Artporträt

Das Landkärtchen *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758)

Insekt des Jahres 2023

ROBERT HOCK, BIOZENTRUM, UNIVERSITÄT WÜRZBURG
robert.hock@uni-wuerzburg.de

Das Landkärtchen (*Araschnia levana*) gilt als noch weit verbreiteter kleiner Tagfalter (28-40 mm Flügelspannweite), der vor allem in Wäldern oder an Waldrändern beheimatet ist. Der Schmetterling gehört zur Familie der Nymphalidae und dort zur Unterfamilie der Nymphalinae (Echte Edelfalter). Das Verbreitungsgebiet des Landkärtchens erstreckt sich von Spanien über Mittel- und Nordeuropa durch Mittelasien bis nach Korea und Japan. Dieser Schmetterling wurde zum Insekt des Jahres 2023 gekürt. Unter Berücksichtigung natürlicher Schwankungen ist der langfristige Bestandstrend selbst für diese verbreitete Art rückläufig (Tagfalter-Monitoring 2020 und 2021).

Das Landkärtchen zeichnet sich durch zwei Generationen aus, die sich in der Färbung der Vorderflügel so deutlich unterscheiden, dass Linné 1758 in seiner Erstbeschreibung von zwei unterschiedlichen Arten ausgegangen ist und diese *Papilio levana* und *Papilio prorsa* nannte. Zuchtversuche hatten aber bald bestätigt, dass es sich um Farbversionen derselben Art handelt, die heute als Frühjahrsform *Araschnia levana f. levana* (f. steht für forma) und Sommerform *Araschnia levana f. prorsa* beschrieben werden. Mit seinem Saison-dimorphismus wurde das Landkärtchen zu einem prominenten Untersuchungsobjekt von Evolutionsbiologen.

Die Falter der Frühjahrsgeneration sind auf der Flügeloberseite orange gefärbt mit schwarzen Flecken (Abb. 1a und 1b). Sie ähneln so eher einem Perlmuttfalter oder Scheckenfalter. Entlang des Saums der Hinterflügel-Oberseite zieht sich aber zum Unterschied ein dünnes aber deutliches Band mit hellblauer Zeichnung. Die Flügelunterseite wirkt bunt mit rotbrauner Grundfarbe sowie mit größeren violetten Bereichen und blau bestäubten Flecken (Abb. 1c). Ein durchgehendes zentrales weiß-cremefarbenes Band ist

nur angedeutet und dunkel gesprenkelt. Die Adern sind ebenfalls weiß-cremefarben. Zusammen mit einer hellen Zeichnung wirkt die Flügelunterseite wie mit einem Netz überzogen, was dem Schmetterling die Namen Netzfalter oder Landkärtchen eingebracht hat (Abb. 1 und Film).



Abb. 1:
(a) Landkärtchen Frühjahrform A*raschnia levana f. levana*.
(b) Helle Variation der Frühjahrsgeneration.
(c) Bunt wirkende Unterseite der Frühjahrsgeneration.
(d) Landkärtchen Sommerform *Araschnia levana f. prorsa*.
(e) Hellere Variation der Sommergeneration.
(f) Unterseite *f. prorsa* weniger bunt wirkend aber mit markanter weißer Binde.

Männchen und Weibchen sind anhand der Zeichnung nicht zu unterscheiden. Die Falter der zweiten Generation sind auf der Vorderseite schwarz mit einem deutlichen weißen Band und weißen Flecken sowie 0-3 orangefarbenen

