

# Schmetterlinge und Mendel'sche Artbildung

Vielfalt durch Variationsprogramme bei den „Jezebels“



Schmetterlinge üben auf den Menschen eine große Faszination aus. Ihre oft wunderschönen und vielfältig gemusterten Flügel – aus winzigen Schuppen wie ein Mosaik gestaltet – wirken wie Kunstwerke. Woher kommt die Vielfalt dieser Muster? Befunde am Beispiel der in West-Neuguinea vorkommenden farbenfrohen Gattung *Delias*, den „Jezebels“, deuten auf die Existenz latenter\* Variationsprogramme hin.

Nigel Crompton & Reinhard Junker

## Einführung

Zweifellos sind die Flügel der Schmetterlinge das, was sie so charakteristisch und für Menschen attraktiv macht (Abb. 1). Wie alle Insekten haben sie drei Körperabschnitte: 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. Zwischen den Augen befindet sich ein Paar segmentierter Fühler, die willentlich bewegt werden können und auf Sexuallockstoffe, 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 Vor-

derseite des Kopfes ist 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 erstaunlich komplex (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), sodass der Eindruck entsteht, dass es nur zwei Beinpaare sind. An den Beinen befinden sich Sensoren, die Vibrationen und verschiedene Geruchssignale registrieren. Der

**Introbild** Der prächtig gemusterte *Delias descombesi* („Rotpunkt-Jezebel“). (Dr. Raju\_Kasambe, CC BY-SA 4.0)

Mit einem Stern\* versehene Begriffe werden im Glossar erklärt.

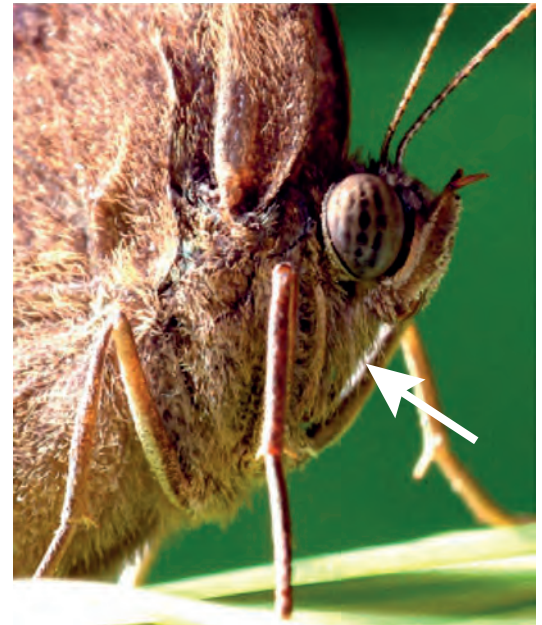
## Kompakt

Schmetterlinge sind bewundernswerte Tiere von großer Schönheit: Sie sind zart und zerbrechlich, aber dennoch kunstvoll dekoriert. Die Ordnung der Schmetterlinge umfasst nach momentaner Kenntnis sechs oder sieben grundsätzlich unabhängige Kladen\*. Die Ergebnisse eines kürzlich durchgeführten Genomprojekts, bei dem die DNA aller Schmetterlingsarten in Nordamerika (über 800 Arten) sequenziert wurde, unterstützen die Idee von sechs genetischen Familien. Hybridisierungsdaten\* und kladistische\* Studien sprechen dafür, dass sie in mindestens 37 Grundtypen aufgeteilt werden können.

Es wurden zwei Mechanismen vorgeschlagen, um die große Artenvielfalt in diesen genetischen Familien und Grundtypen zu begründen. Der derzeit am häufigsten beschriebene Mechanismus ist die Mutation. Der zweite Mechanismus wurde erstmals von Gregor MENDEL, dem Vater der Genetik (Vererbungslehre), beschrieben und beinhaltet Meiose und reproduktive Isolation. Diese 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 innerhalb von Grundtypen. Nur wenig spricht für einen nennenswerten Beitrag von Mutationen.



**Abb. 1** Oben: Perlmutterfalter (*Argynnis adippe*) im hinteren Großen Walsertal. (Foto: R. Junker)  
Unten: Admiral (*Vanessa atalanta*). Der Name des Falters rührt daher, dass seine Farben – schwarz mit weiß und rot – den Farben früherer Admiralsuniformen entsprechen. (Foto: Adobe Stock)



**Abb. 2** Reduzierte Vorderbeine von *Bicyclus anynana* (Nymphalidae), siehe weißer Pfeil. (Aus WOLFE et al. 2011, CC BY 3.0, <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>)

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.

## Taxonomie der Schmetterlinge

Schmetterlinge gehören zur großen Klasse der Insekten, den Hexapoda. Sie weisen einen vierstufigen Lebenszyklus auf: Ei, Larve, Puppe und *Imago* (= Erwachsenenstadium), der in der Fachsprache als holometaboler Lebenszyklus bezeichnet wird („holometabol“ bedeutet „sich vollständig verwandelnd“).

Auf der taxonomischen\* Ebene der Ordnung werden die Schmetterlinge als Lepidoptera zusammengefasst, die schuppenflügeligen Insekten. Diese Ordnung umfasst mehr als 180.000 benannte Arten von Nachtfaltern und Schmetterlingen (bzw. Tagfaltern). Die beiden Gruppen lassen sich dadurch unterscheiden, dass Nachtfalter 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 befindet sich erneut in Entwicklung wegen der Flut neuer Sequenzdaten (LI et al. 2019).

