

Vleugelkleur en vlinderdiversiteit

De kleur van vlindervleugels kan door verschillende functies worden bepaald, zoals bescherming tegen predatoren, partnerherkenning en thermoregulatie. Dit leidt tot een enorme variatie aan vleugelkleuren en patronen, zowel tussen soorten als binnen een soort. Als er voor de verschillende functies van vleugelkleur parallelle divergente selectiedrukken zijn kan soortvorming plaatsvinden. In dit artikel worden de verschillende selectiedrukken op vleugelkleur van een luzernevlinder, *Colias philodice eriphyle*, langs een hoogtegradiënt in de Rocky Mountains onderzocht. Twee belangrijke voorwaarden voor ecologische soortvorming worden getoetst in dit systeem en de achterliggende evolutionaire beperkingen worden belicht.

Entomologische Berichten 62(6): 151-155

Trefwoorden: *Colias philodice eriphyle*, ecologische soortvorming, Lepidoptera, seksuele selectie, thermoregulatie

Inleiding

Vlinders vormen een van de meest tot de verbeelding sprekende insectengroepen door hun verbijsterende variatie aan vleugelkleuren en patronen. Een dergelijke kleurenpracht wordt bij bijvoorbeeld vogels vaak met seksuele selectie verklaard, terwijl bij insectengroepen zoals kevers de variatie aan verschijningsvormen meestal wordt toegeschreven aan ecologische selectiedrukken zoals waardplantspecialisatie en predatie. Vlinders vormen een combinatie van die twee evolutionaire velden, want het uiterlijk van de vleugels heeft zowel een functie bij de paarvorming als bij de aanpassing aan de heersende ecologische omstandigheden. In dit artikel wordt beschreven wat de gevolgen zijn van deze multifunctionele lichaamsdelen voor de evolutie van vlinderdiversiteit.

Grofweg worden drie belangrijke functies onderscheiden die ieder hun eigen eisen stellen aan kleur en patroon van de vleugels: camouflage, partnerherkenning en thermoregulatie.

Multifunctionele vleugels

Vleugels als verdediging

Vleugelkleur en patronen kunnen dienen als bescherming tegen visueel jagende predatoren (camouflage of mimicry). Het bekendste voorbeeld is misschien wel de melanisatie van de vleugels in de berkenspanner (*Biston betularia*) als evolutionaire respons op de industrialisering in de 19^e eeuw, al wordt tegenwoordig betwijfeld of visuele predatie daadwerkelijk de selectiedruk was die de zwarte vorm in frequen-

Jacintha Ellers

Afdeling Dierecologie
Instituut voor Ecologische Wetenschappen
Vrije Universiteit
De Boelelaan 1085
1081 HV Amsterdam
ellers@bio.vu.nl



tie deed toenemen (Jones 1982, Majerus 1998). Een beter voorbeeld is het tropische geslacht *Kallima*, waarvan de vleugels in rustpositie nauwe gelijkenis vertonen met een dood blad, compleet met bladnerf in het midden (Larsen 1996). Deze gelijkenis vermindert de zichtbaarheid voor predatoren. Maar vleugels dienen niet altijd om het individu te verbergen. Extra felle, opvallende kleuren geven vaak de gifigheid van een soort aan en ontmoedigen predatoren deze individuen te verorberen (aposematische kleuren; Guilford 1985), en grote oogvlekken op de vleugels dienen om predatoren af te schrikken (Wourms & Wasserman 1985).

Vleugels als vlag

Een tweede functie van vleugelkleur is partnerherkenning. Vlinders hebben over het algemeen een uitstekend gezichtsvermogen en visuele signalen over lange afstanden spelen een grote rol in het bij elkaar brengen van potentiële partners (Vane-Wright & Boppré 1993). In de latere fase van het paringsgedrag zijn feromonen vaak belangrijker dan uiterlijke kenmerken. Een voorbeeld van de invloed van seksuele selectie op vlindervleugels is seksuele dimorfie, zoals bijvoorbeeld in de familie van de blauwtjes (Lycaenidae), waar vaak alleen het mannetje blauw is. De prachtkleuren op de vleugels dienen niet altijd als een signaal om vrouwtjes te lokken: in territoriale soorten speelt de vleugelkleur bij mannetjes ook vaak een belangrijke rol bij concurrentie met andere mannetjes om het bemachtigen van een territorium. Experimentele manipulatie van vleugelkleur bij pages (*Papilio polyxenes*) heeft laten zien dat mannetjes met een meer vrouwelijke vleugelkleuring minder succesvol zijn in het verkrijgen en behouden van een territorium (Lederhouse & Scriber 1996).

