

Zur taxonomischen und phylogenetischen Bedeutung der Feinstruktur der Eischale der Parnassiinae (Lepidoptera: Papilionidae)

Chr.L. Häuser, C.M. Naumann & A.V.-A. Kreuzberg

Häuser, C.L., C.M. Naumann & A. V.-A. Kreuzberg. Zur taxonomischen und phylogenetischen Bedeutung der Feinstruktur der Eischale der Parnassiinae (Lepidoptera: Papilionidae).

Zool. Med. Leiden 67 (15), 30.vii.1993: 239-264, Abb. 1-55, Tab. 1. — ISSN 0024-0672.

Keywords: Parnassiinae; eggs; chorion; microsculpture; phylogeny.

The chorion surface structure of the eggs of 31 species of the subfamily Parnassiinae was studied by SEM on a comparative basis. The eggs are briefly described and taxonomic characters are illustrated. The eggs of all examined species of the genus *Parnassius* possess a very thick, externally highly sculptured chorion, whereas in all other genera of the Parnassiinae the eggs are externally smooth, as in most Papilioninae. The thickened, externally sculptured chorion is regarded as an autapomorphy of the genus *Parnassius*, which probably is linked to the hibernation of the fully developed first instar larvae within the egg shell.

Die Feinstruktur der Chorionoberfläche der Eier von 31 Arten der Unterfamilie Parnassiinae wurde vergleichend rasterelektronenmikroskopisch untersucht. Die Eischalen der einzelnen Arten werden kurz beschrieben und taxonomisch verwertbare Merkmale dargestellt. Die Eier sämtlicher untersuchter Arten der Gattung *Parnassius* zeichnen sich durch ein ungewöhnlich dickes, äußerlich stark skulpturiertes Chorion aus, während die Eier der anderen Gattungen der Parnassiinae, ebenso wie einige zum Vergleich untersuchte Papilioninae, ein dünnes, äußerlich glattes Chorion besitzen. Das verdickte, äußerlich stark skulpturierte Chorion wird als Autapomorphie der Gattung *Parnassius* gedeutet und steht funktionell vermutlich mit der Überwinterung der fertig entwickelten Larve innerhalb der Eischale im Zusammenhang.

Dr C. L. Häuser und Prof. Dr C. M. Naumann, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D(W)-5300 Bonn 1, B.R.D.

A.V.-A. Kreuzberg, Respublikanskij muzej prirody, Sagban 16, 700 002 Tashkent, Uzbekistan.

Einleitung

Das für Insekteneier charakteristische Chorion, eine aus Abscheidungen der Follikelzellen gebildete, sekundäre Eihülle, ist bei vielen Lepidopteren relativ dickwandig und äußerlich skulpturiert (Hinton, 1981: 714-716). Die Ausgestaltung des Chorion erfolgt gruppenspezifisch und der hierin bestehende Formenreichtum ist bei Schmetterlingen seit langem bekannt und dokumentiert (siehe Seitz, 1889; Peyron, 1909; Döring, 1955). Dennoch wurden die gefundenen Unterschiede bisher kaum für taxonomische oder phylogenetische Fragestellungen ausgewertet. Bei wenigen, eingehender untersuchten Schmetterlingsgruppen zeigten sich sowohl artspezifische Besonderheiten in der Chorionoberfläche, die teilweise eine Artbestimmung selbst der Eier ermöglichen, wie auch strukturelle Übereinstimmungen zwischen verschiedenen Arten bzw. Gattungen, die taxonomisch verwertbar sind (Noctuidae: *Euxoa* spp. (Hudson, 1973: 1200, fig. 5; Salkeld, 1975, 1976, 1977); Lycaenidae: Lycaeninae (Downey & Allyn, 1981); Satyridae: *Melanargia* spp. (Wagner, 1984); Saturniidae: *Attacus* spp. (Peigler & Stephens, 1986)).

Für die vorliegende Arbeit wurden die Eischalen zahlreicher Vertreter der Parnassiinae, einer Unterfamilie der Tagfalterfamilie Papilionidae, vergleichend

untersucht, um die systematische Verwertbarkeit der Unterschiede in der Chorionfeinstruktur zwischen eng verwandten Arten zu überprüfen und gegebenenfalls diese Merkmale phylogenetisch zu interpretieren. Die Parnassiinae bilden eine gut abgrenzbare Gruppe aus acht Gattungen mit etwa 50 Arten und erscheinen hierfür besonders geeignet, da über ihre phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse bereits mehrere Untersuchungen vorliegen, die teilweise zu unterschiedlichen Ergebnissen kommen, jedoch die Ausbildung der Eischalen nicht berücksichtigten (Ford, 1944; Hancock, 1983; Hiura, 1980). Vorhergehende Untersuchungen der Eier einzelner *Parnassius*-Arten ließen zudem bereits markante Unterschiede in der Chorionausgestaltung erkennen (siehe Döring, 1955: Tafel X; Häuser e.a., 1986; Igarashi, 1979: plates 12-15; Ishihara, 1950; Warnecke, 1935).

Material und Methoden

Für die vorliegende Arbeit wurden Eier von 31 verschiedenen Arten aus sechs der insgesamt acht Gattungen der Parnassiinae, sowie zusätzlich von zwei Arten der Papilioninae rasterelektronenmikroskopisch untersucht (Tabelle 1). Die für die Untersuchungen verwendeten Eier wurden meist von im Freiland gefangenen Weibchen abgelegt. Zur Eiablage wurden die Falter in mit Gaze bedeckte Plastikgefäße gesetzt, regelmäßig mit Zuckerwasser gefüttert und bei Gelegenheit direktem Sonnenlicht ausgesetzt. Eine Zugabe von Teilen der Futterpflanze war nur bei *Allancastris cerisyi* und *Zerynthia polyxena* nötig, da die Eiablage bei *Parnassius*-Arten in der Regel nicht direkt an die Futterpflanze erfolgt (Edwards, 1995: 40-41; Häuser e.a., 1986: 5-6; Kreuzberg, 1983: 160). Von einigen Arten wurden reife Eier aus den Abdomina frisch getöteter oder im Freiland fixierter Weibchen herauspräpariert. Bei Arten der Gattung *Parnassius* konnten sogar aus dem Hinterleib von toten, trockenen Tieren nach vorsichtiger Mazeration in erwärmter, wässriger Milchsäure-Lösung oder schwacher, wässriger KOH-Lösung vereinzelt noch intakte, reife Eier gewonnen werden. Die durch Präparation erhaltenen Eier wurden im Wasserbad mittels Ultraschall gereinigt, um sie von anhaftenden Geweben bzw. Sekreten zu befreien. Neben ganzen Eiern wurden bei einigen Arten zusätzlich leere Eischalen nach dem Ausschlüpfen der Raupen untersucht.

Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung wurden die Eier in 70% Äthanol oder in Äthanol-Eisessig-Gemisch fixiert, anschließend über eine aufsteigende Äthanol/Aceton-Verdünnungsreihe oder mittels Dimethoxypropan (DMP) entwässert und nach der 'critical point' (CP-) Methode unter Verwendung von flüsigem CO₂ getrocknet. Die Präparate wurden im Vakuum für 4 Minuten mit Gold bedampft und mit einem Hitachi S 450 bzw. einem SEMCO/Zeiss Nanolab 7 bei einer Arbeitsspannung von 20 bzw. 15 kV untersucht. Das Ausmessen der Eier erfolgte mit Hilfe einer Binokularlupe mit Meßokular.

Ergebnisse

Im folgenden werden die Befunde an den einzelnen Arten in systematischer Reihenfolge dargestellt. Die taxonomische Anordnung und die verwendete Nomen-

klatur folgt im wesentlichen Ackery (1975) und Bryk (1934, 1935), lediglich innerhalb der Gattung *Parnassius* Latreille, 1804 werden einige vormals im subspezifischen Rang behandelte Taxa aufgrund neuerer Befunde als eigene Arten aufgeführt (Kreuzberg, 1985). Wo solche vorliegen, wurden neben den eigenen Ergebnissen auch Angaben zu Eiern einzelner Arten aus der Literatur berücksichtigt. Die jeweiligen Beschreibungen sind unter Verweis auf die beigegebenen Abbildungen kurz gehalten. Vorangestellt findet sich eine allgemeine Charakterisierung von Form und Oberflächenbeschaffenheit der Eier, anschließend werden die Umgebung der Mikropyle (Eipol) und die Ausbildung der Chorionoberfläche im übrigen Wandbereich der Eischale kurz beschrieben. Auf eigenen Messungen beruhende Größenwerte der Eier, sowie die jeweiligen Herkunftsangaben des Materials, sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Sämtliche untersuchten Eier gehören dem "stehenden Typus" (Döring, 1955: 12) an, d.h. die Eier sind in Aufsicht auf die Mikropyle rund und werden bei der Ablage mit der der Mikropyle gegenüberliegenden Seite (Unterseite) angeheftet. Das Mikropylarfeld ist bei allen untersuchten Arten rosettenförmig gestaltet und den Eiern fehlen stets die für viele Lepidopterengruppen charakteristischen, von der Unterseite auf die Mikropyle zu verlaufenden Längsrippen, was für alle bislang untersuchten Arten der Papilionidae gilt (siehe Döring, 1955: Tafel X; Igarashi, 1979; Peterson, 1970: 69; Watson, 1899: 7-8).

Parnassiinae

Hypermnestra helios (Nickerl, 1846)

Abb. 1, 19. Seitenansicht rundlich mit abgeflachter Unterseite; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich nur undeutlich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 12 bis 14 keilförmigen Elementen von ein bis zwei Blattkränzen umgeben, deren Einzelelemente innen breit keilförmig, im peripheren Bereich mehr wabenförmig ausgebildet sind und durch schmale Grate voneinander getrennt werden.

Wandbereich: Annähernd glatte, leicht runzelige Oberfläche, mit einem unregelmäßigen Netzwerk aus wabenförmig angeordneten Leisten überzogen; Form der umschlossenen Flächen unterschiedlich, meist quadratisch bis hexagonal (vgl. Igarashi, 1979: plate 9).

Archon apollinus (Herbst, 1798)

Abb. 2, 20. Seitenansicht rundlich mit leicht abgeflachter Unterseite; Oberfläche nicht skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, undeutlich vom umgebenden Wandbereich abgegrenzt; innere Mikropylrosette aus 12 bis 14 keilförmigen Elementen von ein bis zwei unvollständigen Blattkränzen aus penta- oder hexagonalen Waben umgeben; Einzelelemente durch schmale Grate voneinander getrennt.

Wandbereich: Glatte, leicht gewellte Oberfläche ohne erkennbare Skulpturierung (vgl. Igarashi, 1979: plate 7).

Parnassius apollonius (Eversmann, 1847)

Abb. 3, 21. Seitenansicht oval bis rundlich gestaucht, mit abgeflachter Unterseite und wenig eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Aus einer runden, kraterartigen Einsenkung (d: 0,3 mm) ragt eine kelchförmige Struktur, in der die Mikropyle liegt; das eigentliche Mikropylarfeld bei dem vorliegenden Exemplar nicht zu erkennen.

Wandbereich: Dichtes Pflaster aus oval bis wabenförmig hervortretenden Elementen, durch enge Gräben oberflächlich voneinander getrennt.

P. honrathi Staudinger, 1882

Abb. 4, 22. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld vertieft und deutlich vom umliegenden Wandbereich abgesetzt; innere Mikropylrosette mit 8 bis 9 keilförmigen Elementen von zwei vollständigen Blattkränzen aus tropfen- bis trapezförmigen Elementen umgeben; Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Warzige Oberfläche aus dicht stehenden, räumlich getrennten Einzelelementen von unterschiedlicher Größe und Gestalt, die durch zahlreiche vertiefte Grate an den Ecken miteinander vernetzt sind.