Randlinien auf dem Hinterflügel (Abb. 1d und 1e und Film). Dunkle und große Tiere sind deshalb mit dem Kleinen Eisvogel *Limenitis camilla* zu verwechseln. Die Unterseite der Sommerform ist nur auf den ersten Blick gleich der Frühjahrsform gefärbt. Es fehlen aber die auffälligen violetten und blauen Elemente, das weiße Band ist auf der Flügelunterseite jetzt kräftig durchgehend und nicht schwarz gesprenkelt (Abb. 1d und 1e und Film). Die Falter wirken auf der Flügelunterseite insgesamt weniger bunt (Abb. 1f). Die Flügelränder sind leicht wellig. Der Saum ist schwarz-weiß gestreift. Auffällig ist der weiß geringelte Hinterleib. Damit sind die Tiere auch von ähnlich aussehenden Arten eindeutig unterscheidbar (Abb. 1). Die Falter der Sommergeneration sind oft auffällig größer als die Falter der Frühjahrsgeneration und meist zahlreicher. Neben der Farbe unterscheiden sich Frühjahrgenerationen und Sommergeneration im Transkriptom (unterschiedliche Nutzung der Gene), ihrer Physiologie insbesondere der Flügelmuskulatur und der Immunkompetenz. Durch die bessere Flügelmuskulatur sind es eher die Sommertiere, die weiter umherfliegen und neue Habitate besiedeln. Tiere der *f. levana* können dagegen Infektionen mit dem entomopathogenen Bakterium *Pseudomonas entomophila* deutlich besser überleben (Baudach et al. 2018). Ein besseres Immunsystem mag in der überwinternden Puppe, die Pathogenen und Parasiten deutlich länger ausgesetzt ist, von Vorteil sein (Freitak et al. 2019). Es sind wohl diese Unterschiede, die entweder für die Sommertiere oder die Frühjahrstiere vorteilhaft sind. Die unterschiedliche Färbung entsteht dann eher als Beiwerk beim Umschalten der beiden Entwicklungsprogramme. Jedenfalls gibt es bisher keine überprüfbare Erklärung, warum die Frühjahrfalter orange und die Sommerfalter dunkel gefärbt sind.

Entwicklung und Phänologie

Das Landkärtchen fliegt in der Regel in zwei Generationen, ist also bivoltin. In den letzten Jahren kann man lokal aber auch Tiere einer dritten Generation finden. Die Überwinterung erfolgt als Puppe. Die Falter schlüpfen im Frühjahr und gehören zu den ersten Tagfaltern, die bereits im April (lokal Ende März) neben den als Schmetterling überwinternden Tagfalterarten fliegen können.

Die Puppe überwintert mit einem Entwicklungsstopp (Diapause), ausgelöst durch niedrige Konzentrationen des Steroidhormons Ecdyson, das für das Anschalten der Metamorphose benötigt wird. Ein geringerer Wassergehalt und eine dickere Cuticula sowie wahrscheinlich auch erhöhte Konzentrationen von Glucose und Trehalose schützen die Puppen vor Frost. Um schlüpfen zu können, muss die Diapause mindestens 3 Monate bei 0-10°C andauern. Wohl wegen der metabolischen Kosten für die Überwinterung sind die Tiere der Frühjahrsgeneration kleiner (Mevi-Schütz und Erhardt, 2005). Das Landkärtchen bevorzugt wohl auch deshalb zunehmend höher gelegene kühlere Lebensräume, weil dort die metabolischen Kosten durch zu hohe Wintertemperaturen geringer sind. In Unterfranken schlüpfen die ersten Falter der orangefarbenen Frühjahrsgeneration ab der zweiten April-Dekade. Hauptflugzeit der ersten Generation ist aber Anfang bis Mitte Mai, in höheren Lagen wie der Rhön auch etwas später. Die Frühlingstiere sind gerne auf waldnahen Wiesen und Lichtungen unterwegs. Die Falter saugen im Frühjahr vorwiegend an weißen oder gelben Blühpflanzen wie Löwenzahn, Wolfsmilch, Weiße Taubnessel, Knoblauchrauke oder später auch Giersch. Die Männchen besetzen gerne Sitzwarten, um vorbeifliegende Weibchen zu sehen und selbst besser von diesen gesehen zu werden (im Film gezeigt). Gute Sitzwarten werden gegenüber Konkurrenten verteidigt. Wird ein Männchen von einem Weibchen abgeholt, verschwinden diese zur Kopula hoch in die Bäume. Nach der Kopula legt das Weibchen die Eier in einzigartigen Türmchen aus durchschnittlich 6-10 einzeln aufeinander gestapelten Eiern auf die Unterseite eines Brennnesselblatts (Abb. 2a und 2b). Es sind aber auch Türmchen mit 12 und mehr gestapelten Eiern möglich. Die Anzahl der Eier hängt von verschiedenen Parametern ab. Ausschlaggebend für die Höhe der Eitürmchen ist einerseits die Futterqualität im vorhergehenden Raupenstadium des Muttertiers, sowie die Nektarqualität, mit der sich die weiblichen Falter versorgen können (Mevi-Schütz und Erhardt, 2005). Weil sich die Räupchen seitlich aus der Eihülle bohren, bleiben die leeren aufgestapelten Eihüllen auch nach dem Schlupf der Raupen erhalten. Die Räupchen entwickeln sich im Durchschnitt in 23 Tagen über 5 Larvenstadien bis zur Puppe (Kratochvil, 1980). In den ersten 4 Stadien leben die Raupen gesellig in einem Gespinst, um sich dann zu vereinzeln. Die Raupen des Landkärtchens sind den Raupen des