Vleugel- en zonneposering

Een derde functie van vleugelkleur is het reguleren van de lichaamstemperatuur. Veel vlindersoorten hebben een hoge lichaamstemperatuur nodig om goed te kunnen vliegen. De optimale temperatuur ligt vaak tussen de 32 en 37 °C. Het bereiken van deze lichaamstemperatuur is essentieel voor vlinders omdat hun vlucht onontbeerlijk is voor bijvoorbeeld het lokaliseren van waardplanten, het zoeken van bloemen die nectar leveren, en het lokaliseren van partners. Zoals alle koudbloedige dieren zijn zij afhankelijk van uitwendige warmte voor het verhogen van de lichaamstemperatuur. De absorptie van zonnestraling door lichaam en vleugels levert de energie om een lichaamstemperatuur te bereiken van soms wel 10 graden boven de luchttemperatuur. Sommige vlindersoorten zonnen met gespreide vleugels (dorsaal zonnen), terwijl andere soorten met de gesloten vleugels loodrecht op de zonnestraling zitten (lateraal zonnen). De kleur van de vleugels speelt een belangrijke rol bij de effectiviteit van de warmte-opname: hoe donkerder de vleugels hoe sneller de warmte wordt opgenomen. Zelfs binnen een soort kunnen heel verschillende vleugelkleuren worden aangetroffen. Vooral bij soorten die een brede ecologische verspreiding hebben kunnen zowel zeer donkere als heel lichte individuen bestaan (Douglas & Grula 1978, Guppy 1986), waarbij donkere individuen het beter doen in koude gebieden en lichte individuen in warmere gebieden.

Tegengestelde selectiedrukken

De verschillende functies van vleugelkleur hoeven niet altijd met elkaar in overeenstemming te zijn. Zo kan een mannetje bijvoorbeeld een door vrouwtjes geprefereerd kleurenpatroon hebben maar tegelijkertijd veel opvallender voor predatoren zijn zodat er tegengestelde selectiedrukken op het vleugelpatroon inwerken. De uitkomst wordt in zo'n geval bepaald door de relatieve sterkte van de seksuele en de ecologische selectiedrukken. Als de nadelige effecten van een nieuw kenmerk op overleving zwak zijn kan de voorkeur van vrouwtjes voor het nieuwe uiterlijk er toe leiden dat het kenmerk zo sterk evolueert dat er een nieuwe soort ontstaat. Deze vorm van evolutie, waarbij kenmerk en voorkeur samen evolueren, wordt 'runaway selection' genoemd (Fisher 1930). Hierbij is seksuele selectie de voortrekker van de verandering.

Aan de andere kant kan evolutie van een nieuw kenmerk door ecologische selectiedrukken een neveneffect hebben op de seksuele functie van de vleugel. In dat geval is natuurlijke selectie de voortrekker van de verandering en moet seksuele selectie mee-evolueren. Als de ecologische omstandigheden voldoende verschillend zijn kunnen zich verschillende ecotypen ontwikkelen die ieder superieur zijn in hun eigen biotoop en een seksuele voorkeur vertonen voor de eigen vorm. Dit proces wordt ecologische soortvorming genoemd (Schluter 2001). Echter, dit proces kan zich alleen voltrekken als seksuele selectie de natuurlijke selectie volgt en versterkt.

Variatie in vleugelkleur bij een thermovlinder

In de Rocky Mountains van Colorado (Verenigde Staten) komen vijf soorten luzernevlinders voor. Een daarvan is *Colias philodice eriphyle*, een niet-territoriale soort die zijn eieren op verschillende planten uit de familie van de vlinderbloemigen legt (figuur 1). Deze luzernevlinder wordt over een uitgestrekte hoogtegradiënt gevonden, van alfalavelden in het laagland tot bergweiden op zelfs 3000 meter. Vlinders die op