P. phoebus (Fabricius, 1793)

Abb. 5, 23. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich deutlich abgesetzt und etwas vertieft; innere Mikropylrosette mit 9 bis 10 keilförmigen Elementen, von zwei bis drei meist vollständigen Blattkränzen aus polygonalen Elementen umgeben; Einzelelemente durch schmale Grate getrennt.

Wandbereich: Warzige Oberfläche aus dicht stehenden, ungleich großen und unterschiedlich geformten, abgerundeten Elementen; untereinander durch tiefer gelegene Grate an den Eckpunkten verbunden, teilweise auch breit miteinander verschmolzen; dazwischen liegende Vertiefungen einzeln rundlich, oft zu mehreren grabenartig verbunden (vgl. Döring, 1955: 87; Edwards, 1872: plate 6, fig. 1; Edwards, 1895: plate 4; Elwes, 1886: plate I, fig. 12).

P. actius (Eversmann, 1843)

Abb. 24. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld eingesenkt, deutlich vom umgebenden Wandbereich abgegrenzt; innere Mikropylrosette aus 8 tropfenförmigen Elementen umgeben von einem vollständigen und einem unvollständigen Blattkranz; Einzelelemente halbkugelig bis trapezförmig gestaltet, wie die der Mikropylrosette durch Rinnen voneinander getrennt.

Wandbereich: Warzige Oberfläche mit dichtem Netzwerk aus hervorstehenden, rundlichen Elementen, die untereinander sowohl breit bandartig verschmolzen, als auch durch dünne Grate verbunden sind; dazwischen gelegene Einsenkungen meist kreisrund, selten schlitzförmig.

P. jacquemontii Boisduval, 1836

Abb. 6, 25. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig vertieft, vom Wandbereich deutlich abgegrenzt; innere Mikropylrosette mit 8 keilförmigen Elementen, von einem vollständigen und einem weiteren unvollständigen Blattkranz aus tropfenartig bis polyedrisch geformten Elementen umgeben; Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Warzige Oberfläche aus dicht stehenden, polyedrischen Säulen, durch kurze, tiefer gelegene Grate zwischen den Eckpunkten verbunden; Vertiefungen rundlich, oft zu zweit ovalförmig verschmolzen.

P. epaphus Oberthür, 1879

Abb. 26. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig eingesenkt; innere Mikropylrosette aus 9 keilförmigen Elementen gebildet, von zwei vollständigen und zwei weiteren, unvollständigen Blattkränzen umgeben, die einen Übergang zum angrenzenden Wandbereich bilden; Einzelelemente durch Rinnen getrennt, peripher abgerundet.

Wandbereich: Oberfläche warzig mit sockelartig hervorstehenden Elementen unterschiedlicher Form und Größe; Einzelelemente durch breite, tiefer gelegene Grate verbunden, mitunter auch paarweise verschmolzen; dazwischen liegende Vertiefungen selten kreisförmig, meist grabenartig oder bandförmig vereint.

P. tianschanicus Oberthür, 1879

Abb. 7, 27. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig vertieft, vom umgebenden Wandbereich deutlich verschieden; innere Mikropylrosette aus 6 bis 8 keilförmigen Elementen von drei bis vier, innen fast vollständigen, peripher sehr unvollständigen Blattkränzen umgeben; Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Warzige Oberfläche aus dicht stehenden, nach oben abgerundeten, polygonalen Sockeln; an den Eckpunkten durch tiefer liegende, schmale Grate verbunden, dazwischen liegende Vertiefungen meist kreisförmig oder oval (vgl. Häuser e.a., 1985: fig.8).

P. nomion Fischer de Waldheim 1823

Abb. 8. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig eingesenkt; innere Mikropylrosette aus 6 bis 8 keilförmigen Elementen; weitere Einzelheiten nicht erkennbar.

Wandbereich: Warzige Oberfläche mit dichtem Pflaster aus dreieckigen bis polyedrischen Elementen, ringsum durch schmale Furchen umgeben; Einzelelemente durch vertiefte, schmale Grate an den Eckpunkten verbunden (vgl. Ishihara, 1950: 25).

P. apollo (Linnaeus, 1758)

Abb. 9, 28, 50, 51, 54. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld in einer Mulde deutlich vom Wandbereich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 7 bis 9 keilförmigen Elementen, von zwei vollständigen und einem weiteren, meist unvollständigen Blattkranz umgeben; Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Pflastersteinartiges Profil aus dicht stehenden, quadratisch bis wabenförmigen Elementen, die oberflächlich durch ringsum verlaufende, schmale Gräben voneinander isoliert werden (vgl. Döring, 1955: 88; Häuser e.a., 1985: fig. 9; Igarashi, 1979: plate 15; Peyron, 1909).

P. mnemosyne (Linnaeus, 1758)

Abb. 10, 29, 49. Seitenansicht halbkugelig mit flacher Unterseite und abgeflachtem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig vertieft, vom umliegenden Wandbereich deutlich abgegrenzt; unregelmäßig geformte innere Mikropylrosette aus 5 bis 7 tropfenförmigen Elementen umgeben von zwei bis drei unvollständigen Blattkränzen; Einzelelemente durch Furchen getrennt.

Wandbereich: Oberfläche als räumliche Gitterstruktur gestaltet; Netzwerk aus hervorstehenden Knotenpunkten und tiefer gelegenen, breiten Verbindungsbalken; dazwischen gelegene Vertiefungen verschiedenartig geformt (vgl. Döring, 1955: 45; Häuser e.a., 1985: fig. 10).

P. stubbendorffii Ménétriés, 1849

Abb. 11, 30. Seitenansicht halbkugelig mit flacher Unterseite und abgeflachtem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, deutlich vom umgebenden Wandbereich abgegrenzt; innere Mikropylrosette aus 5 bis 6 tropfenförmigen Elementen gebildet, von ein bis zwei unvollständigen Blattkränzen umgeben; Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Oberfläche als regelmäßiges, räumliches Netzwerk mit hervorstehenden Knotenpunkten und tiefer gelegenen, breiten, balkenartigen Verbindungen ausgebildet; Vertiefungen jeweils im gleichen Abstand zueinander gelegen, meist rundlich, selten oval oder dreieckig geformt (vgl. Igarashi, 1979: plate 13; Ishihara, 1950: 24-25).

P. glacialis Butler, 1866

Abb. 12, 31. Seitenansicht halbkugelig mit flacher Unterseite und leicht abgeflachtem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld mit innerer Mikropylrosette aus 5 bis 7 tropfenförmigen Elementen und drei, zumeist unvollständig ausgebildeten Blattkränzen; Einzelelemente durch Rinnen getrennt, die der Blattkränze von kreisförmiger bis rundlich polyedrischer Gestalt.

Wandbereich: Oberfläche als räumliche Gitterstruktur mit regelmäßigem Muster aus hexagonal angeordneten, breiten Graten und dazwischen liegenden runden, sich trichterartig verengenden Vertiefungen; Knotenpunkte des Wabengitters jeweils erhöht (vgl. Igarashi 1979: plate 12; Ishihara, 1950: 24; Tanaka, 1990).

P. nordmanni (Nordmann, 1851)

Abb. 32. Seitenansicht halbkugelig mit flacher Unterseite und leicht abgeflachtem Eipol; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich deutlich verschieden; innere Mikropylrosette mit vier bis sechs tropfenförmigen Elementen, von zwei bis drei Blattkränzen aus halbrund bis polyedrisch geformten Elementen umgeben; alle Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Gewellte Oberfläche mit Netzmuster, von regelmäßig angeordneten, trichterförmigen Vertiefungen durchsetzt; Einzelheiten bei den vorliegenden, vermutlich sekretüberzogenen Eiern nicht erkennbar (vgl. Döring, 1955: 45; Salk, 1983: Tafel 12; Warnecke, 1935).

Parnassius ariadne (Lederer, 1853)

Abb. 13, 33. Seitenansicht halbkugelig mit leicht abgeflachtem Eipol und flacher Unterseite; Oberfläche stark skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig vertieft, deutlich vom angrenzenden Wandbereich abgesetzt; innere Mikropylrosette unregelmäßig geformt, nicht klar von den umgebenden zwei oder mehr unvollständigen Blattkränzen zu trennen; Einzelelemente quadratisch bis trapezförmig, jeweils durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Regelmäßiges räumliches Netzwerk von gleichmäßig angeordneten, rundlichen Vertiefungen durchbrochen; die Knotenpunkte treten gegenüber den breiten Verbindungsgraten stärker nach außen hervor.

P. hardwickii Gray, 1831

Abb. 14, 34. Eier in Seitenansicht halbkugelig mit flacher Unterseite und leicht abgeflachtem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld leicht eingesenkt und vom umgebenden Wandbereich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 11 bis 12 verschieden großen, keilförmigen Elementen von einem vollständigen, unregelmäßig geformten Blattkranz umgeben; Einzelelemente langgestreckt viereckig bis polyedrisch, untereinander durch schmale Grate getrennt.

Wandbereich: Glatte, leicht aufgerauhte Oberfläche, von einem deutlich ausgebildeten, eingesenkten Netzwerk aus schmalen Rinnen in zahlreiche, unterschiedlich gestaltete Einzelelemente aufgeteilt.

P. szechenyii Frivaldszky, 1886

Abb. 35. Gestalt der vorliegenden Eier stark verformt; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nach innen stufenweise vertieft, vom Wandbereich nur undeutlich abgegrenzt; innere Mikropylrosette mit 6 tropfenförmigen Elementen von ein bis zwei unvollständigen Blattkränzen umgeben; Einzelelemente durch schmale Grate getrennt.

Wandbereich: Glatte, leicht aufgerauhte Oberfläche, von einem schwach angedeuteten, polygonalen Furchennetz überzogen.

P. acco Gray, 1853

Abb. 36. Seitenansicht annähernd halbkugelig mit abgeflachter Unterseite und

leicht abgeflachtem Eipol (Gestalt der vorliegenden Eier etwas verformt); Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld leicht eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich verschieden, jedoch nur undeutlich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 7 bis 8 tropfenförmigen Elementen von einem vollständigen Blattkranz aus wabenförmigen, peripher abgerundeten Elementen umgeben; ein weiterer, unvollständiger Blattkranz angedeutet; alle Einzelelemente durch Rinnen voneinander getrennt.

Wandbereich: Oberflächenstruktur der untersuchten, offensichtlich sekretbedeckten Eier nicht klar erkennbar; andeutungsweise ein wabenartiges Netzmuster ausgebildet.

P. acdestis Grun-Grshimailo, 1891

Abb. 37. Seitenansicht oval mit flacher Unterseite und abgeflachtem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld leicht eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich verschieden, jedoch nicht deutlich abgegrenzt; unregelmäßig geformte innere Mikropylrosette aus 7 bis 9 verschieden großen Elementen von bis zu drei unvollständigen Blattkränzen umgeben; Einzelelemente der Blattkränze quadratisch bis wabenförmig, wie die der Rosette durch schmale Grate voneinander getrennt.

Wandbereich: Runzelige Oberfläche mit unregelmäßig geformten, narbenartigen Vertiefungen, zwischen denen schmale, geradlinige Rinnen verlaufen, die ein polygonales Netzwerk bilden.

P. delphius (Eversmann, 1843)

Abb. 38, 52. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld leicht vertieft, von dem umgebenden Wandbereich deutlich abgegrenzt; innere Mikropylrosette mit 8 keilförmigen Elementen, von drei teilweise unvollständigen Blattkränzen aus penta- und hexagonalen Waben umgeben; Einzelelemente durch schmale Grate getrennt.

Wandbereich: Runzelige Oberfläche durch unregelmäßige, narbenartige Vertiefungen, die teilweise zu einem schwach angedeuteten, polygonalen Furchennetz zusammentreten.