Eine der zwei Überfamilien der Schmetterlinge sind die sog. Echten Schmetterlinge (Papilionoidea) mit sechs Familien: den Papilionidae (Ritterfalter, 3 Unterfamilien), den Hesperidae (Dickkopffalter, 9 Unterfamilien), den Pieridae (Weißlinge und Verwandte, 4 Unterfamilien), den Nymphalidae (Edelfalter, 12 Unterfamilien), den Lycaenidae (Bläulinge, 7 Unterfamilien) und den Riodinidae (Würfelfalter, 2 Unterfamilien). Das sind insgesamt 37 Unterfamilien, die sich auf etwa 19.000 Arten verteilen. Manchmal wird auch die zweite, kleine, in Südamerika heimische Überfamilie Hedyloidea (Schmetterlings-Nachtfalter, nur ca. 40 Arten) mit einer einzigen Familie, den Hedyliidae, zu den Echten Schmetterlingen gerechnet.

## Die Familien der Schmetterlinge

Von besonderem Interesse ist die Frage, wie viele grundlegende Taxa (genetische Familien) die Schmetterlinge umfassen. Kürzlich wurden umfangreiche Studien unter Verwendung von Sequenzierungsdaten durchgeführt, um die Beziehungen zwischen allen 496 europäischen Schmetterlingsarten (WIEMERS 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 (stammesgeschichtlichen) Bäumen, die auf Sequenzähnlichkeiten basieren und eine radiometrische Datierung voraussetzen. Obwohl sie unabhängig voneinander durchgeführt und Schmetterlinge aus verschiedenen Kontinenten untersucht wurden, stimmen die Ergebnisse in einer „augenfälligen Divergenzsequenz“ (d. h. Abfolge der Abspaltungseignisse) der sechs untersuchten Familien vorzüglich überein. Dass in beiden Studien wiederholt und in gleicher Weise deutliche Unterschiede in der Sequenz zwischen den betreffenden Kladen verzeichnet wurden, spricht stark für die Unabhängigkeit der sechs Familien.

## Genomische Daten bestätigen die Existenz von sechs grundlegenden Schmetterlingsfamilien.

Die genomischen Daten bestätigen also eindeutig, dass Schmetterlinge aus sechs grundlegend verschiedenen Familien bestehen (die Hedyliidae könnten eine siebte sein). Die Zugehörigkeit der Schmetterlinge zu sechs Familien ist seit Langem bekannt. Die beiden

umfangreichen Genomstudien unterscheiden sich jedoch deutlich, wenn es um die Aufteilung der Familien in Unterfamilien und Triben (Gattungsgruppen) geht. Dies deutet darauf hin, dass diese niedrigeren taxonomischen Ebenen eher zufällige genetische Diversifizierungsereignisse widerspiegeln als grundlegende taxonomische Kladen (CROMPTON et al. 2024). Dies führt zu der Frage, wie viele Grundtypen (taxonomische Schöpfungskategorie) von Schmetterlingen es gibt. Grundtypen werden auf der Grundlage der Fähigkeit der Arten innerhalb einer Klade definiert, Hybriden (Mischlinge) zu bilden. Es ist nicht ungewöhnlich, dass ein Grundtyp einer Familien- oder Unterfamilienklade entspricht. Obwohl die Hybridisierung wahrscheinlich das beste Einschlusskriterium in der Taxonomie ist, ist ihr Fehlen ein schlechtes Ausschlusskriterium. Denn 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 ähnliche Sequenzdaten nicht sicher auf eine Abstammungsverwandtschaft hinweisen. Obwohl noch viel Forschungsarbeit erforderlich ist, könnten die 37 Unterfamilien der Schmetterlinge ggf. 37 Grundtypen widerspiegeln, wenn Hybridisierung zur Bestimmung taxonomischer Kladen verwendet wird (CROMPTON et al. 2024).

## Mendel'sche Artbildung und die Schmetterlinge

Wie sind die Tausenden von heute beobachteten Arten innerhalb der Papilionoidea und anderer höherer Taxa entstanden? Entwickelten sich die neuen Arten, wie es die populärste wissenschaftliche These nahelegt, durch eine Vielzahl vorteilhafter Mutationen, die sich über lange Zeiträume allmählich ansammelten, oder war die genetische Vielfalt bereits von Anfang an in den Schmetterlingsgenomen codiert? Gibt es Belege dafür, dass Artbildung durch Ausprägung eines latenten (verborgenen), bereits angelegten phänotypischen\* Potenzials erfolgte? Letztere Vorstellung wurde von Gregor MENDEL vertreten und wird hier daher als Mendel'sche Artbildung bezeichnet. Diese Form der Artbildung beruht auf den Vererbungsprozessen, die MENDEL (1866) in seiner berühmten Veröffentlichung über Hybriden von Gartenerbsen beschrieben hat.