grote hoogte leven vertonen diverse aanpassingen aan het daar heersende klimaat. Hoog in de bergen is de temperatuur gemiddeld lager en daarmee ook het seizoen korter. In *C. p. eriphyle* heeft dit geleid tot genetische verschillen in ontwikkelingstijd en lichaamsgrootte, waarbij vlinders van grote hoogten een kortere ontwikkelingstijd hebben en ook als kleinere vlinder uit de pop kruipen. Daarnaast zorgt meer bewolking hoger in de bergen voor beduidend minder zonne-uren dan lager op de berg en zijn extra aanpassingen nodig om de lichaamstemperatuur voldoende te doen stijgen. Een van die aanpassingen is de kleur van de vleugel. Vlindervleugels bestaan uit vele minuscule schubben die in het geval van *Colias* het gele pigment pteridine of het zwarte pigment melanine kunnen bevatten (figuur 2). Naarmate meer schubben melanine bevatten is de algehele kleur van de vleugel donkerder en kan meer zonne-energie worden opgenomen door absorptie. Onderzoek in Colorado laat zien dat de vleugels van de luzernevlinders die hoger op de berg leven donkerder zijn dan de vleugels van vlinders uit lager gelegen populaties (Ellers & Boggs 2002). Dit betekent dat vlinders op grote hoogte beter in staat zijn hun lichaamstemperatuur te verhogen met zonnen, terwijl de lager levende individuen oververhitting voorkomen doordat hun vleugels bedekt zijn met gele, ongemelaniseerde schubben.

De vraag is nu wat deze grote intraspecifieke variatie in vleugelkleur voor effect heeft op de overige functies van vleugelkleur in deze soort. Zoals we al eerder zagen speelt vleugelkleur bij vlinders een belangrijke rol in de partnerkeuze. Wat zijn de gevolgen van deze ecologische selectiedrukken op de seksuele signalen die vleugels vertegenwoordigen? Kan het bestaan van deze ecotypen het proces van ecologische soortvorming ontketenen?

Het is vrijwel onmogelijk om aan te tonen dat een dergelijk evolutionair proces zich aan het voltrekken is. Ten eerste is de tijdschaal waarop soortvorming zich afspeelt vaak veel langer dan de carrière van een enkele onderzoeker. Ten tweede zijn de ecotypen volgens de biologische soortdefinitie gewoon één soort zolang er niet 100% reproductieve isolatie tussen de vormen aangetoond is, zelfs al wordt er een gedeeltelijke reproductieve scheiding tussen ecotypen aangetoond.

Waarom dan toch ecotypen bestuderen als men geen uitsluitsel kan krijgen of soortvorming uiteindelijk wel plaatsvindt? Juist deze fase van het proces kan waardevolle infor-



Figuur 1. Mannetje van *Colias philodice eriphyle* in laterale zonhouding. Male *Colias philodice eriphyle* in lateral basking position.



Figuur 2. Onderzijde van de achtervleugel van *Colias philodice eriphyle*. De uitvergroting laat duidelijk de afzonderlijke schubben zien, die bij deze soort geel of zwart kunnen zijn.

Ventral side of the hindwing of Colias philodice eriphyle. The magnified image clearly shows the individual scales, which in this species can be either yellow or black.

matie opleveren over de beperkingen en knelpunten van soortvorming. Er zijn twee voorwaarden waaraan voldaan moet worden wil ecologische soortvorming kunnen plaatsvinden: 1. de eigenschap onderhevig aan divergente selectie moet genetisch bepaald en erfelijk zijn; 2. de eigenschap onderhevig aan divergente selectie moet geassocieerd zijn met partnerkeuze, zodat migranten een verminderd paringssucces hebben vergeleken met de lokale aangepaste vorm. Door het bestuderen van de natuurlijke en seksuele selectiedrukken op vleugelkleur bij de luzernevlinder kan worden nagegaan welke van deze twee voorwaarden beperkend is voor ecologische soortvorming en waarom.