P. maximinus Staudinger, 1891

Abb. 15, 39. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld gegenüber dem umliegenden Wandbereich leicht, jedoch nicht deutlich abgegrenzt; innere Mikropylrosette aus 8 keilförmigen Elementen von einem vollständigen Blattkranz umgeben, dem sich peripher bis drei weitere unvollständige Blattkränze anschließen, die teilweise dem Wandbereich zuzurechnen sind; Einzelelemente der Rosette und des inneren Blattkranzes durch Grate, die der äußeren Blattkränze durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Runzelige Oberfläche mit unregelmäßigen Furchen, von einem leicht eingesenkten, undeutlich ausgebildeten, polygonalen Netzmuster überdeckt.

P. stoliczkanus Felder & Felder, 1864

Abb. 40. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld leicht eingesenkt, deutlich vom umgebenden Wandbereich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 9 bis 11 verschieden großen, keilförmigen Elementen von einem vollständigen und bis zu zwei weiteren unvollständigen Blattkränzen umgeben; Einzelelemente der Blattkränze verschiedenartig geformt, wie die der Rosette durch schmale Grate voneinander getrennt.

P. imperator Oberthür, 1883

Abb. 41. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld stufenweise eingesenkt, vom angrenzenden Wandbereich deutlich verschieden; innere Mikropylrosette aus 8 tropfenförmigen Elementen von zwei bis drei unvollständigen Blattkränzen umgeben; Einzelelemente der inneren Rosette seitlich durch Rinnen, die der Blattkränze durch Grate getrennt.

Wandbereich: Oberfläche runzelig mit unregelmäßigen, narbenartigen Furchen; zusätzlich von einem leicht eingesenkten, polygonalen Netzmuster aus breiten Furchen überzogen, das zum Eipol hin undeutlich wird (vgl. Watson, 1899: 7).

P. autocrator Avinoff, 1913

Abb. 16, 42. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld gegenüber dem umliegenden Wandbereich leicht vertieft; innere Mikropylrosette aus 7 bis 8 tropfenförmigen, ungleich großen Elementen von einem unvollständigen Blattkranz umgeben; Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Glatte Oberfläche mit schwach angedeutetem, wabenförmigem Leistenmuster; möglicherweise bei dem untersuchten Stück durch Sekrete überdeckt.

P. loxias Püngeler, 1901

Abb. 43. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld muldenartig vertieft, vom umgebenden Wandbereich nur undeutlich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 6 bis 7 tropfenförmigen Elementen von ein bis zwei unvollständigen Blattkränzen umgeben; Einzelelemente der Mikropylrosette und des inneren Blattkranzes durch Rinnen, weiter peripher durch schmale Grate getrennt; Oberfläche der Einzelelemente runzelig.

Wandbereich: Oberfläche annähernd glatt, von einem durch dünne Grate schwach angedeuteten, unregelmäßig polygonalen Netzwerk überzogen.

P. simo Gray, 1853

Abb. 17, 44. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld leicht eingesenkt, vom umliegenden Wandbereich nicht deutlich verschieden; innere Mikropylrosette bei den untersuchten Exemplaren nicht erkennbar, von zwei Blattkränzen aus polygonalen Elementen umgeben; Einzelelemente peripher durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Runzelige Oberfläche mit unregelmäßigen, narbenartigen Furchen, von einem eingesenkten, polygonalen Netzmuster überzogen.

P. simonius Staudinger, 1889

Abb. 45. Seitenansicht oval mit abgeflachter Unterseite und eingesenktem Eipol; Oberfläche schwach skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld leicht eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich nicht deutlich abgesetzt; unregelmäßig geformte innere Mikropylrosette aus 6 bis 8 tropfenförmigen Elementen von zwei bis drei unvollständigen Blattkränzen umgeben, die fließend in den Wandbereich übergehen; alle Einzelelemente durch Rinnen getrennt.

Wandbereich: Oberfläche runzelig mit zahlreichen, unregelmäßig geformten, narbenartigen Furchen; vermutlich ist außerdem ein eingesenktes, polygonales Netzmuster ausgebildet, das bei den untersuchten Exemplaren jedoch nicht klar zu erkennen ist.

Zerynthia polyxena (Denis & Schiffermüller, 1775)

Abb. 46. Seitenansicht rundlich mit leicht abgeflachter Unterseite; Oberfläche nicht skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, vom Wandbereich verschieden, jedoch nicht deutlich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 6 tropfenförmigen Elementen von einem vollständigen Blattkranz mit quadratischen bis wabenförmigen Elementen umgeben; ein weiterer, unvollständiger Blattkranz geht fließend in den Wandbereich über; Einzelelemente durch schmale Gatte getrennt.

Wandbereich: Leicht runzelige, annähernd glatte Oberfläche ohne Skulpturierung (vgl. Döring, 1955: 38; Igarashi, 1979: plate 5).

Allancastria cerisyi (Godart, 1822)

Abb. 46. Seitenansicht rundlich mit abgeflachter Unterseite; Oberfläche nicht skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, vom Wandbereich nur undeutlich abgegrenzt; innere Mikropylrosette aus 10 keilförmigen Elementen von einem vollständigen Blattkranz aus wabenförmigen Elementen umgeben; ein weiterer, unvollständiger Blattkranz schwach angedeutet; Einzelelemente durch schmale Gatte getrennt.

Wandbereich: Glatte Oberfläche ohne erkennbare Skulpturierung (vgl. Igarashi, 1979: plate 3).

Luehdorfia puziloi (Erschoff, 1872)

Abb. 47. Seitenansicht rundlich mit abgeflachter Unterseite; Oberfläche nicht skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, vom Wandbereich nur undeutlich abgegrenzt; innere Mikropylrosette aus 11 bis 13 keilförmigen, unterschiedlich großen Elementen von einem vollständigen und ein bis zwei unvollständigen Blattkränzen aus wabenförmigen Elementen umgeben, die in den glatten Wandbereich übergehen; Einzelelemente durch schmale Gatte getrennt.

Wandbereich: Glatte Oberfläche ohne erkennbare Skulpturierung (vgl. Igarashi, 1979: plate 2).

Papilioninae

Atrophaneura alcinous (Klug, 1836)

Abb. 18, 48, 55. Seitenansicht rund mit leicht abgeflachter Unterseite; Oberfläche nicht skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich verschieden, aber nicht deutlich abgesetzt; innere Mikropylrosette aus 10 bis 12 unterschiedlich großen, keilförmigen Elementen von bis zu fünf unregelmäßigen Blattkränzen aus penta- oder hexagonalen Waben umgeben, die peripher in den Wandbereich übergehen; Einzelelemente durch Grate getrennt.

Wandbereich: Glatte Oberfläche mit unregelmäßig angeordneten, kleinlumigen ($d = 2\mu\text{m}$) Poren; keine weiteren Strukturen erkennbar (vgl. Igarashi, 1979: plate 51).

Princeps xuthus (Linnaeus, 1767)

Seitenansicht rund mit leicht abgeflachter Unterseite; Oberfläche nicht skulpturiert.

Eipol: Mikropylarfeld nicht eingesenkt, vom umgebenden Wandbereich verschieden, jedoch nicht deutlich abgegrenzt; innere Mikropylrosette aus 10 keilförmigen Elementen verschiedener Größe von vier bis fünf unregelmäßigen Blattkränzen aus wabenförmigen Elementen umgeben, mit einem fließenden Übergang in den Wandbereich; Einzelelemente durch Grate getrennt.

Wandbereich: Glatte, leicht aufgerauhte Oberfläche ohne Skulpturierung (vgl. Igarashi, 1979: plate 119).

Diskussion

Bei einer vergleichenden Betrachtung der Befunde fällt unmittelbar auf, daß die Oberfläche der Eier aller *Parnassius*-Arten skulpturiert ist, während die Eier der anderen untersuchten Gattungen der Parnassiinae, ebenso wie die der übrigen Papilionidae (siehe Igarashi, 1979), eine weitgehend glatte Oberfläche besitzen. Dieser Mangel an Skulpturierung erschwert eine Artdiagnose nach den Eiern demnach bei allen Parnassiinae mit Ausnahme der Gattung *Parnassius*. Neben der ausgeprägten Oberflächenstrukturierung zeichnen sich *Parnassius*-Eier gegenüber anderen Papilionideneiern durch ein dickeres Chorion aus, wie ein Vergleich von Schalenquerschnitten zeigt (vgl. Abb. 50-55): Während bei *Atrophaneura alcinous*, einem Vertreter der Papilioninae, die gesamte Eischale im seitlichen Wandbereich etwa $3,5\mu\text{m}$ stark ist, mißt ein vergleichbarer Schalenquerschnitt bei *Parnassius delphius*, einer Art mit relativ fein skulpturierter Oberfläche, zwischen $6,5$ und $10\mu\text{m}$ und bei *P. apollo*, einer Art mit noch stärker skulpturierter Eischale, sogar zwischen 30 und $62\mu\text{m}$. Die Verstärkung des Chorion wird bei *Parnassius* offenbar nur durch Verdickung des äußeren Schalenbereiches erreicht. Wie eine transmissionselektronenoptische Untersuchung eines Eies von *P. mnemosyne* zeigte, ist von den drei, bei den meisten ditrysischen Lepidopteren zu unterscheidenden Chorionschichten (Fehrenbach et al., 1987: 215-216; Hinton, 1981: 716), nur die äußere, lamelläre Schicht (C3) erweitert und von zusätzlichen Hohlräumen durchzogen; die beiden inneren Schichten (C1 und C2) sind dagegen in Struktur und Mächtigkeit durchschnittlich

ausgebildet sind (H. Fehrenbach, pers. Mitteilung; Tanaka, 1990; siehe Abb. 49).

In Verbindung mit der Oberflächenskulpturierung verleiht die Verdickung des äußeren Schalenbereiches der Eischale größere mechanische Stabilität, was bereits beim Hantieren mit *Parnassius*-Eiern im Vergleich zu druckempfindlicheren Eiern anderer Papilioniden bemerkbar ist. Ein möglicher Anpassungswert der Verstärkung der Eischale ist im Zusammenhang mit dem Diapausemodus der Gattung *Parnassius* zu sehen, deren Vertreter als fertig entwickelte Raupen (L1) im Schutz der Eischale überwintern (Edwards, 1872: 25-26; Häuser et al., 1985: 10). *Parnassius*-Arten besiedeln zudem arktisch-alpine Lebensräume mit extremen Klimabedingungen und langer Winterruhe. Eine Diapause während des ersten Larvenstadiums bzw. ein Verbleiben der Jungraupen in der Eischale ist von anderen Papilioniden nicht bekannt (Igarashi, 1984). In phylogenetischer Sicht läßt sich diese Situation am ehesten als abgeleiteter Zustand deuten, womit die mit diesem Diapausemodus wohl funktionell korrelierte Verdickung der äußeren Chorionschicht, in Verbindung mit einer Skulpturierung der Eioberfläche, als Autapomorphie der Gattung *Parnassius* angesehen werden kann. Für die Abgrenzung der allgemein als Monophylum betrachteten Unterfamilie Parnassiinae (Hancock, 1983; Hiura, 1980; Miller, 1987: 379) liefert die Ausbildung der Eischale jedoch keine zusätzlichen Merkmale. Auch lassen sich anhand der gefundenen Unterschiede keine der verschiedenen vorliegenden Hypothesen über die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Gattungen (vgl. Ford, 1944; Hancock, 1983; Hiura, 1980) bestätigen oder widerlegen.