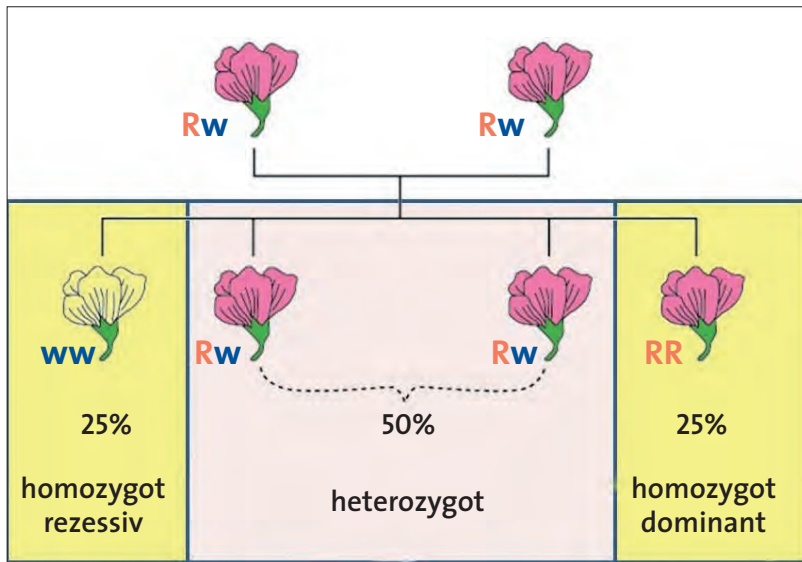


Abb. 3 Kreuzung führt bei heterozygoten Merkmalen zu Nachkommen, die zu 50 % homozygot sind.

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). Mit linear steigender Anzahl der Merkmale nimmt die Anzahl der möglichen Merkmalskombinationen (Phänotypen) exponentiell zu. 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 und Neukombination der genetischen Programme, die die Merkmalsausprägungen codieren, während der Meiose und der anschließenden Verschmelzung von Samen- und Eizelle.

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 Vier-

tel homozygot rezessiv (Abb. 3). 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 dazu Abb. 4, oberer Teil. Die Abstammungslinien bilden einzigartige und isolierte Phänotypen aus. Diese exponentiell abnehmende Einschränkung der Vielfalt kann bis zu einem gewissen Grad durch Hybridisierung ausgeglichen werden, solange verschiedene Teilpopulationen noch miteinander kreuzen. 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. 4, unterer Teil).

In der Natur herrscht ein Gleichgewicht zwischen den drei Prozessen *Rekombination*, *reproduktive Isolation* und *Hybridisierung*. Dies führt (neben epigenetischen Mechanismen zur Erzeugung von Variation) im Wesentlichen zu der Artenvielfalt, die heute in den Familien der Organismen zu beobachten ist. Auf elegante Weise kann so erklärt werden, 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 also hauptsächlich deshalb, weil die notwendige genetische Information *bereits* vorhanden ist; diese latenten\* Phänotypen warten nur darauf, sich zu entfalten. Mutationen spielen nur eine untergeordnete Rolle. Dies ist ein sehr wichtiger Unterschied zwischen Mendel'scher und Darwin'scher Artbildung. Er ist der Grund, warum Arten von ihrem Anfang an fruchtbar und lebensfähig erscheinen. 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. BEHE 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

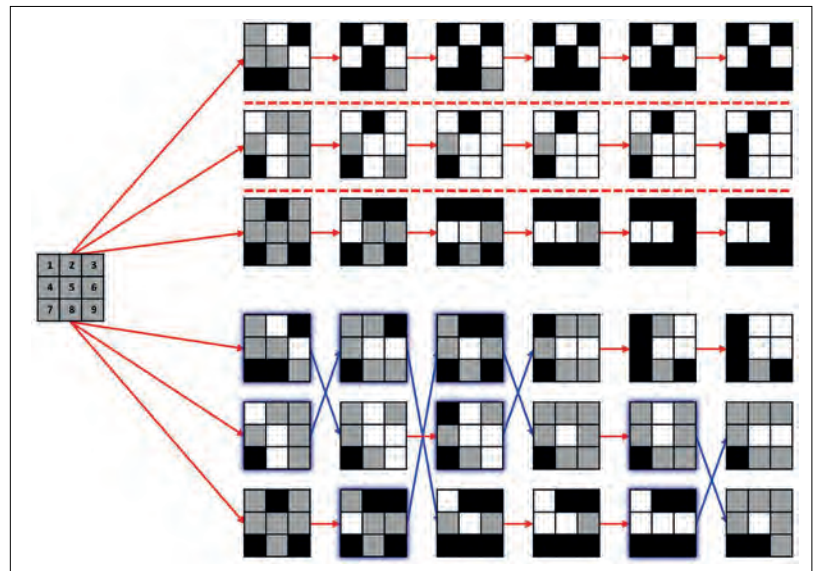
Überleben von Sichelzellenanämie-Heterozygoten in malarieverseuchten Regionen). Es liegt jedoch auf der Hand, dass lebensfähige und vitale neue Arten mit neuartigen Merkmalskombinationen am ehesten aus voll funktionsfähigen phänotypischen Programmen entstehen, die bereits in den Genomen vorhanden sind.