Genetische variatie

Om voorwaarde 1 te onderzoeken zijn kruisingsexperimenten in het laboratorium uitgevoerd. Er werd onderzocht in hoeverre de variatie in vleugelkleur bepaald is door genetische verschillen tussen populaties, en in hoeverre deze door de omstandigheden tijdens de ontwikkeling van de nakomelingen bepaald zijn. In dit zogeheten 'common garden' experiment werden eieren van vrouwtjes uit verschillende populaties onder gelijke omstandigheden opgekweekt zodat de invloed van de omgevingsfactoren voor alle populaties hetzelfde was. Eventuele verschillen die in de vleugelkleur van de nakomelingen gevonden worden zijn dus geheel genetisch bepaald. De luzernevlinders in dit experiment vertoonden ook onder identieke omstandigheden verschillen in vleugelkleur tussen populaties, wat betekent dat vleugelkleur voor een groot deel genetisch bepaald is. Omdat de verschillen tussen populaties in het experiment niet zo groot waren als in het veld, spelen omgevingsfactoren zoals temperatuur tijdens het larvale en popstadium waarschijnlijk ook een rol bij de bepaling van vleugelkleur.

Daarnaast is een schatting gemaakt van de erfelijkheid van vleugelkleur door vleugelkleur van de moeder te vergelijken met die van haar zonen en dochters. Er is aangetoond dat vleugelkleur in hoge mate erfelijk is bij zonen, maar dit geldt niet voor dochters (Ellers & Boggs 2002). Om dit resultaat te verklaren moet gekeken worden naar de geslachtsbepaling van vlinders. In tegenstelling tot bijvoorbeeld zoogdieren bestaat bij vlinders het vrouwelijke geslachtschromosoompaar uit een X- en een Y-chromosoom, terwijl dit paar bij mannetjes uit twee X-chromosomen bestaat. Bij de voortplanting produceert het vrouwtje twee typen geslachtscellen: geslachtscellen met het Y-chromosoom zullen bij bevruch-



Figuur 3. Papieren modellen van vrouwtjes *Colias philodice eriphyle* die gebruikt zijn bij de partnerkeuze-experimenten. De drie kleurvormen zijn geproduceerd met behulp van digitale manipulatie en zijn in de overige kenmerken volledig identiek.

Paper decoys of Colias philodice eriphyle females used in mate choice experiments. The three colour morphs were produced using digital imaging techniques; they are identical with respect to all other characteristics.

ting tot een vrouwtje, die met het X-chromosoom tot een mannetje uitgroeien. Het Y-chromosoom bevat nauwelijks coderende genen; een vrouwtje geeft voor een kenmerk dat op dit chromosoompaar ligt dus alleen via het X-chromosoom genen door, oftewel alleen aan haar zonen. Aangezien vleugelkleur precies op deze manier overerft kan geconcludeerd worden dat vleugelkleur een geslachtschromosoomgebonden kenmerk is.

