ein einheitlicher Fitnessfortschritt verbunden. Die Muster scheinen alle gleichmäßig tauglich (fit) zu sein. Wo liegt also der selektive Vorteil, der diese Fülle von Flügelmustern erklären könnte? Obwohl man versuchen könnte, diese Muster mit einer verbesserten Tarnung vor der Hintergrundvegetation und einer geringeren Gefahr durch Raubtiere zu erklären, überleben viele Arten auch ohne diese komplexen Muster sehr gut. Die einfachste Erklärung ist, dass die genetische Information, die für die verschiedenen Muster erforderlich ist, bereits bei den Vorfahren der Schmetterlingsarten vorhanden war, aber latent, und dass sie bei

den Arten aktiviert wurde, bei denen sie heute zu sehen sind. Auch hier stützen unsere Beobachtungen in der Praxis (und nicht nur Vermutungen) die Schlussfolgerung, dass die genetische Information, die für die phänotypischen Merkmalsausprägungen codiert, nicht durch Mutation entstanden ist, sondern bereits im Genom vorhanden war, wenn auch latent.

Wiederholte Merkmalsausprägungen

(3.). Dies ist ein unmittelbar auffallender Aspekt der adaptiven Radiation in der Gattung Delias. Die große Anzahl eng verwandter Arten (alle in einer einzigen Gattung) ermöglicht es, die Wiederholung von Merkmalen der Unterseiten der Flügel im Detail zu untersuchen. Farbmerkmalsausprägungen erscheinen und verschwinden in allen Artengruppen (z. B. orange, gelb und weiß; Abb. 14 B, E, H). Zu den drei auffälligeren Beispielen gehören: das zentrale Donut-Muster der Hinterflügel, das in den Artengruppen clathrate, bornemanni und weiskei zu sehen ist, sowie D. albertisi (Abb. 14 G-L); die periphere Fleckenreihe auf den Hinterflügeln bei den Artengruppen hyparete, eichhorni, geraldina, bornemanni und D. maudei (Abb. 14A-D, J, L); und der Hockeyschläger auf den Vorderflügeln bei eichhorni, clathrate und D. maudei (Abb. 14 B, G, H, L). Verschiedene andere wiederholte Merkmalsausprägun-





gen sind zu sehen. Es ist unwahrscheinlich, dass diese verschiedenen Merkmalsausprägungen unabhängig voneinander durch eine Anhäufung von vorteilhaften Mutationen (die jedes Mal eine Selektion erfordern) in jeder Artengruppe entstanden sind. Viel wahrscheinlicher ist es, dass die genetischen Programme, die diese Eigenschaften hervorbringen, bereits in den Vorfahren der Schmetterlingsarten – latent – vorhanden waren und in den Arten aktiviert wurden, bei denen sie heute zu finden sind. So naheliegend diese Erklärung auch erscheinen mag, sie führt logischerweise zu der Schlussfolgerung, dass die genetische Information, die für phänotypische Merkmalsausprägungen codiert, nicht durch Mutation entstanden ist, sondern bereits im Genom vorhanden war - wenn auch latent.

Die in dieser Abhandlung erwähnten Merkmalsausprägungen beziehen sich nur auf die Männchen der verschiedenen Arten. Viele Jezebel-Arten sind jedoch dimorph (in zwei Ausprägungen bei Männchen und Weibchen vorkommend), und es ist nicht ungewöhnlich, dass ein Geschlecht ein Merkmal aufweist, das das andere nicht hat. Diese Beispiele sind wichtig, weil sie zeigen, dass Merkmalsausprägungen leicht in einem latenten Zustand bei einem Geschlecht erhalten bleiben, obwohl sie nur bei dem anderen Geschlecht ausgeprägt sind.

Die Schlussfolgerungen, die aus der robusten Vitalität (1.), der vergleichbaren Fitness (2.) und den sich wiederholenden Merkmalen (3.) der Delias-Arten gezogen werden, können in ähnlicher Weise bei jeder der zahlreichen adaptiven Radiationen in der Natur getroffen werden, z. B. bei den Silberschwerter-Pflanzen, Lobelien und Kleidervögeln auf Hawaii, den Buntbarschen, Saumfingerechsen (Anolis) usw. Die Schlussfolgerungen sind immer dieselben: Wenn in der Natur bei eng verwandten Arten (genetischen Familien oder Grundtypen) eine große Vielfalt zu beobachten ist, so ist dies das Ergebnis von Meiose und Hybridisierung, bei der bereits vorhandene genetische Programme rekombiniert werden (bestehende Variation), und ist eine logische Konsequenz der Erkenntnisse von Mendel und den Schlussfolgerungen daraus. Der Beitrag von Mutationen hingegen besteht überwiegend in der Zersetzung genetischer Information und der Degeneration von Merkmalen und ist eine logische Konsequenz dieses fragwürdigen, wenn auch von der Wissenschaft favorisierten Mechanismus.