Die Flügelmuster von Schmetterlingen bieten eine hervorragende Möglichkeit, die oben beschriebenen allgemeinen Grundsätze der Mendel'schen Artbildung zu überprüfen. Dies liegt daran, dass eine Reihe von Schmetterlingsgattungen mit vielfältigen Flügelmustern eine hohe Artenzahl aufweist. Für diesen Zweck eignen sich „Jezebels“ aus Australien und Südasien, Pieriden der Gattung *Delias*, sehr gut. Die Pieriden-Falter sind eine Familie mit etwa 1.160 Arten, die sich auf etwa 80 Gattungen verteilen. 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 adaptive Radiation der Gattung Jezebel in West-Neuguinea (Papua)

Von den etwa 250 Arten der *Delias*-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. Mehr als 80 % der Pieriden-Arten West-Neuguineas gehören zur Gattung *Delias*. Diese haben auf der Insel eine bedeutende adaptive Radiation\* durchlaufen, vor allem in den Bergregionen. Anhand der *Delias*-Schmetterlinge lässt sich untersuchen, ob die Mendel'sche Rekombination eine vernünftige Erklärung für den Ursprung der biologischen Variation ist oder ob die Ansammlung von vorteilhaften Mutationen, die anschließend entsprechend der Darwin'schen Selektion ausgelesen werden, tatsächlich eine bessere Alternative darstellt. Darwin wusste übrigens wenig darüber, woher die phänotypische Variation kommt.

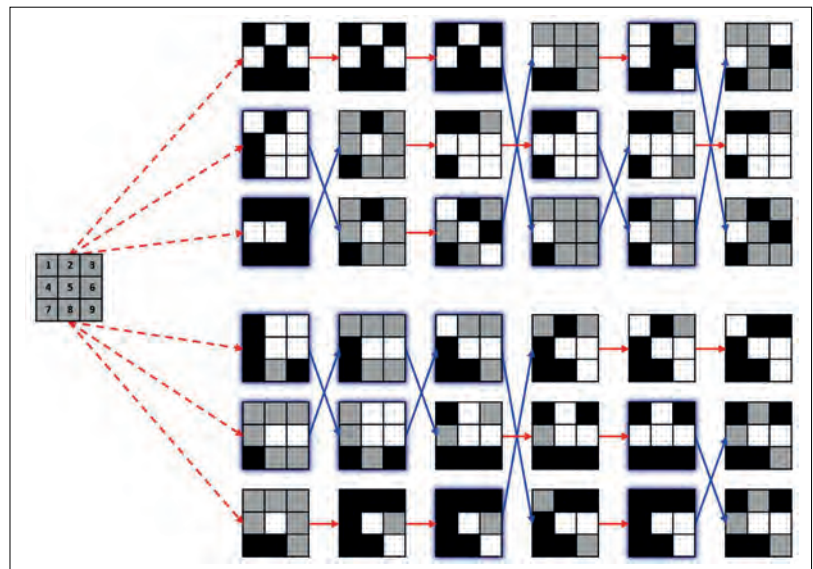
Die 118 papuanischen *Delias*-Arten werden in 17 Artengruppen eingeteilt, die oft mit geografischen Standorten verbunden sind. Die Gattung *Delias* ist ein geeignetes Untersuchungsfeld für Fragen der Artbildung, weil sie so viele Artengruppen umfasst. Von großer praktischer Bedeutung ist, dass *Delias*-Schmetterlinge zwar die üblichen schwarz-weißen Flügelmuster der Pieriden aufweisen, aber auch auffällige, leuchtend bunte, charakteristische Flügelmuster auf



**Abb. 4** Die Auswirkungen der meiotischen Rekombination auf einen panheterozygoten Organismus mit 9 Genen im Verlauf von sechs aufeinanderfolgenden Generationen (F1–F6). Heterozygote Gene (het.) sind grau dargestellt, homozygote dominante Gene (hom-d.) schwarz, homozygote rezessive Gene (hom-r.) weiß. Bei reproduktiver Isolation (rot gestrichelte Linien) sind nur Selbstkreuzungen möglich, sodass 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 einer Wahrscheinlichkeit von 25 % zwischen zwei beliebigen Linien bei jeder Generation gewählt). Wenn eine Hybridisierung (= blaue Pfeile) stattfindet, kann folgendes eintreten: hom. Gen × gleiches hom. Gen führt zu keiner Veränderung der Nachkommenschaft; hom. Gen × anderes hom. Gen führt zu het. Nachkommenschaft; hom. Gen × het. Gen führt zu 50 % hom. Gen, 50 % het. Gen; het. Gen × 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-Gen“-Organismus sollte besser als „9-Merkmale“-Organismus bezeichnet werden, weil in der Regel mehr als ein Gen an der Ausprägung der Merkmalsausprägungen eines Merkmals beteiligt ist (= Polygenie)).



**Abb. 5** Für die allgemeinen Einzelheiten der Abbildung siehe Abb. 4. Es werden die Generationen F6–F11 gezeigt.

**Oberer Teil:** Ursprünglich handelte es sich um drei getrennte, reprod. isolierte Abstammungslinien. Solange die reproduktive Isolation aufrechterhalten wurde, blieb das kombinierte Potenzial an Vielfalt der drei Linien erhalten. Dann wird Hybridisierung (blaue Pfeile) ermöglicht. Die Heterozygotie (grau) 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.

**Unterer Teil:** Die drei nicht reprod. isolierten Linien hybridisieren wie vorher. In der F11-Generation sind nur 6 von 27 Genen heterozygot (= 0,222). Wie bei Abb. 4 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.

der Unterseite der Flügel (Abb. 6), die die Grundlage für eine robuste, eindeutige und genaue Auswertung bilden.