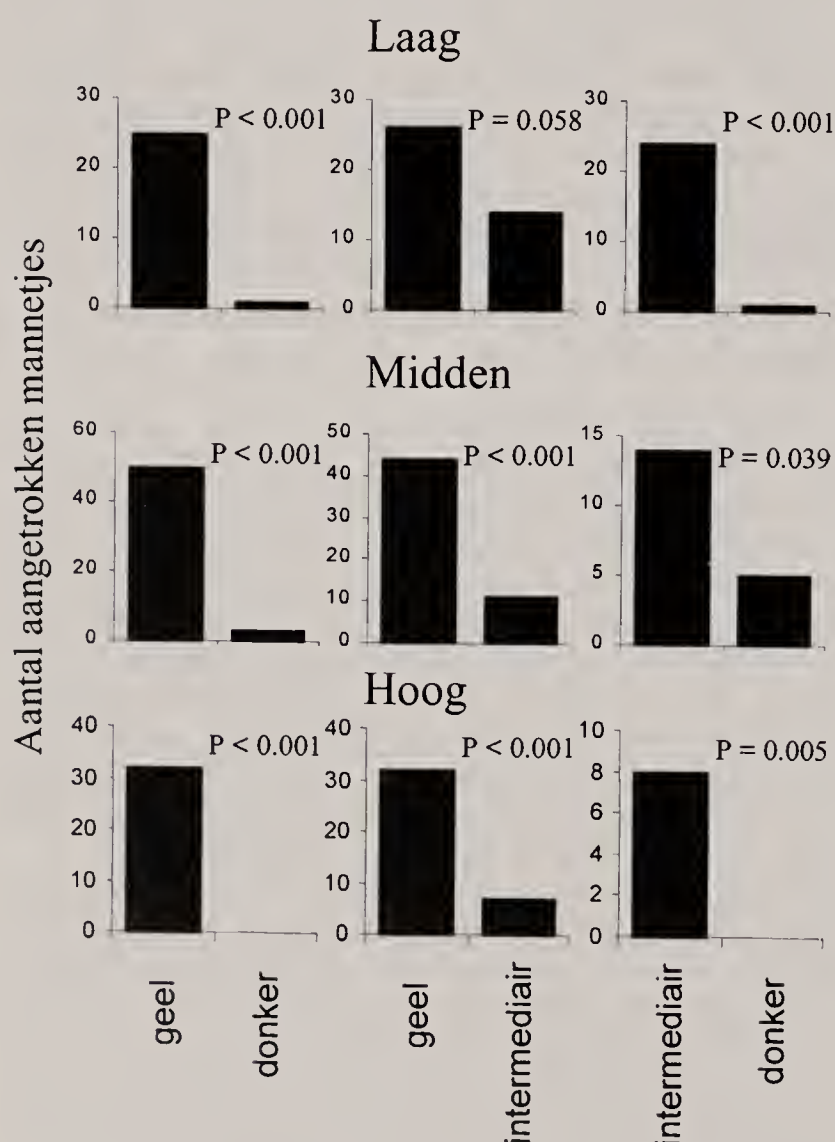
Variatie in paringssucces

De tweede voorwaarde voor ecologische soortvorming is dat vleugelkleur bepalend is voor paringssucces. Paringssucces omvat alle aspecten van het paren, zoals lokaliseren van een partner, baltsgedrag en copulatie. Het paarsysteem van *Colias* ziet er als volgt uit: het mannetje vliegt een groot deel van de tijd rond om een vrouwtje te lokaliseren en benadert haar door op haar te duiken. Daarna vindt het baltsgedrag plaats waarbij het mannetje feromonen afscheidt die het vrouwtje al dan niet tot copulatie verleiden. Eerder onderzoek toonde aan dat vrouwtjes bij het kiezen van een partner ongevoelig zijn voor de vleugelkleur van de mannetjes (Silberglied 1984); daarom hangt het paringssucces van mannetjes niet direct af van de donkerheid van de vleugels. Tijdens de paring wordt door het mannetje een spermapakketje overgedragen dat naast sperma allerlei voedingsstoffen bevat waarmee het vrouwtje haar eiproductie kan verhogen.

Omdat mannetjes per copulatie veel investeren kan verwacht worden dat zij kieskeurig zijn bij het vinden van een vrouwtje. Daarom testte ik de 'aantrekkelijkheid' van vrouwtjes met verschillende vleugelkleuren voor mannetjes uit verschillende populaties. Om de proeven zoveel mogelijk te standaardiseren gebruikte ik geen echte vrouwtjes maar papieren modellen met drie verschillende vleugelkleuren (figuur 3). De modellen werden paarsgewijs aangeboden aan vrij rondvliegende mannetjes op verschillende hoogten op de berg. Als de natuurlijke en de seksuele selectie in dezelfde richting werken - wat wil zeggen dat mannetjes de best aangepaste vrouwtjes het meest aantrekkelijk vinden - zouden in lager gelegen populaties de lichte, gele modellen de meeste respons uitlokken, terwijl in populaties op grote

hoogte de donkere modellen de voorkeur zouden krijgen. De resultaten lieten zien dat mannetjes een duidelijke voorkeur hebben voor vleugelkleur van vrouwtjes, maar dat in alle populaties, zowel hoog- als laaggelegen, mannetjes altijd voor de geelste modellen kozen (figuur 4).

Een tweede, meer directe manier om de relatie tussen vrouwelijke vleugelkleur en paringsucces te toetsen is te kijken naar het aantal paringen dat vrouwtjes in het veld hebben. In *Colias* is dat heel makkelijk, want de omhulsels van de ontvangen spermapakketjes blijven inwendig in het vrouwtje zichtbaar, ook na meerdere paringen. Door het aantal spermapakketjes dat een vrouwtje bij zich draagt te vergelijken met haar vleugelkleur kan bepaald worden of gele vrouwtjes vaker paren. Net als bij het experiment met de papieren modellen werd in alle populaties een negatieve relatie gevonden tussen de donkerheid van de vleugel en het aantal paringen (figuur 5). Dit betekent dat in hooggelegen populaties mannetjes de aldaar minder aangepaste (dus de geelste) vleugelkleur prefereren, met het gevolg dat seksuele selectie en natuurlijke selectie elkaar tegenwerken.