Abb. 2:
(a) Eiablage an Blattunterseite.
(b) Eitürmchen. Die Konstruktion ist auch nach dem Schlupf der Räupchen noch sichtbar.
(c) Raupen mit den typischen fühlerartigen Dornen auf der Kopfseite. Die Raupen leben in der Mitte von Brennnesselstauden and feuchten und eher kühlen Habitaten.
(d) Bestens getarnte Stürzpuppe.

Pfauenauges sehr ähnlich, besitzen aber im Gegensatz zu diesen an der Kopfkapsel zwei auffällige fühlerartig abstehende Dornen (Abb. 2d). Die Raupe verpuppt sich als Stürzpuppe (Abb. 2e). Die sich ungebremst zum Falter weiter entwickelnde Puppe nennt man Subitanpuppe. Letztlich schlüpft nach 10-12 Tagen der Falter der Sommergeneration *f. prorsa*. Die zweite Generation erscheint dann ab Ende Juni. Hauptflugzeit ist aber der Juli bis in den August. Die Falter der zweiten Generation sind Laubwaldbewohner. Gerne werden dann Engelwurz, Brombeere, Baldrian, Dost, Wasserdost und Disteln als Saugpflanzen genutzt (siehe Film). Insbesondere frische Tiere saugen auch gerne am Boden an feuchten Stellen oder an Kot, um Mineralien aufzunehmen (siehe Film). Im Naturwald Irtenberger Forst kann man die Falter der Sommergeneration hauptsächlich in den ersten beiden Julidekaden finden.

Einzelne Tiere sind dort bis August unterwegs. Mit seinem feuchtkühlen Grund und schattig stehenden Brennnesseln liefert dieser Wald ideale Entwicklungsbedingungen für die Raupen.

Der Generationswechsel ist wohl auch Hauptgrund für jährliche Schwankungen in der Falterzahl. Für 2023 muss man sich leider zumindest lokal auf wenige Frühjahrstiere und in Folge auf wenige Sommertiere einstellen. Aufgrund vertrockneter Nektarquellen ab Juli 2022 war sicher die Anzahl der produzierten Eier geringer. Aufgrund ebenso vertrockneter Raupenfutterpflanzen (Brennnesseln) konnten sich wohl auch die Nachkommen der zweiten Generation 2022 in deutlich geringerer Zahl bis zur überwinternden Puppe entwickeln. Da die Raupennahrung auch die Überlebensrate im Winter beeinflusst (Morehouse et al., 2013), könnten durch die schlechte Futterqualität die lokalen Ausfälle in 2023 sogar deutlich ausfallen. Wie die Ergebnisse einer 20-jährigen Studie belegen, wirken sich durch den Klimawandel zunehmende Trockenheit und Erwärmung gerade auf jene Arten negativ aus, die sich im Sommer entwickeln (Uhl et al., 2022).