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. Dies wird in Abb. 4 dargestellt (ausführlicher in CROMPTON 2019; 2020a; b). In der einfachsten Form kann man es so beschreiben: Der zufällige Verlust von Heterozygotie führt zu neuen Arten, die als einzigartige Kombinationen von dominanten und rezessiven homozygoten Merkmalsausprägungen definiert sind. Zwar können sowohl Mutations- als auch Mendel'sche Mechanismen zu bisher nicht dagewesenen Merkmalsausprägungen führen, aber Mutationen, die den Phänotyp verändern, beruhen in der Regel auf Schädigung oder Verlust genetischer Informationen. Dagegen sind meiotische Rekombination und Hybridisierung nur selten mit einer solchen Schädigung oder einem Verlust der genetischen Information verbunden; vielmehr erhalten sie die Vitalität und Lebensfähigkeit.

Die Mendel'sche Artbildung benötigt eine reproduktive Isolation, die sicherstellt, dass die Arten getrennt und somit intakt 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 (TODESCO et al. 2016). Wenn die reproduktive Isolation nicht vollständig ist, sodass sporadisch zwischenartliche Hybridisierung vorkommt, kann dies je nach dem Spektrum der in den einzelnen Linien vorhandenen Merkmalsausprägungen zu einem erheblichen Anstieg der Heterozygotie führen. Unter günstigen Umständen könnte dies durch erneute Homozygotie in den nachfolgenden Generationen sogar zum plötzlichen Sichtbarwerden neuer (latenter) Merkmale und einer erheblichen Anzahl neuer Arten führen. In der Natur wird dies als adaptive Radiation bezeichnet (CROMPTON et al. 2024). Abb. 5 veranschaulicht dies. Sie zeigt, was mit den Abstammungslinien geschieht, wenn sporadische Hybridisierung in beiden Gruppen möglich ist.

Wenn Hybridisierungen immer wieder stattfinden können, ist ein sehr langsamer, aber unaufhaltsamer Verlust an Heterozygotie zu beobachten, wie in den unteren drei Linien (Abb. 5, untere Hälfte) zu sehen ist. Folgt jedoch auf eine Periode der reproduktiven Isolation später wieder die Möglichkeit zur Hybridisierung, so ist ein plötzlicher und signifikanter Anstieg der

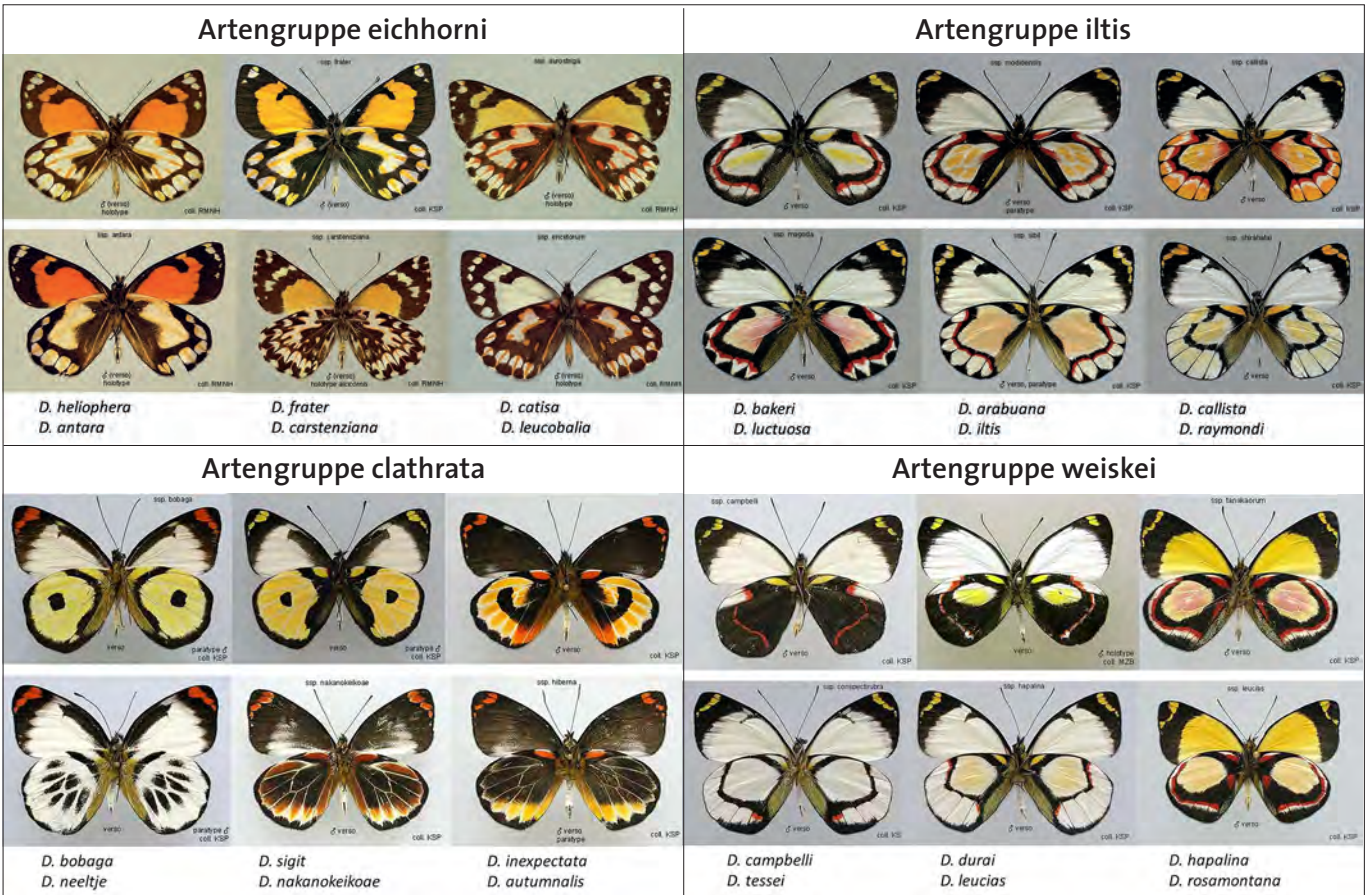
Heterozygotie zu beobachten wie bei den oberen drei Linien (Abb. 5, obere Hälfte). Dies ist darauf zurückzuführen, dass insgesamt in den Linien, die reproduktiv isoliert sind, die genetische Information nicht verloren geht, sondern erhalten bleibt. Wenn die Hybridisierung in diesen Linien wieder aufgenommen wird, werden alle Informationen über die Merkmalsausprägungen zwischen den Linien ausgetauscht und es entstehen neue Kombinationen von Merkmalsausprägungen (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 theoretischen Beispiel wird deutlich, wie *adaptive Radiationen* (mehrfache Art-aufspaltungsereignisse) 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 hervorbringen 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, dagegen nur zu einigen wenigen (CLEMENTS et al. 2022). 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 und nun abgerufen werden kann.