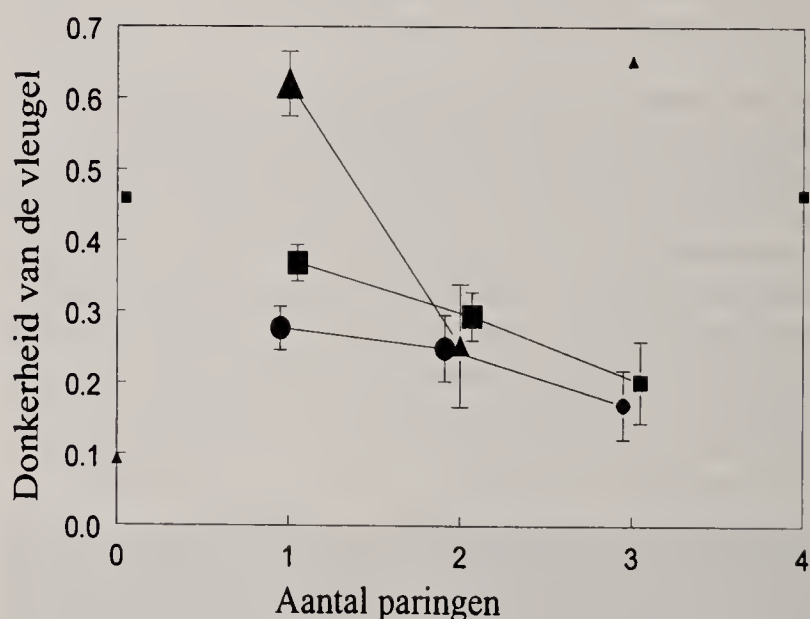


Figuur 4. Het aantal mannetjes aangetrokken door papieren vlindermo-
dellen van vrouwtjes *Colias philodice eriphyle* met drie verschillende
vleugelkleuren: geel, intermediair en donker. De experimenten werden
uitgevoerd in populaties op drie hoogten op de berg: laag, midden en
hoog.

Number of males attracted to decoy *Colias philodice eriphyle* females
with three different wing melanization levels: yellow, intermediate and
dark. The experiments were performed at low, intermediate, and high ele-
vation populations.

Evolutionaire beperkingen

Waarom paren mannetjes van hooggelegen populaties vaker met onaangepaste vrouwtjes? Waarom heeft de seksuele voorkeur van mannetjes zich niet aangepast aan de geëvolu-
eerde vleugelkleur van vrouwtjes? Een van de mogelijke ver-
klaringen voor de suboptimale partnerkeuze van mannetjes
is dat gele vlinders nu eenmaal opvallender zijn dan donke-
re. Mannetjes zien daarom de gele vrouwtjes beter en paren
als gevolg hiervan vaker met gele vrouwtjes. Een alternatieve
verklaring is dat de voorkeur voor vleugelkleur wordt beïn-
vloed door een tweede *Colias*-soort die aanwezig is in het
gebied, *C. alexandra*. Deze soort leeft hoger op de berg en
overlapt met de hoogste populaties van *C. p. eriphyle*. *Colias
alexandra* lijkt veel op *C. p. eriphyle* maar heeft nog donker-
der vleugels. Mannetjes die een voorkeur voor donkere
vrouwtjes ontwikkelen hebben daarom een grotere kans om
per vergissing met de verkeerde soort te paren. Hiermee ra-
ken mannetjes hun kostbare spermapakketten kwijt zonder
kans op gezonde nakomelingen en deze mannetjes zullen
hun seksuele voorkeur dan ook niet doorgeven aan de vol-
gende generatie. Het is met de huidige kennis van het sys-
teem niet mogelijk om onderscheid te maken tussen deze
twee hypothesen, maar voor beide geldt dat beperkingen in
de evolutie van seksuele selectie op dit moment een verdere
divergentie in vleugelkleur voorkomen en het proces van
ecologische soortvorming langs de hoogtegradiënt vertra-
gen. Dit betekent dat de evolutie van vleugelkleur in potentie
ingrijpende gevolgen kan hebben voor vlinderdiversiteit via



Figuur 5. De relatie tussen het aantal paringen van vrouwtjes *Colias
philodice eriphyle* in hoge (vierkanten) en lage (driehoeken en cirkels)
populaties. De grootte van de symbolen geeft het aantal waarnemingen
weer (klein: $n = 1$, middel: $n = 6-15$, groot: $n = 16-35$). Punten met één
waarneming zijn niet met lijnen verbonden. Om populaties te vergelijken
is de donkerheid van de vleugels gestandaardiseerd door de lichtste en
donkerste vleugelkleur op respectievelijk 0 en 1 te stellen.