Steuerung der Entwicklung durch Licht, Temperatur und Hormone

Wie wird entschieden, ob die Puppe sich direkt zum Falter entwickelt oder zunächst in die Diapause geht? Ausschlaggebend dafür sind natürlich die Entwicklunsgshormone Juvenilhormon (JH) und 20-Hydroxy-Ecdyson (20HE), die bei allen holometabolen Insekten die Metamorphose hin zum erwachsenen Tier steuern - bei Insekten also mit vollständiger Umwandlung von Larve, Puppe zum geschlechtsreifen Tier. 20HE steuert die Häutung und Entwicklung durch das Anschalten bestimmter Gene (Truman, 2019). Das JH legt die Art der Häutung fest, in dem es Entwicklungsprogramme durch sogenannte epigenetische Mechanismen unterdrückt. Auch die Änderungen in den Entwicklungsprogrammen erfolgen epigenetisch. Eine Häutung bei Vorhandensein von JH ist eine Larvalhäutung. Nimmt die JH Menge zum Ende des 4. Raupenstadiums ab, entsteht eine Larve, die sich durch physiologische Veränderungen bereits auf die Verpuppung und Metamorphose vorbereitet. Ein kurzer Anstieg des JH mit Ecdyson führt nach der Verpuppung zum Anstieg der Transkriptionsfaktoren Krüppel-homolog 1 (Kr-h1) und Broad (Br)

(Transkriptionsfaktoren sind Proteine, die Gene an- oder ausschalten können. In der Metamorphose werden so ganze Entwicklungsprogramme aktiviert). Ein Anstieg von 20HE innerhalb des ersten Tags nach der Verpuppung bewirkt die Weiterentwicklung bis zu *f. prorsa.* Der Transkriptionsfaktor, der als Chef-Entwicklungsschalter die Entwicklung zum Landkärtchenfalter aktiviert, heißt wie bei allen Insekten E93. Zur Aktivierung des Entwicklungsschalters reicht sogar die Injektion von 20HE nach Entfernung des Gehirns aus. Das Hormon ist demnach als Signal ausreichend, den Entwicklungsstartknopf zu drücken. Bereits 3 Tage nach der Verpuppung führt eine Injektion von 20HE dagegen zur Entwicklung der Frühjahrsform *f. levana*. Eine Injektion am zweiten Tag erzeugt Zwischenformen, die man als *f. prorima* kennt. In der Natur sind diese Zwischenformen zwar möglich, aber äußerst selten. Es ist also entscheidend, wann die Menge von 20 HE ansteigt. Mit viel 20 HE an Tag 1 nach der Verpuppung gibt es eine Subitan-Puppe, die sich zu einem schwarzen Falter entwickelt. Mit wenig HE geht die Puppe in die Diapause, nach der ein orangefarbener Falter entsteht. Wie bei allen Hormonen und allen höheren Tieren wird auch bei Insekten die Hormonausschüttung über Umweltreize, Sinnesorgane, neurosekretorische Zellen im Gehirn und letztlich Aktivierung von Hormondrüsen gesteuert. In der Natur gibt es zwei wesentliche Umweltreize. Die Temperatur und die Tageslänge. Früh hatte sich gezeigt, dass man mit Temperaturexperimenten beim Landkärtchen zwar Farbnuancen innerhalb eines Musterspektrums verändern, den Wechsel von Subitan- zu Diapause-Entwicklung aber nicht erklären kann. Die eleganten Experimente von Müller (1955) belegten schließlich eindeutig, dass die Tageslänge der entscheidende Faktor ist. Wachsen die Raupen bis zum 4. Larvenstadium und mindestens die Hälfte der 23 Tage langen Raupenphase in Langtagverhältnissen (Tageslänge mehr als 16 Stunden) auf, gibt es eine Subitan-Puppe, aus der die schwarzen Falter der Sommergeneration schlüpfen. Wachsen die Raupen bei einer Tageslänge weniger als 15,5 Stunden auf, gibt es eine Diapause-Puppe, aus der orangefarbene *f. levana* schlüpft. Daran beteiligt sind sogenannte miRNAs (micro RNAs) und das Diapause-Bioclock-Protein (DBP), das sich anreichert und die Diapause auslöst. Zum Brechen der Diapause muss DBP wieder entfernt werden (Budach und Vilcinskas, 2021). Die *f. levana* wird dabei als Grundphänotyp betrachtet,

dessen Entwicklunsprogramm durch den frühen Anstieg des 20HE in der Subitanpuppe stillgelegt und verhindert wird.