## Die beiden Modelle im Test bei der Gattung *Delias*

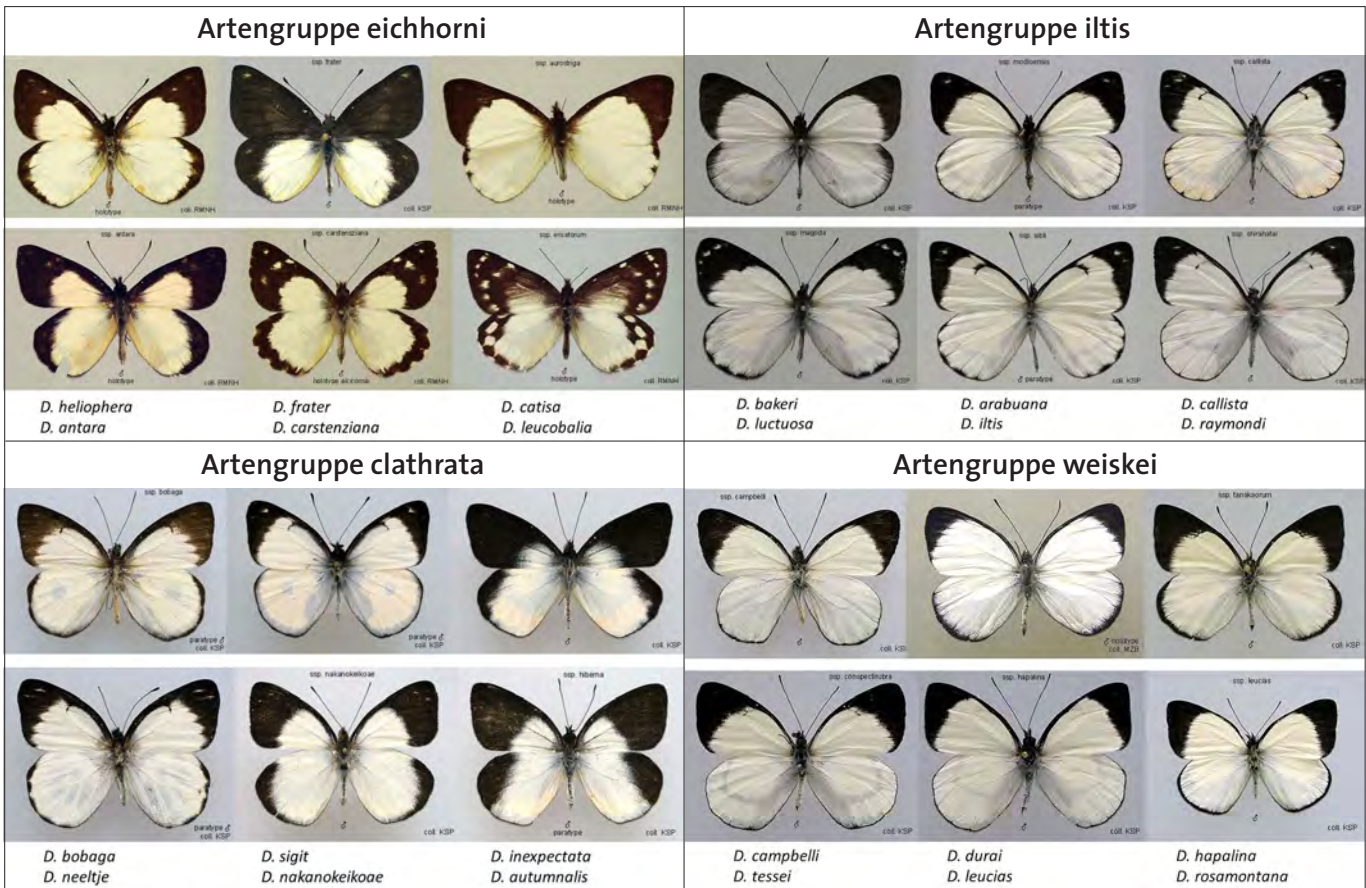
Die beiden Mechanismen – Artbildung durch Anhäufung von Mutationen (DARWIN) oder auf der Basis von präexistenter Variation (MENDEL) – können bei einer der bemerkenswertesten adaptiven Radiationen von Schmetterlingen, der oben genannten Gattung Jezebel (*Delias*) aus Neuguinea, diskutiert und verglichen werden. Anhand von drei Bereichen von Indizien kann man anhand der farbenfroheren und unterschiedlichen Flügelunterseiten (Abb. 6) testen, ob die Vielfalt eher durch präexistente Variation oder auf die allmähliche Ansammlung vieler Mutationen zurückgeht.