Innerhalb der Gattung *Parnassius* differieren die Arten bezüglich der Ausbildung mehrerer Eischalenmerkmale, so daß hiernach eine Untergliederung vorgenommen werden kann. Die Verwendbarkeit der verfügbaren Merkmale ist jedoch beschränkt, da ihre Variationsbreiten unterschiedliche Grenzen aufweisen. Während die Eiform und die Skulpturierung der Oberfläche weitgehend artspezifisch gestaltet sind, variiert die Ausbildung des Mikropylarfeldes bei *Parnassius* auch innerartlich, besonders hinsichtlich der Anzahl der Elemente der Blattkränze. Wenn eine Einteilung nur nach der Eiform vorgenommen wird, so lassen sich zunächst durch ihre halbkugelig gestalteten Eier die Arten *P. ariadne*, *P. glacialis*, *P. hardwickii*, *P. mnemosyne*, *P. nordmanni* und *P. stubbendorffii* von den übrigen Arten abgrenzen, deren Eier eine ovale Gestalt besitzen. Tritt als weiteres Kriterium die Stärke und Form der Oberflächenskulpturierung hinzu, so weicht *P. hardwickii* deutlich von den anderen aufgeführten Arten ab, die alle eine von trichterförmigen Vertiefungen überzogene, netzförmige Chorionoberfläche aufweisen. Unter den Arten mit oval geformten Eiern bilden *P. actius*, *P. apollo*, *P. apollonius*, *P. epaphus*, *P. honrathi*, *P. jacquemontii*, *P. nomion*, *P. phoebus* und *P. tianschanicus* aufgrund der stark skulpturierten, pflastersteinartigen Oberfläche eine gut abgrenzbare Gruppe, in der *P. apollonius* durch eine eigenartig Vertiefung um das Mikropylarfeld besonders auffällt (siehe Abb. 3). Die bisher ungenannten Arten besitzen alle vergleichsweise schwach skulpturierte Eischalen, die sich weniger eindeutig gruppieren lassen; von den untersuchten Arten stehen sich *P. acdestis*, *P. delphius* und *P. maximinus* durch eine von unregelmäßige Furchen überzogene, runzelige Oberfläche nahe.

Die mit Hilfe der Eischalenmerkmale erhaltenen Gruppierungen bestätigen weitgehend die bereits in der Literatur vorliegenden, jedoch nach anderen Merkmalen vorgenommenen Unterteilungen der Gattung *Parnassius* (siehe Ackery, 1975; Bryk, 1935; Elwes, 1886; Hering, 1932; Moore, 1902; Munroe, 1961; Sokolov, 1929). Alle Autoren unterscheiden eine 'apollo'-Artengruppe, der außer allen oben, um *P. apollo*

Tabelle 1. Verzeichnis der untersuchten Arten; n = Anzahl vermessener Eier; d = Eidurchmesser (Mittelwert) in mm; h = Eihöhe (Mittelwert) in mm.

Art	Herkunft	n	d	h
<i>H. helios</i>	Uzbekistan, Syrdarya, Chinaz	8	0,82	0,75
<i>A. apollinus</i>	Türkei, Icel, 40 km NW Silifke	7	0,84	0,78
<i>P. apollonius</i>	Uzbekistan, W. Tien-shan, Karzhantau mts.	5	1,94	1,29
<i>P. honrathi</i>	Tadzhikistan, W. Pamir, Chorog	2	1,67	1,27
<i>P. actius</i>	Kirghizia, Tien-shan, Baidulla mts.	1	1,51	0,85
<i>P. phoebus</i>	Kanada, Alberta, Plateau Mt., W Nanton	6	1,18	0,86
	Rußland, Altai, Shebalino	5	1,30	0,88
<i>P. jacquemontii</i>	Tadzhikistan, W. Pamir, Chorog	1	1,36	0,90
<i>P. epaphus</i>	China, Gansu, 150 km SW Lanzhou, Xiahe (Labrang)	5	1,30	0,86
<i>P. tianschanicus</i>	Kirghizia, Tien-shan, Baidulla mts.	5	1,38	0,97
<i>P. nomion</i>	Mongolei, 90 km N Ulan-Bator, Tshetshag	-		
<i>P. apollo</i>	Italien, Friuli - Venezia Giulia, Monte Simeone	5	1,50	1,02
<i>P. mnemosyne</i>	Schweiz, Wallis, Lötschental, Ferden	3	1,46	1,16
	Uzbekistan, W. Tien-shan, Karzhantau mts.	5	1,46	1,24
<i>P. stubbendorffii</i>	China, Gansu, 150 km SW Lanzhou, Xiahe (Labrang)	5	1,16	0,93
<i>P. glacialis</i>	Japan, Honshu, Nagano	4	1,46	0,95
<i>P. nordmanni</i>	Rußland, Kaukasus, Teberda	1	1,64	1,00
<i>P. ariadne</i>	Rußland, Altai, Shebalino	4	1,32	1,06
<i>P. hardwickii</i>	Indien, Kaschmir, Zoji-La	10	1,00	0,82
<i>P. szechenyii</i>	China, Qinghai, N Xining	5	1,01	0,84
<i>P. acco</i>	China, Tibet, N Lhasa	5	1,14	0,86
<i>P. acdestis</i>	Indien, Kaschmir, Ladakh, Kongmaru-La	10	1,18	0,89
<i>P. delphius</i>	Kirghizia, Tien-shan, Baidulla mts.	5	1,10	0,74
<i>P. maximinus</i>	Uzbekistan, W. Tien-shan, Karzhantau mts.	5	1,24	0,88
<i>P. stoliczkanus</i>	Indien, Kaschmir, Ladakh, Fatu-La	-		
<i>P. imperator</i>	China, Qinghai, N Gonghe	5	1,23	0,86
<i>P. autocrator</i>	Afghanistan, Badakhshan, Kwaja-Muhammad mts., Yamak-Tal; Tadzhikistan, Pamir, Sarez	5	1,21	0,87
<i>P. loxias</i>	Kirghizia, E. Tien-shan, Kaindy mts.	2	1,21	0,84
<i>P. simo</i>	Tadzhikistan, S.E. Pamir, Wakhan mts.	1	1,20	0,95
<i>P. simonius</i>	Tadzhikistan, N.E. Pamir, Zaalaiski mts.	3	1,28	0,93
<i>Z. polyxena</i>	Slovakei, Slovensko	-		
<i>A. cerisyi</i>	Bulgarien, Burgas, Cernomorec	5	0,86	0,72
<i>L. puziloi</i>	Japan, Honshu, Aomori, Moya-toge	-		
<i>A. alcinous</i>	Japan, Honshu, Gifu	5	1,45	1,41
<i>P. xuthus</i>	Japan, Honshu, Tokyo	-		

genannten Arten noch *P. bremeri* Bremer, 1864 angehört, sowie eine '*mnemosyne*'-Gruppe, die mitunter als eigene Gattung bzw. Untergattung abgetrennt wurde (Sokolov, 1929) und der neben den hier untersuchten Arten noch *P. clodius* Ménétériés, 1855 und *P. eversmanni* Ménétériés, 1855 zugerechnet werden (Ackery, 1975; Bryk, 1935). Eine weitere Artengruppe wird nach *P. delphius* benannt, der neben *P. acdestis*, *P. maximinus* und *P. stoliczkanus* noch *P. cardinal* Grumm-Grshimailo, 1887, *P. patri-*

cius Niepelt, 1911, *P. staudingeri* Bang-Haas, 1882 und *P. stenosemus* Honrath, 1890 als Arten angehören (Bryk, 1935; Kreuzberg, 1985). Bryk (1935: 550), sowie später Eisner (1976: 228ff.), vereinen mit dieser, bei ihnen als Gattung *Koramius* Moore, 1902 aufgeführten Artengruppe auch *P. szechenyii*, der jedoch sowohl nach Imaginal- (siehe Hering, 1932: 295ff.; Munroe, 1961: 11), wie nach Eischalenmerkmalen hiervon sicher abzugrenzen ist. Ebenso bestätigt die Ausbildung des Chorion bei *P. hardwickii* die isolierte Stellung dieser Art, die Bryk (1935: 538) in eine separate Gattung (*Lingamius*) stellte.

Obwohl die genannten Artengruppen vermutlich Monophyla darstellen, lassen sich diese mit Hilfe der beschriebenen Eischalenmerkmale nicht zweifelsfrei begründen, da eine eindeutige phylogenetische Bewertung der vorliegenden Merkmalszustände Schwierigkeiten bereitet. Wenn eine oberflächliche Skulpturierung des Chorion eine Neuerwerbung der Gattung *Parnassius* darstellt, erscheint es folgerichtig, eine stark ausgebildete gegenüber einer schwach ausgeprägten Skulpturierung als relativ abgeleiteten Merkmalszustand zu deuten. Wegen der bestehenden Unterschiede ist jedoch zu bezweifeln, ob die starke Skulpturierung in der 'apollo'-Gruppe und in der 'mnemosyne'-Gruppe eine Synapomorphie zur Begründung eines Schwestergruppenverhältnisses darstellt, wie dies von Hancock (1983: 9) aufgrund anderer Merkmale angenommen wird. Eine parallele Weiterentwicklung einer plesiomorph schwach ausgebildeten Skulpturierung in beiden Gruppen erscheint uns als ebenso wahrscheinliche Möglichkeit (vgl. Regenfuss, 1975), wonach es innerhalb der Gattung *Parnassius* zweimal unabhängig zur Ausbildung einer stark skulpturierten Chorionoberfläche gekommen wäre. Auch ist es gegenwärtig nicht möglich, einen plesiomorphen Ausgangszustand unter den verschiedenen, schwach skulpturierten Oberflächenformen zu identifizieren, so daß eine Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Artengruppen auf der Basis der Eischalenmerkmale vorerst unterbleiben muß. Für die hierzu erforderliche Homologisierung einzelner Chorionstrukturen sind zuvor weitere Untersuchungen nötig, vor allem zur Klärung des Feinbaues der äußeren Chorionschichten und ihrer Entstehung. Ebenso muß künftigen Studien vorbehalten bleiben, inwieweit die hier zur Abgrenzung von Artengruppen benutzten Merkmale auch verlässlichen diagnostischen Wert zur Trennung nah verwandter Arten innerhalb dieser Gruppen besitzen.

Danksagung

Zur Durchführung der vorliegenden Untersuchung sind wir für die Überlassung von Tieren bzw. Eiern den folgenden Personen dankbar: P.R. Ackery (British Museum, Natural History; London), Dr W. Eckweiler (Frankfurt/Main), Dr R. de Jong (Nationaal Natuurhistorisch Museum; Leiden), Dr K. Matsumoto (Faculty of Agriculture, University of Tokyo), Dr A. Mochizuki (Faculty of Agriculture, University of Tokyo), Prof. Dr K. Rose (Mainz), Dr F. Sperling (Division of Biological Sciences, Cornell University; Ithaca, New York) und J.-C. Weiss (Metz). Besonderen Dank schulden wir Dr H. Fehrenbach (Zoologisches Institut, Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg), der uns in großzügiger Weise eigene Untersuchungsergebnisse überließ und eine Abbildung zur Verfügung stellte, R. Feist (Fakultät für Biologie, Universität Bielefeld) für die Anfertigung der Bildtafeln und vielfache praktische Hilfe, sowie Prof. Dr G. Osche (Zoologisches Institut, Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg) für eine kritische Durchsicht des Manuskripts und anregende Diskussionen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für finanzielle Unterstützung.