Relationship between level of hind wing melanization and number of ma-
tings in *Colias philodice eriphyle* from highland (squares) and lowland
populations (circles and triangles). Size of markers reflects sample size
(small: $n = 1$, medium: $n = 6-15$, large: $n = 16-35$). Single data points are
not connected by lines. To enable comparisons between populations, the
level of melanization is standardized for each population by setting mini-
mum and maximum melanization level to 0 and 1 respectively.

ecologische soortvorming, maar dat niet in elk geval complete reproductieve isolatie bereikt wordt. Met andere woorden: de evolutie van signalen kan snel gaan, maar soortvorming vergt geduld.

Dankwoord

Met dank aan Hans Slabbekoorn, Jan Bruin en twee anonieme referenten voor commentaar op eerdere versies van het artikel. Dit onderzoek werd gefinancierd door de Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek (NWO), stipendiumnummer S84-485.

Literatuur

- Douglas MM & Grula JW 1978. Thermoregulatory adaptations allowing ecological range expansion by the pierid butterfly, *Nathalis iole* Boisduval. *Evolution* 32: 776-783.
- Ellers J & Boggs CL 2002. The evolution of wing color in *Colias* butterflies: heritability, sex linkage, and population divergence. *Evolution* 56: 836-840.
- Fisher RA 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press.
- Guilford, T 1985. The evolution of conspicuous coloration. *The American Naturalist* 131, supplement: S7-S21.
- Guppy CS 1986. Geographic variation in wing melanism of the butterfly *Parnassius phoebus* F. (Lepidoptera: Papilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 64: 956-962.
- Jones JS 1982. More to melanism than meets the eye. *Nature* 300: 109-110.
- Majerus MEN 1998. Melanism: evolution in action. Oxford University Press.
- Larsen TB 1996. The butterflies of Kenya and their natural history. Oxford University Press.
- Lederhouse RC & Scriber JM 1996. Intrasexual selection constrains the evolution of the dorsal color pattern of male black swallowtail butterflies, *Papilio polyxenes*. *Evolution* 50: 717-722.
- Schluter D 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 372-380.
- Silberglied RE 1984. Visual communication and sexual selection among butterflies. In: *The biology of butterflies* (Vane-Wright RI & Ackery PR eds): 207-223. Academic Press.
- Vane-Wright RI & Boppre M 1993. Visual and chemical signalling in butterflies: functional and phylogenetic perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 340: 197-205.
- Wourms MK & Wasserman FE 1985. Butterfly wing markings are more advantageous during handling than during the initial strike of an avian predator. *Evolution* 39: 845-851.

Geaccepteerd 6 september 2002.

Summary

Wing colour and butterfly diversity

The wing colour of Lepidoptera is subject to several evolutionary pressures, as it is functional in predator avoidance, mate recognition, and thermoregulation. As a consequence an astonishing variety of interspecific and intraspecific differences in wing colours and patterns has evolved. In the butterfly *Colias philodice eriphyle* divergent selection on wing colour across an elevational gradient in response to the thermal environment has led to increasing wing melanization at higher elevations. Breeding experiments showed that this divergence is genetically determined, heritable, and sex-linked. Wing colour is also a long-range signal used by males in mate searching. Experiments were conducted to test whether sexual selection on wing melanization via male mate choice acts in the same direction as natural selection on mate signals due to thermal conditions. Controlled mate choice experiments were performed in the field over an altitudinal range of 1500 meters using decoy butterflies with different melanization levels. Also, a more direct estimate of the relationship between wing colour and sexual selection was obtained by measuring mating success in wild-caught females. Both our experiments showed that wing colour is an important determinant of female mating success in *C. p. eriphyle*. However, a lack of altitudinal variation in male mate preference prevents the evolution of assortative mating, as males at all elevations prefer less melanized females. This apparently maladaptive mate choice may be maintained by differences in detectability between the morphs or preservation of species recognition. These evolutionary constraints currently prevent further divergence.