**1. Vitalität (Lebensfähigkeit) der einzelnen Arten:** Vitale Arten sind aus Perspektive der Evolutionsbiologie nicht unbedingt zu erwarten. Nützliche Mutationen sind sehr selten, schädliche Mutationen sind die Regel. Merkmalsausprägungen, die mit komplexen geneti-



**Abb. 6 oben:** Die Flügelunterseiten von jeweils sechs ausgewählten Vertretern von vier der zwölf Artengruppen der Gattung *Delias*. Von links oben nach rechts unten: Artengruppen eichhorni, iltis, clathrata und weiskei. Ein auffälliger Aspekt der adaptiven Radiation in der Gattung *Delias* sind *wiederholte Merkmalsausprägungen*. Die große Anzahl eng verwandter Arten ermöglicht es, das wiederholte Auftreten von Merkmalen der Unterseiten der Flügel im Detail zu untersuchen. Farbmerkmalsausprägungen erscheinen und verschwinden in vielen *Delias*-Artengruppen (z. B. hier in allen vier). Ein zentrales Donut-Muster auf dem Hinterflügel sieht man bei den Artengruppen iltis, clathrata und weiskei. Eine periphere Fleckenreihe auf den Hinterflügeln ist bei den Artengruppen eichhorni, iltis und weiskei ausgebildet. Einen „Hockeyschläger“ auf den Vorderflügeln erkennt man bei allen vier Artengruppen, besonders bei der Artengruppe clathrata. (Aus Papua Insects Foundation, [papua-insects.nl](http://papua-insects.nl), mit freundl. Genehmigung)

**Abb. 7 unten:** Die weniger farbenfrohen Oberseiten von Flügeln von *Delias*-Schmetterlingen der in Abb. 6 dargestellten Artengruppen. (Aus Papua Insects Foundation [papua-insects.nl](http://papua-insects.nl), mit freundl. Genehmigung)



## Glossar

<p><b>adaptive Radiation:</b> Die Auffächerung einer Organismengruppe von einer Stammform ausgehend in Untergruppen</p> <p><b>Allel:</b> Ausprägung eines bestimmten Gens</p> <p><b>dominant:</b> Eine → Merkmalsausprägung, die im → heterozygoten Zustand ein → rezessives → Allel unterdrückt</p> <p><b>endemisch:</b> Ein Organismus, der nur in einem bestimmten Gebiet vorkommt.</p> <p><b>Genom:</b> Das komplette Erbgut einer Art</p> <p><b>Hybride:</b> Mischling aus zwei verschiedenen Arten</p> <p><b>heterozygot:</b> Ein Gen liegt in verschiedenen → Allelen vor, die zu unterschiedlichen → Merkmalsausprägungen führen.</p> <p><b>homozygot:</b> Ein Gen liegt in zwei gleichen → Allelen vor.</p> <p><b>Klade:</b> geschlossene, monophyletische Abstammungsgemeinschaft (d. h. sie wird evolutionstheoretisch als von ei-</p>	<p>nem einzigen Vorfahren abstammend interpretiert)</p> <p><b>latent:</b> verborgen; angelegt, aber nicht ausgeprägt</p> <p><b>Merkmal:</b> Element des Phänotyps, das in alternativen Formen auftritt, die als → Merkmalsausprägungen bezeichnet werden</p> <p><b>Merkmalsausprägung:</b> Eine der alternativen Ausprägungen eines Merkmals, die zusammen den Phänotyp ergeben.</p> <p><b>Phänotyp:</b> äußeres Erscheinungsbild von Lebewesen</p> <p><b>rezessiv:</b> Allel, das im → heterozygoten Zustand von einem → dominanten → Allel unterdrückt wird.</p> <p><b>Taxon</b> (pl. Taxa): Taxonomische Einheit, größere Gruppe von Lebewesen, kann unterschiedliches taxonomisches Niveau sein</p> <p><b>Taxonomie:</b> Lehre von der Ordnung der Lebewesen</p>
---	--

schen Programmen verbunden sind, können selbst durch einfache Mutationen zufällig inaktiviert werden. Demgegenüber würde ihr erstmaliges Auftreten eine große Anzahl von positiven Mutationen erfordern. Rein statistisch gesehen würde eine große Anzahl vorteilhafter Mutationen mit der gleichzeitigen Produktion von *viel mehr* nachteiligen Mutationen einhergehen. Das würde vermutlich zu Kollateralschäden führen, auch wenn viele schädliche Mutationen durch Selektion aus der Population entfernt werden. Wenn mehrere vorteilhafte Mutationen für neuartige Merkmalsausprägungen und die Artbildung verantwortlich sind, sollten Hinweise auf solche Kollateralschäden weit verbreitet sein. 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 Variation als Ergebnis *bereits existierender genetischer Programme* entstanden ist, die voll funktionsfähige Merkmalsausprägungen codieren.