Saisondimorphismus und Artbildung

Wie kann eine phänotypische Plastizität im Aussehen, hier von der Jahreszeit abhängig, in die Entstehung einer neuen Art münden? Die Gestalt eines Organismus ist abhängig von seiner genetischen Information und der durch die Umwelt gesteuerten Nutzung dieser Information durch epigenetische Mechanismen. Die Entstehung unterschiedlicher Flügelmuster bei Schmetterlingen sind dabei Paradebeispiele. So konnte bei einem anderen Fleckenfalter mit Saisondimorphismus (*Junonia coenia*) und der Genschere CRISPR-Cas9 eindrucksvoll gezeigt werden, dass bei den Nymphalidae wenige Mastergene (z.B. *WntA* bei der Entstehung von Augenzeichnungen) ein Nymphaliden-Grundmuster entstehen lassen. Durch Variationen in der Nutzung dieser Gene entstehen dann vom Grundmuster abweichende Farbmuster. Die entscheidenden Erkenntnisse bei allen Untersuchungen belegten, dass es nicht die Gene selbst sind, die sich verändern, sondern Gruppen von Kontrollelementen (CREs, Cis-regulatory control elements) vor oder innerhalb von Genen, die an- oder ausgeschaltet werden um so die Nutzung der Gene zu steuern. Das An- und Ausschalten von CREs kann epigenetisch oder durch springende Gene (Transposons) erfolgen. Im Nachtfalter *Manduca sexta* (Tabakkraut-Schwärmer) wurde kürzlich gezeigt, dass es einer grundlegenden Änderung des DNA-Methylierungsmusters bedarf, damit eine komplette Metamorphose ablaufen kann (Gegner et al., 2021). Bei den tropischen Heliconius-Faltern und beim Birkenspanner (*Biston betulariae*) wurde entdeckt, dass ein CRE für das Gen Cortex durch ein Transposon inaktiviert wird, damit eine dunkle Färbung erzeugt wird und dies auch verantwortlich für die fast schwarze Variante des Birkenspanners ist (Nadeau et al. 2016; van't Hof et al. 2016). Zusätzliche Variabilität entsteht beispielsweise durch eine temperaturabhängige Regulation der ausgeschütteten Hormonmenge und der Erzeugung von abweichenden Mustern (Modifikationen). So entstehen auch beim Landkärtchen innerhalb

der Frühjahrsform und der Sommerform dunklere und hellere Spielarten in der Flügelfärbung (vgl. Abb. 1). Mit den Experimenten bei *Junonia coenia* konnte gezeigt werden, dass unter stabilen Umweltbedingungen ein jeweils jahreszeitlich angepasstes optimales Muster verschwinden kann und die jahreszeitliche phänotypische Plastizität, die Fähigkeit also sein Aussehen und seine Physiologie zu ändern und anzupassen, zugunsten eines fixierten Phänotyps verloren gehen kann. So können aus jahreszeitlich verschiedenen Formen neue Arten entstehen. (Eskeland und Podsiadlowski, 2022; Mazo-Vargas et al. 2022). Vielleicht war Carl von Linné bei seiner Erstbeschreibung des Landkärtchens in gewissem Sinn seiner Zeit voraus.

Literaturverzeichnis

Kühn, E. (Hrsg) (2020). Tagfalter-Monitoring Deutschland, Jahresbericht 2019, Oedippus Band 38, Pensoft Publishers, Sofia.