Literaturverzeichnis

- Ackery, P.R., 1975. A guide to the genera and species of the Parnassiinae (Lepidoptera: Papilionidae).—Bull. Br. Mus. nat. Hist., Entomology 31: 71-105.
- Bryk, F., 1934. Baroniidae, Teinopalpidae, Parnassiidae pars I. In: Schulze, F.E. et al. (eds): Das Tierreich. 64. Lieferung: XXIII, 129 pp.—Berlin.
- Bryk, F., 1935. Parnassiidae pars II (Subfam. Parnassiinae). In: Schulze, F.E. et al. (eds): Das Tierreich. 65. Lieferung: LI, 780 pp.—Berlin.
- Döring, E., 1955. Zur Morphologie der Schmetterlingseier: 1-154, Tafel I.-LXI.—Berlin.
- Downey, J.C. & Allyn, A.C., 1981. Chorionic Sculpturing in Eggs of Lycaenidae. Part I.—Bull. Allyn Mus. 61: 1-29.
- Eisner, C., 1976. Parnassiana nova XLIX. Die Arten und Unterarten der Parnassiidae (Lepidoptera) (Zweiter Teil).—Zool. Verh. Leiden 146: 99-266.
- Edwards, W.H., 1872. The Butterflies of North America. Vol. I, part 10.—Philadelphia.
- Edwards, W.H., 1895. The Butterflies of North America. Vol. III, part 16.—Boston.
- Elwes, H.J., 1886. On Butterflies of the Genus *Parnassius*.—Proc. zool. Soc. Lond. 1886: 6-53.
- Fehrenbach, H., Dittrich, V. & Zissler, D., 1987. Eggshell fine structure of three Lepidopteran pests: *Cydia pomonella* (L.) (Tortricidae), *Heliothis virescens* (Fabr.), and *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Noctuidae).—Int. J. Insect Morph. Embryol. 16: 201-219.
- Ford, E.B., 1944. Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera, with reference to their bearing on systematics. 4. The classification of the Papilionidae.—Trans. R. ent. Soc. Lond. 94: 201-223.
- Häuser, C.J., Naumann, C.M. & Tremewan, W.G., 1985. On the biology of *Parnassius charltonius* Gray, 1852 (Lepidoptera: Papilionidae).—Entomologist's Gaz. 36: 5-13.
- Hancock, D.L., 1983. Classification of the Papilionidae (Lepidoptera): a phylogenetic approach.—Smithersia 2: 1-48.
- Hering, M., 1932. Morphologische Untersuchungen in der Gattung *Parnassius* (Lepidopt.) als Beitrag zu einer Kritik am Begriff der Unterart.—Mitt. zool. Mus. Berl. 18: 273-317.
- Hinton, H.E., 1981. Biology of Insect Eggs. Vol. I: xxiv, 473 pp.—Oxford.
- Hiura, I., 1980. A phylogeny of the genera of Parnassiinae based on analysis of wing pattern, with description of a new genus (Lepidoptera: Papilionidae).—Bull. Osaka Mus. nat. Hist. 33: 71-95.
- Hudson, A., 1973. Biosystematics in the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae).—Can. Ent. 105: 1199-1209.
- Igarashi, S., 1979. Papilionidae and their early stages (auf japanisch). 2 Bände: 218 pp., 357 Tafeln.—Tokyo.
- Igarashi, S., 1984. The classification of the Papilionidae mainly based on the morphology of their immature stages.—Tyō to Ga 34: 41-96.
- Ishihara, T., 1950. Some notes on the eggs of three *Parnassius*-Butterflies.—Trans. Kansai ent. Soc. 15: 23-26.
- Kreuzberg, A.V.-A., 1983. *Parnassius* (s.lat.) *loxias tashkorensis* (Lepidoptera, Papilionidae) aus der UdSSR.—Acta Musei Reginaehradecensis S.A., Scientiae Naturales 18: 157-162.
- Kreuzberg, A.V.-A., 1985. Parusniki grupp *delphius*, *charltonius*, *simo* (Lepidoptera, Papilionidae) fauny SSSR. In: Ministerstva Kultury Uzbekskoj SSR (ed): Issledovajja flory i fauny srednej Azii: 25-68.—Taschkent.
- Miller, J.S., 1987. Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae).—Bull. Am. Mus. nat. Hist. 186: 365-512.
- Moore, F., 1902. Lepidoptera Indica. Volume V. Rhopalocera: Nymphalidae, Riodinidae, Papilionidae. vii: 248 pp.—London.
- Munroe, E., 1961. The Classification of the Papilionidae (Lepidoptera).—Can. Ent. Supplement 17: 1-51.
- Peigler, R.S. & Stephens, T.C., 1986. Comparison of Chorionic Ultrastructure in Eggs of *Attacus* and Allied Genera (Lepidoptera, Saturniidae).—Tyō to Ga 36: 133-139.
- Peterson, A., 1970. Eggs from miscellaneous species of Rhopalocera-Lepidoptera.—Fla. Ent. 53: 65-71.
- Peyron, J., 1909. Zur Morphologie der skandinavischen Schmetterlingseier.—K. svenska VetenskAkad. Handl. 44 (1): 1-304, Tafel 1-10.
- Regenfuss, H., 1975. Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommenung einer komplexen Struktur.—Z. zool. Syst. Evol. 13: 278-299.
- Salk, P., 1983. Neue Beobachtungen zur Biologie von *Parnassius nordmanni* Mén., subsp. *christophi* B.E.—Dt. ent. Z., N.F. 30: 239-241.
- Salkeld, E.H., 1975. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae) IV. Eggs of the subgenus *Euxoa* Hbn.—Can. Ent. 107: 1137-1152.

- Salkeld, E.H., 1976. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae) VII. Eggs of the subgenera *Chorizagrotis*, *Crassivesica*, *Longivesica*, *Orosagrotis*, and *Pleonectopoda*.— Can. Ent. 108: 1371-1385.
- Salkeld, E.H., 1977. Biosystematics of the genus *Euxoa* (Lepidoptera: Noctuidae) IX. Morphological and electrophoretic characteristics of the eggs of the "*declarata* group".— Can. Ent. 109: 1137-1144.
- Seitz, A., 1889. Ueber Schmetterlingseier.— Zool. Jb., Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 4: 485-492.
- Sokolov, G.N., 1929. Die Struktur des männlichen Kopulationsapparates bei der Gattung *Parnassius* Latr. (auf russisch).— Russk. ent. Obozr. 23: 60-71.
- Tanaka, M., 1990. Structure and Formation of the Chorion in *Parnassius glacialis* (Lepidoptera, Papilionidae).— Jap. J. Ent. 58: 464-474.
- Wagener, S., 1984. Struktur und Skulptur der Eihüllen einiger *Melanargia*-Arten (Lepidoptera, Satyridae).— Andrias 3: 73-96.
- Warnecke, G., 1935. Über das Ei von *Parnassius nordmanni* Mén.— Parnassiana, 3: 65-66.
- Watson, J., 1899. On *Calinaga*, the Single Genus of an aberrant Sub-Family of Butterflies.— Mem. Proc. Manchr. lit. and phil. Soc. 43 (11): 1-23.

Received: 31.vii.1989

Accepted: 30.ix.1989

Edited: E. Gittenberger

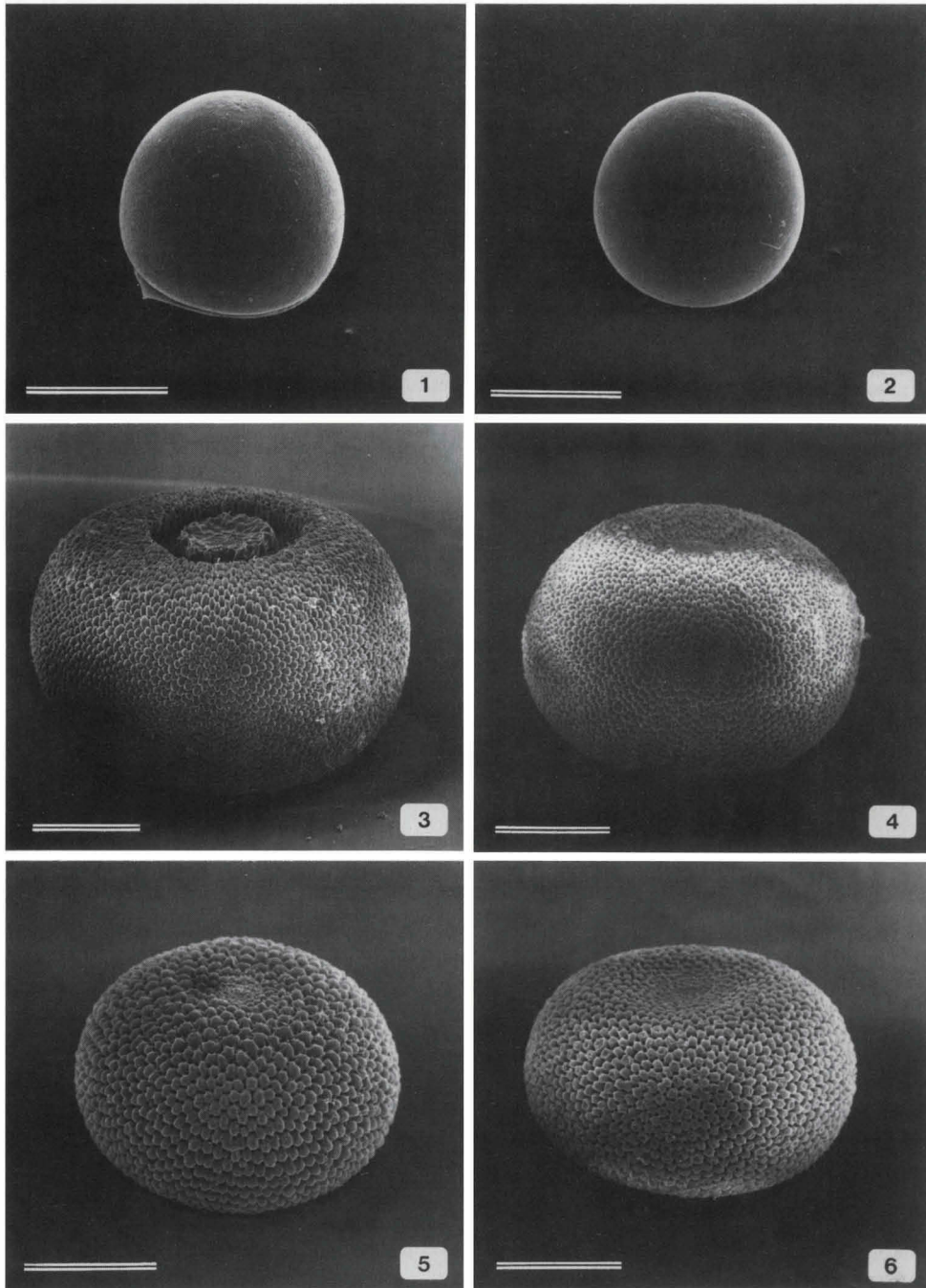


Abb. 1-6. Seitenansicht einzelner Eier, schräg von oben auf den Eipol (REM); Maßstab = 0,5 mm. 1, *H. helios*; 2, *A. apollinus*; 3, *P. apollonius*; 4, *P. honrathi*; 5, *P. phoebus*; 6, *P. jacquemontii*.