Bei den *Delias*-Arten hat sich gezeigt, dass sie alle vital sind (CROMPTON 2023). 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.

### Vitalität aller Arten und gleichartige Fitness deuten auf präexistente Variation hin.

**2. Vergleichbare Fitness:** Es wird evolutionstheoretisch vorausgesagt, dass die Anhäufung mehrerer vorteilhafter Mutationen in der Natur progressiv (allmählich angehäuft) verläuft und somit eine Grundlage für die Selektion der Fittesten (= Bestangepassten) bietet. Es sollte somit 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, sondern auf präexistenten Merkmalsausprägungen beruht.

Eine Untersuchung der *Delias*-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 (CROMPTON 2023). Die Muster scheinen alle gleichmäßig tauglich (fit) zu sein. Das bestätigt die Annahme, dass die genetische Information, die für die verschiedenen Muster erforderlich ist, bereits bei den Vorfahren der Schmetterlingsarten vorhanden war (teilweise latent) und dass sie bei den Arten aktiviert wurde, bei denen sie heute zu sehen ist.

**3. Wiederholt auftretende Merkmalsausprägungen:** Die Mendel'sche Artbildung erfolgt durch Nutzung vorhandener genetischer Programme, die im Genom verborgen sind. Es sollte daher Hinweise auf 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 auftreten, 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.

Wiederholte Merkmalsausprägungen sind tatsächlich ein unmittelbar auffälliger Aspekt der adaptiven Radiation in der Gattung *Delias* (CROMPTON 2023). Merkmalsausprägungen, die wiederholt auftreten, sind z. B. ein zentrales Donut-Muster der Hinterflügel, eine Reihe von Flecken an der Peripherie der Hinterflügel oder ein Hockeyschläger-Muster auf den Vorderflügeln (vgl. Abb. 6). Es ist *sehr unwahrscheinlich*, dass solche ähnlichen 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.

## Wiederholte Merkmalsausprägungen sind ein starkes Indiz für präexistente Programme.

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. (CROMPTON et al. 2024): 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). Dies ist eine logische Konsequenz der Erkenntnisse von MENDEL und den darauf aufbauenden Schlussfolgerungen. Der Beitrag von Mutationen hingegen besteht überwiegend in der Zersetzung genetischer Information. Die Degeneration von Merkmalen ist eine logische Konsequenz dieses fragwürdigen, wenn auch von der Wissenschaft favorisierten Mechanismus.

*Dieser Artikel ist eine Zusammenfassung des Special Papers: CROMPTON N (2023) Schmetterlinge und Mendel'sche Artbildung. W+W Special Paper B-23-2, <https://www.wort-und-wissen.org/artikel/schmetterlinge-mendelsche-artbildung/>.*

## Literatur

- BEHE MJ (2019) Darwin Devolves. The New Science about DNA that challenges Evolution. New York: HarperOne.
- CLEMENTS JF et al. (2022). The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2022.
- CROMPTON N (2019) 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. Fortpflanzungsisolierung und adaptive Radiationen. Stud. Integr. J. 27, 78–87.
- CROMPTON N (2023) Schmetterlinge und Mendel'sche Artbildung. W+W Special Paper B-23-2, <https://www.wort-und-wissen.org/artikel/schmetterlinge-mendelsche-artbildung/>
- CROMPTON NEA, SPRAGUE T, TRUMAN R & JUNKER R (2024) Mendelian speciation: part 4 – Adaptive radiations. J. Creation 38, 104–111.
- FICARROTTA V et al. (2022) A genetic switch for male UV iridescence in an incipient species pair of sulphur butterflies. PNAS 119, e2109255118.
- KRENN HW (2010) Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: Structure, function, and evolution of the mouthparts. Annu. Rev. Entomol. 55, 307–327.
- LI W et al. (2019) Genomes of skipper butterflies reveal extensive convergence of wing patterns. PNAS 116, 6232–6237.
- MENDEL G (1866) Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturforsch. Vereins Brünn 4, 3–47.
- SANE SP, DIEUDONNE A, WILLIS MA & DANIEL TL (2007) Antennal mechanosensors mediate flight control in moths. Science 315, 863–866.
- TODESCO M et al. (2016) Hybridization and extinction. Evolutionary Applications 9, 892–908.
- 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.
- ZHANG J et al. (2019) Genomics of a full continent. BioRxiv, <https://doi.org/10.1101/829887>.

*E-Mail-Adressen der Verfasser:*

*Nigel Crompton: [nigel.crompton@cornerstone.edu](mailto:nigel.crompton@cornerstone.edu)*

*Reinhard Junker: [reinhard.junker@wort-und-wissen.de](mailto:reinhard.junker@wort-und-wissen.de)*