Schmetterlinge scheinen zu sechs verschiedenen genetischen Familien zu gehören, sehr wahrscheinlich zu mehreren Grundtypen. Innerhalb dieser Familien entstehen neue Arten durch den Verlust von Heterozygotie und die Fixierung latenter genetischer Programme sowie durch Hybridisierung getrennter Arten mit anschließendem Verlust von Heterozygotie und Fixierung latenter genetischer Programme. Dieser Mendel'sche Mechanismus lässt tatsächlich Hunderte von neuen Arten entstehen. Mutationen tragen jedoch kaum zur Entstehung neuer Merkmale und einer nennenswerten biologischen Vielfalt bei.

Quellen

- Ahola V, Lehtonen R, et al. (2014) The Glanville fritillary genome retains an ancient karyotype and reveals selective chromosomal fusions in Lepidoptera. Nature Comm. 5:4737, DOI: 10.1038/ncomms5737.
- Behe MJ (2019) Darwin Devolves. The New Science about DNA that challenges Evolution. HarperOne, New York.
- CROMPTON N (2019a) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 1. Woher kommt die Artenvielfalt? Stud. Integr. J. 26, 86–92.
- CROMPTON N (2020a) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 2. Latente Information und präexistente genetische Programme. Stud. Integr. J. 27, 12–19.
- Crompton N (2020b) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 3. Fortpflanzungsisolation und adaptive Radiationen. Stud. Integr. J. 27, 78–87.
- CROMPTON N (2021) Die Radiation der Silberschwert-Gruppe (Familie Asteraceae) von Hawaii und die Rolle der Polyploidie. W+W Special Paper B-21-3, https://www.wort-und-wissen.org/artikel/radiation-silberschwert-gruppe/.
- Crompton N (2022) Die Radiation der Silberschwert-Gruppe 1. Indizien für präexistente genetische Programme. Stud. Integr. J. 29, 80–89.
- FICARROTTA V et al. (2022) A genetic switch for male UV iridescence in an incipient species pair of sulphur butterflies. Proc. Natl. Acad. Sci. 119, e2109255118.
- HEIKKILA M et al. (2012) Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of the redefined butterflies. Proc. R. Soc. B. 279, 1093–1099.

- HILL J, RASTAS P et al. (2019) Unprecedented reorganization of holocentric chromosomes provides insights into the enigma of lepidopteran chromosome evolution. Sci. Adv. 5: eaau3648.
- Krenn HW (2010) Feeding Mechanisms of Adult Lepidoptera: Structure, Function, and Evolution of the Mouthparts. Annu Rev Entomol. 55, 307–327. doi:10.1146/annurev-ento-112408-085338.
- LI W, CONG Q, SHEN J, ZHANG J, HALLWACHS W, JANZEN DH & GRISHIN NV (2019) Genomes of skipper butterflies reveal extensive convergence of wing patterns. PNAS 116, 6232–6237.
- LUKHTANOV VA et al. (2020) Incomplete sterility of chromosomal hybrids: implications for karyotype evolution and homoploid hybrid speciation. Front. Genet. 11. doi: 10.3389/fgene.2020.583827.
- MENDEL G (1866) Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturforsch. Vereins Brünn 4, 3–47.
- MANDRIOLI M & MANICARDI GC (2020) Holocentric chromosomes. PLoS Genet 16(7): e1008918. https://doi.org/10.1371/journal. pgen.1008918.
- Sane SP, Dieudonne A, Willis MA & Daniel TL (2007) Antennal mechanosensors mediate flight control in moths. Science 315, 863–866.
- SEAH KS & SARANATHAN V (2020) F-actin re-organization mediates hierarchical morphogenesis of swallowtail butterfly wing scale nanostructures. BioRxiv Dev. Biol., doi:10.1101/2020.11.30.404111.
- Todesco M et al. (2016). Hybridization and extinction. Evolutionary Applications *9*, 892–908.
- Traut W, Sahara K. & Marec F (2008) Sex chromosomes and sex determination in Lepidoptera. Sex Dev. 1, 332–346.
- van Eldijk TJB et al. (2018) A Triassic-Jurassic window into the evolution of Lepidoptera. Sci. Adv. 4, e1701568. doi:10.1126/sciadv.1701568.
- WIEMERS M et al. (2020) A complete time-calibrated multigene phylogeny of the European butterflies. ZooKeys 938, 97–124.
- WOLFE JM, OLIVER JC & MONTEIRO A (2011) Evolutionary reduction of the first thoracic limb in butterflies. J. Insect Sci. 11, 66, https://doi.org/10.1673/031.011.6601.
- ZHANG J et al. (2019) Genomics of a full continent. BioRxiv, https://doi.org/10.1101/829887.