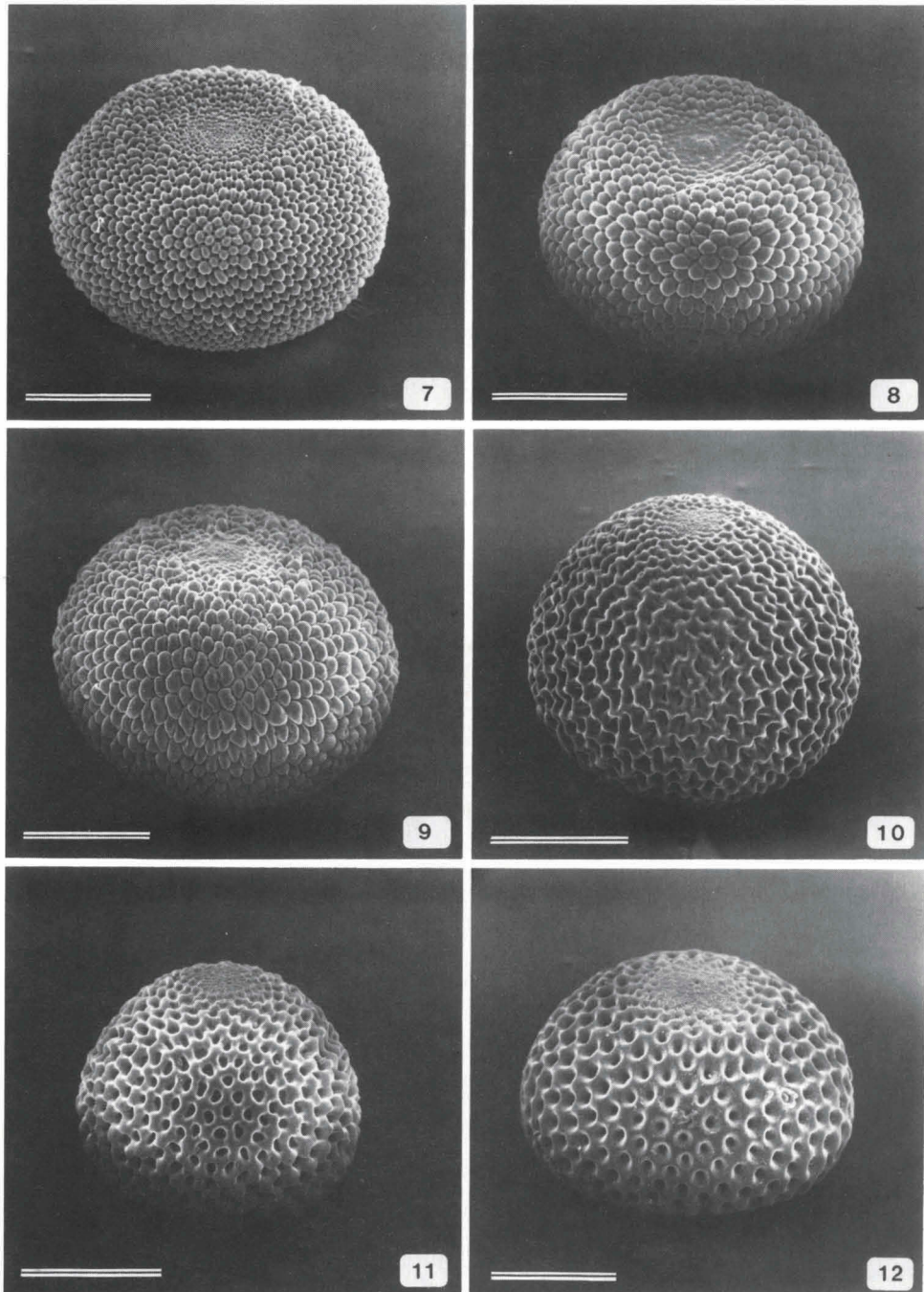


Abb. 7-12. Seitenansicht einzelner Eier, schräg von oben auf den Eipol (REM); Maßstab = 0,5 mm. 7, *P. tianschanicus*; 8, *P. nomion*; 9, *P. apollo*; 10, *P. mnemosyne*; 11, *P. stubbendorfii*; 12, *P. glacialis*.

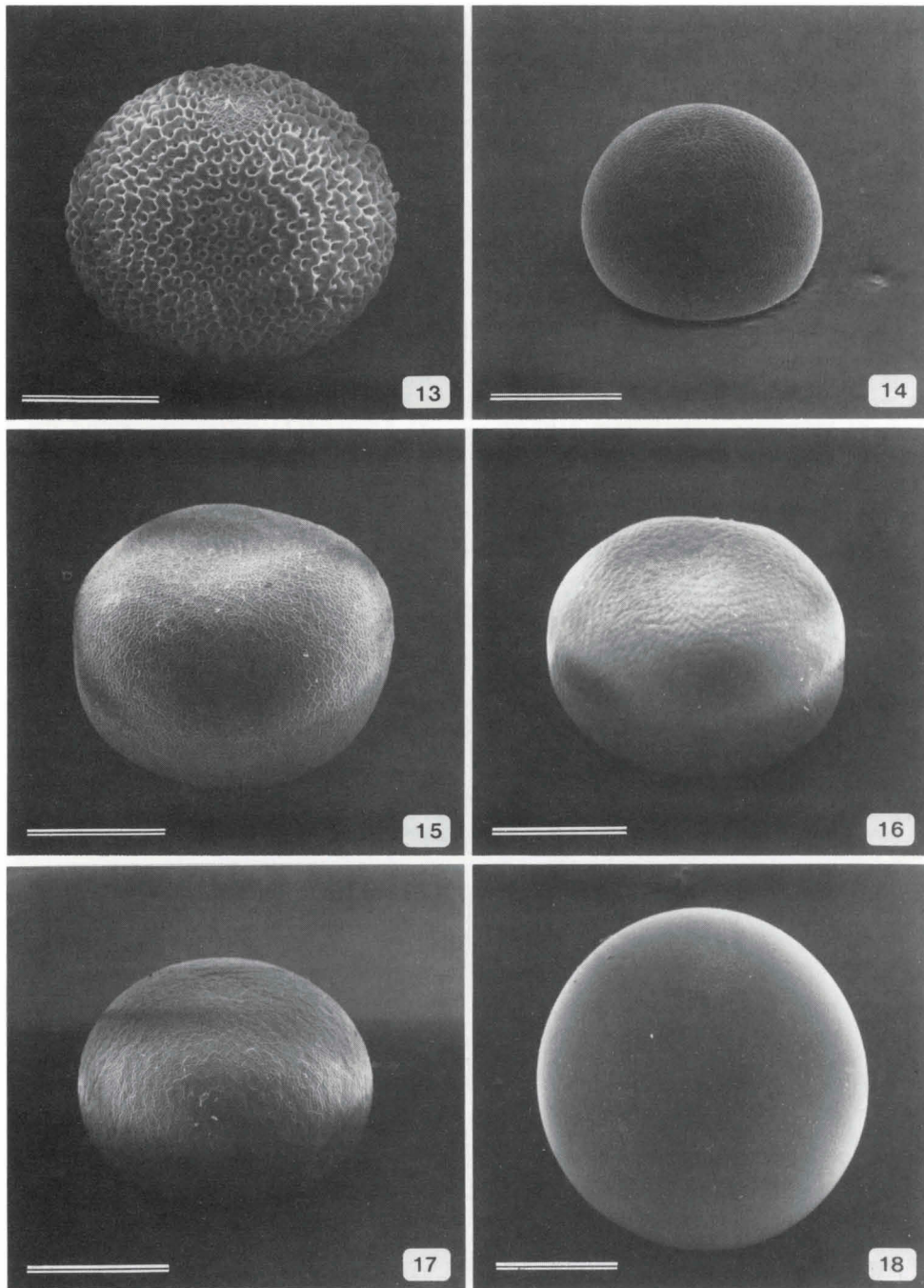


Abb. 13-18. Seitenansicht einzelner Eier, schräg von oben auf den Eipol (REM); Maßstab = 0,5 mm. 13, *P. ariadne*; 14, *P. hardwickii*; 15, *P. maximinus*; 16: *P. autocrator*; 17, *P. simo*; 18, *A. alcinous*.

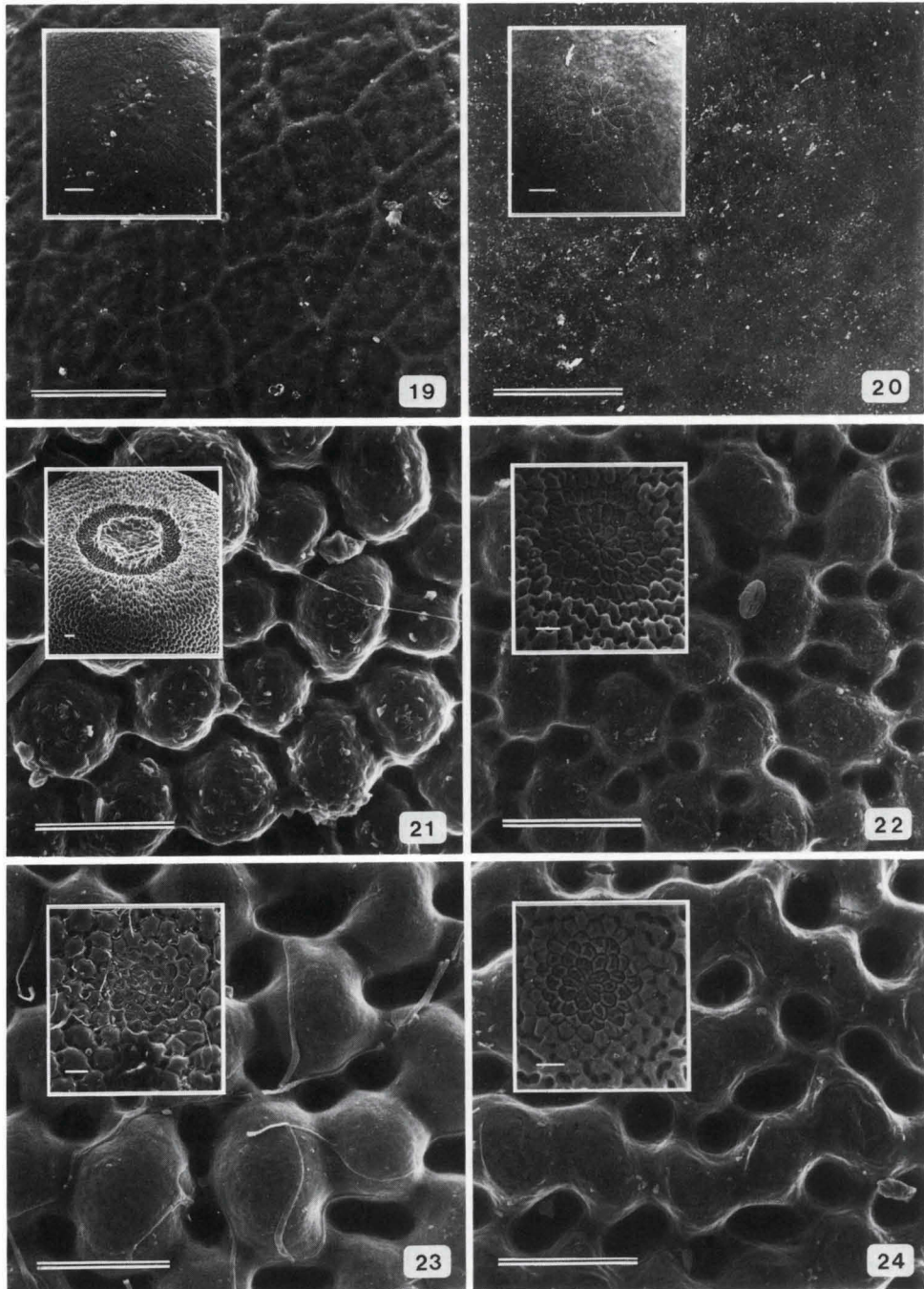


Abb. 19-24. Oberflächenstruktur der Eischale im seitlichen Wandbereich (Inset: Mikropylarfeld); Maßstab = 50 µm (REM). 19, *H. helios*; 20, *A. apollinus*; 21, *P. apollonius*; 22, *P. honrathi*; 23, *P. phoebus*; 24, *P. actius*.