Kühn, E. (Hrsg) (2021). Tagfalter-Monitoring Deutschland, Jahresbericht 2020, Oedippus Band 39, Pensoft Publishers, Sofia.

Espeland, M., Posiadlowski, L. (2022). How butterfly wings got their pattern. Science 378, 249.

Mazo-Vargas, A., Langmüller, A., Wilder, A., van der Burg, K.,Lewis, J., Philipp, W., Messer, P., Zhang L., Martin A., Reed, R. (2022). Deep cis-regulatory homology of the butterfly wing pattern ground plan. Science 278, 304.

Mevi-Schütz, J.; Erhardt, A. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: A long-awaited link. Am. Nat. 2005, 165, 411.

Morehouse, N.I.; Mandon, N.; Christides, J.P.; Body, M.; Bimbard, G.; Casas, J. Seasonal selection and resource dynamics in a seasonally polyphenic butterfly. J. Evol. Biol. 2013, 26, 175.

Truman, J. (2019). The evolution of insect metamorphosis. Current Biology 29.

Baudach, A., Vilcinskas A., (2021) The European map butterfly *Araschnia levana* as a model to study the molecular basis and evolutionary ecology of seasonal polyphenism.

Uhl, B., Wölfling, M. Bässler, C. (2022). Mediterranean moth diversity is sensitive to increasing temperatures and drought under climate change. Scientific Reports 12, 14473

Müller, H.J. (1956). Die Wirkung verschiedener diurnaler Licht-Dunkel-Relationen auf die Saisonformenbildung von *Araschnia levana*. Naturwissenschaften, 21, 503

Kratochwil, A. (1980). Die Anpassung der Generationenfolge von *Araschnia levana* L. (Lepidoptera, Nymphalidae) an den jahreszeitlichen Witterungsverlauf. Verh. Ges. Okol., Vlll, 395–401.

Müller, H.J.; Reinhardt, R. (1969). Die Bedeutung von Temperatur und Tageslänge für die Entwicklung der Saisonformen von *Araschnia levana* L. (Lep. Nymphalidae). Entomol. Berichte, 93–100.

Friberg, M.; Haugen, I.M.A.; Dahlerus, J.; Gotthard, K.; Wiklund, C. (2011). Asymmetric life-history decision-making in butterfly larvae.Oecologia, 165, 301–310.

Gegner, J.; Vogel, H.; Billion, A.; Förster, F.; Vilcinskas, A. (2021) Complete Metamorphosis in Manduca sexta Involves Specific Changes in DNA Methylation Patterns. Front. Ecol. Evol., 9, 6281.

van't Hof, A., Pascal Campagne, P., Rigden, D., Yung, C., Lingley, J., Quail, M., Hall, N., Darby, A., Saccheri, I. (2016). The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. Nature, 534, 102

Nadeau, N., Pardo-Diaz, C., Whibley, A., Supple, M., Saenk, S., Wallbank, R.,Wu, G., Maroja, L., Ferguson, L., Hanly, J., Hines, H., Salazar, C., Merrill, R.,Dowling, A., ffrench-Constant, R., Llaurens, V., Joron, M., McMillan, O., Jiggins, C. (2016). The gene *cortex* controls mimicry and crypsis in butterflies and moths. Nature, 534, 106

Bräu et al. (2013) Tagfalter in Bayern; Verlag Ulmer

Pro Natura – Schweizerischer Bund für Naturschutz (Hrsg.) (1991), 3. Auflage, Schmetterlinge und ihre Lebensräume. Arten - Gefährdung - Schutz, Schweiz und angrenzende Gebiete, Band 1: Tagfalter und ihre Lebensräume. Fotorotar AG, Druck – Kommunikation-Verlag, CH-8132 Egg.



Über den QR-Code gelangt man zum begleitenden Film: Das Landkärtchen *Araschnia levana*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Würzburg

Jahr/Year: 2023

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Hock Robert

Artikel/Article: Das Landkärtchen Araschnia levana (Linnaeus, 1758) Insekt des Jahres 2023 15-25