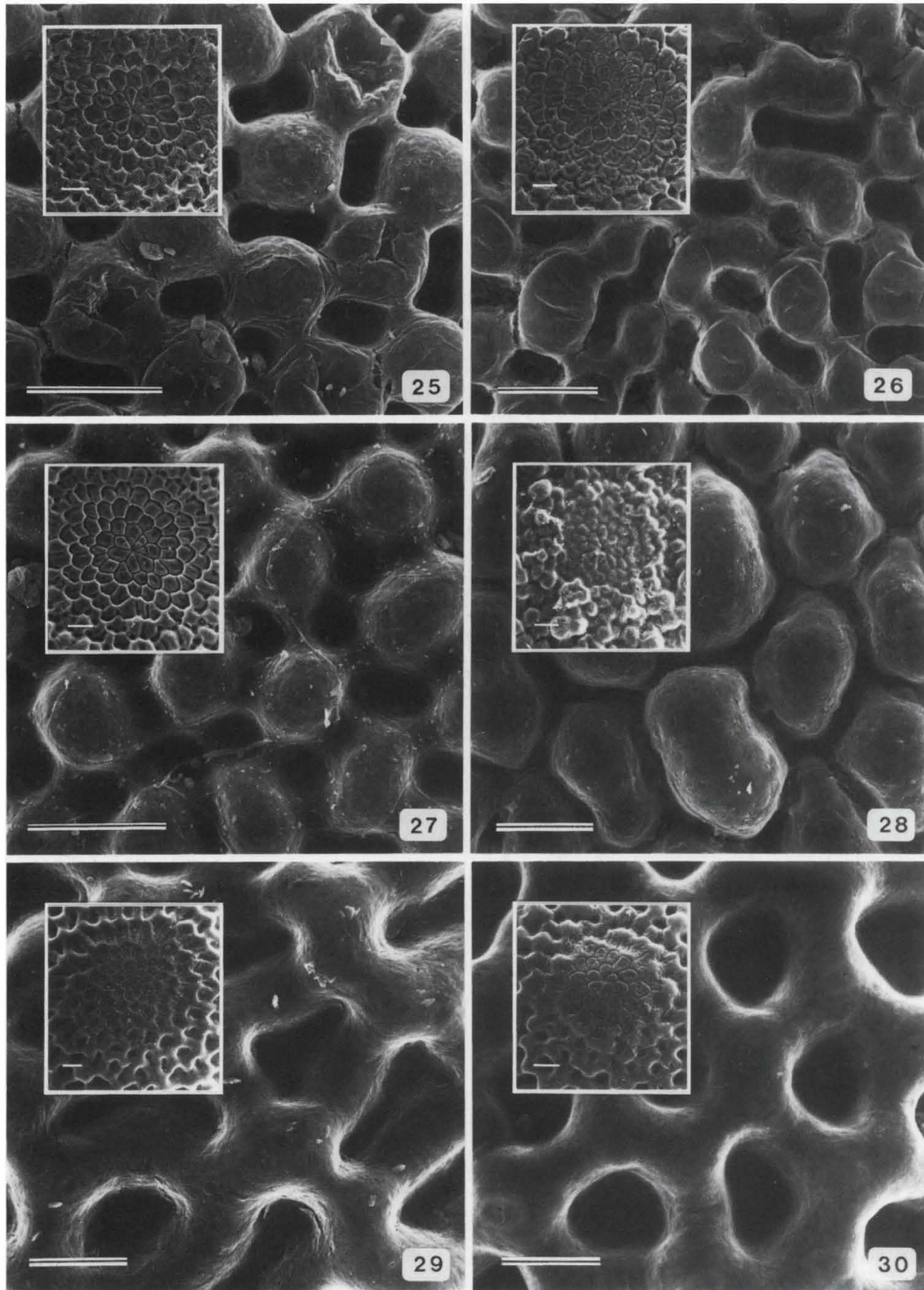


Abb. 25-30. Oberflächenstruktur der Eischale im seitlichen Wandbereich (Inset: Mikropylarfeld); Maßstab = 50 µm (REM). 25, *P. jacquemontii*; 26, *P. epaphus*; 27, *P. tianschanicus*; 28, *P. apollo*; 29, *P. mnemosyne*; 30, *P. stubbendorfii*.

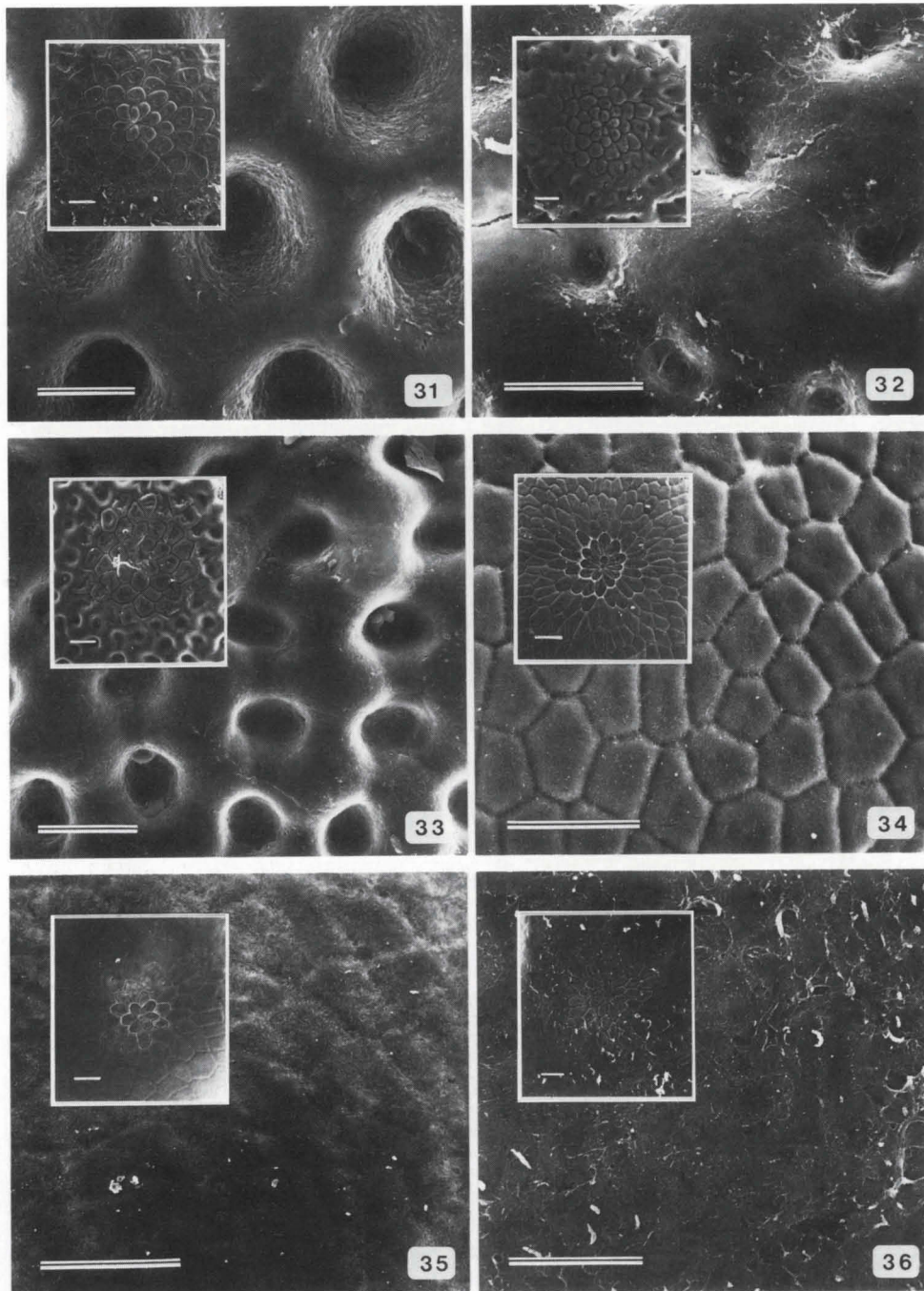


Abb. 31-36. Oberflächenstruktur der Eischale im seitlichen Wandbereich (Inset: Mikropylarfeld); Maßstab = 50 µm (REM). 31, *P. glacialis*; 32, *P. nordmanni*; 33, *P. ariadne*; 34, *P. hardwickii*; 35, *P. szechenyii*; 36, *P. acco*.

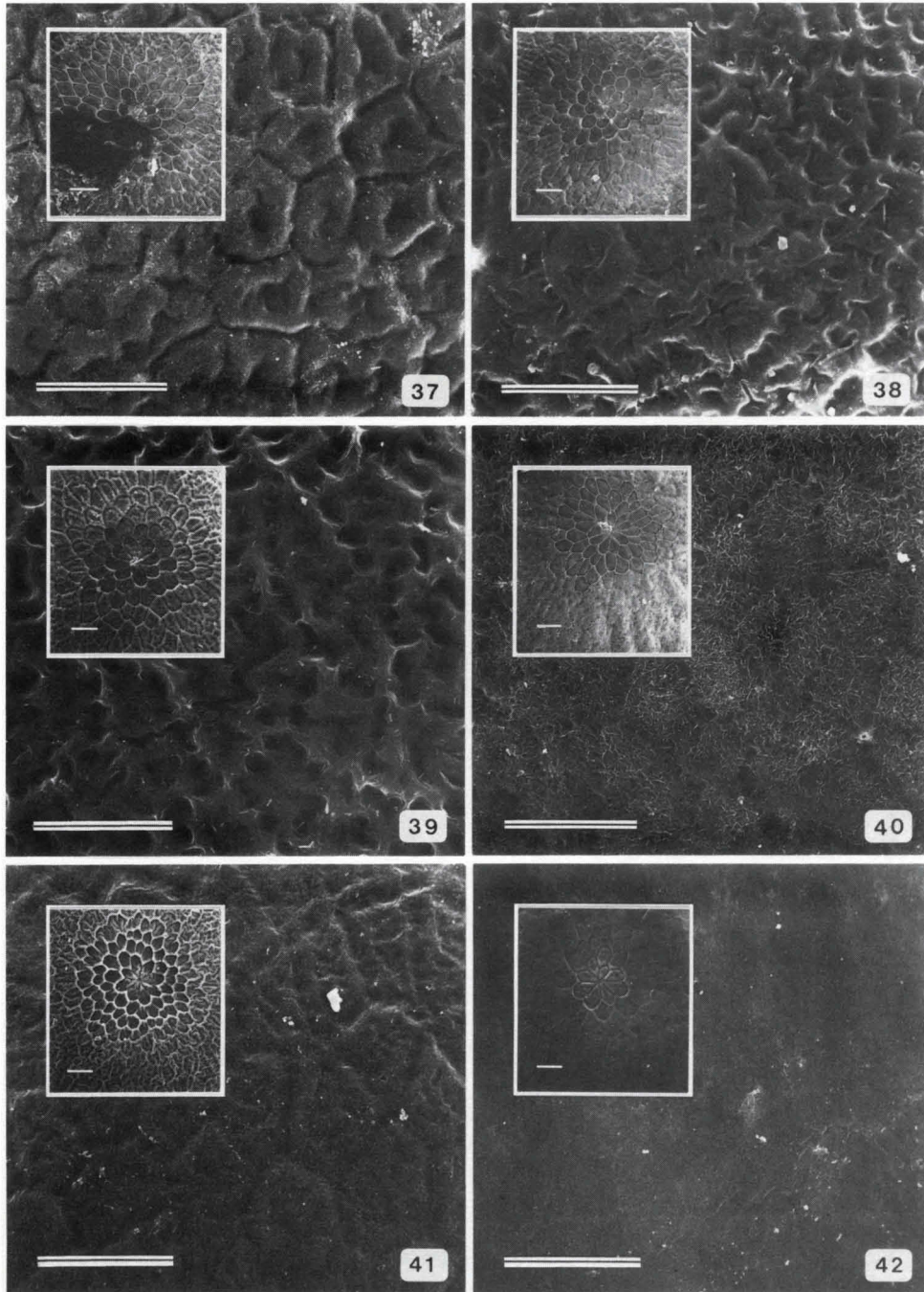


Abb. 37-42. Oberflächenstruktur der Eischale im seitlichen Wandbereich (Inset: Mikropylarfeld); Maßstab = 50 µm (REM). 37, *P. acdestis*; 38, *P. delphi*; 39, *P. maximinus*; 40, *P. stoliczkanus*; 41, *P. imperator*; 42, *P. autocrator*.

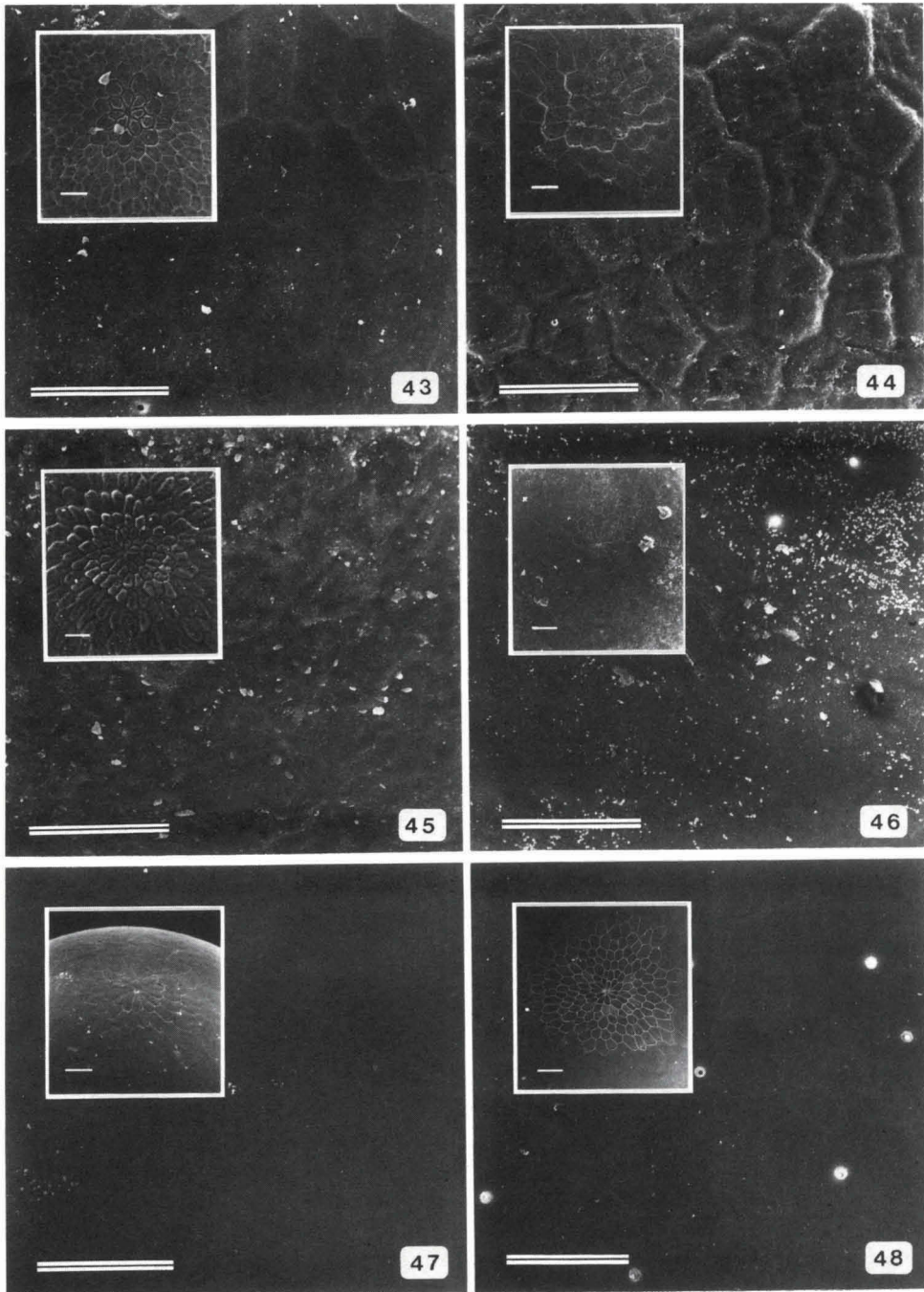


Abb. 43-48. Oberflächenstruktur der Eischale im seitlichen Wandbereich (Inset: Mikropylarfeld); Maßstab = 50 µm (REM). 43, *P. loxias*; 44, *P. simo*; 45, *P. simonius*; 46, *Z. polyxena* (Inset: *A. cerisyi*); 47, *L. puziloi*; 48, *A. alcinous*.

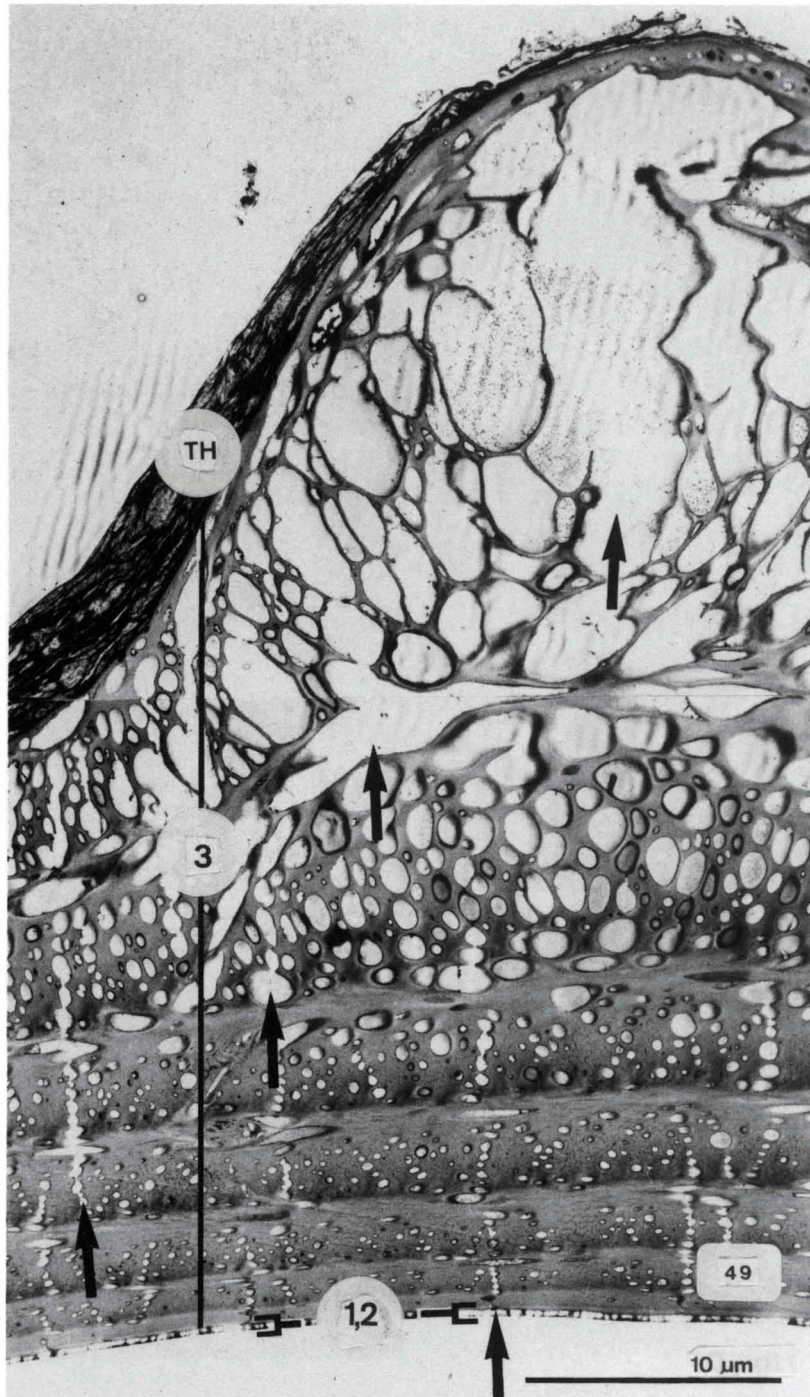


Abb. 49. *P. mnemosyne*, Querschnitt der Eischale (TEM, Aufnahme H. Fehrenbach). Außenseite im Bild oben; Chorion mit dünnen Schichten C-1 und C-2 (1,2), einer stark entwickelten, von einem Hohlraumssystem (Pfeile) durchzogenen Schicht C-3 (3), sowie einer tertiären Sekrethülle (TH).

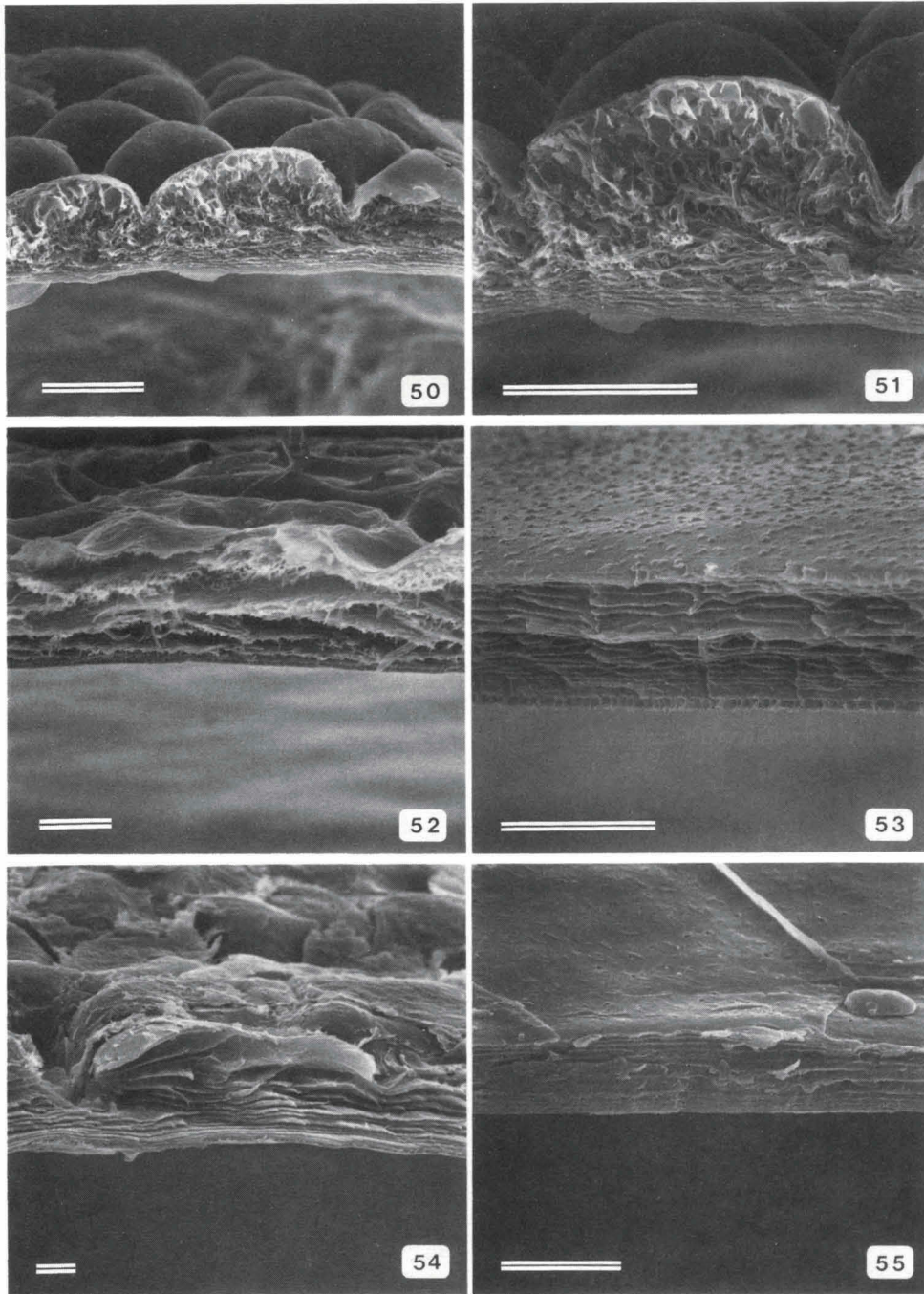


Abb. 50-55: Eischalenquerschnitte (REM). 50-53 im seitlichen Wandbereich; 54, 55 Mikropylarfeld. Maßstab = 50 µm (50, 51) bzw. = 5 µm (52-55); 50-51, 54, *P. apollo*; 52, *P. delphiuss*; 53, 55, *A. alcinous*.