

秦新民/著

蝶类线粒体基因组 及分子系统发育研究



 科学出版社



秦新民/著

蝶类线粒体基因组 及分子系统发育研究

科学出版社
北京

内 容 简 介

本书介绍了蝶类线粒体基因组特点、研究方法和蝶类的分子系统学研究进展。分别采用线粒体单个基因与核基因联合序列、线粒体全基因组序列、线粒体全基因组序列与核基因 Winglee 联合序列、线粒体全基因组序列与核基因 EF-1 α 联合序列等标记,通过构建 NJ、MP、ML 和 BI 系统发育树,探讨了蝶类的分子系统发育关系。

本书可供从事昆虫系统发育、昆虫保护生物学,以及昆虫多样性研究的科技工作者参阅。

图书在版编目(CIP)数据

蝶类线粒体基因组及分子系统发育研究/秦新民著. —北京:科学出版社, 2017.2

ISBN 978-7-03-051811-8

I. ①蝶… II. ①秦… III. ①蝶蛾科-线粒体-基因组-研究
②蝶蛾科-线粒体-系统发育-研究 IV. ①Q969.432.203

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 030916 号

责任编辑:郭勇斌 彭婧煜 欧晓娟/责任校对:杜子昂

责任印制:张 伟/封面设计:黄华斌

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 2 月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2017 年 2 月第一次印刷 印张:15

字数:287 000

定价:85.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

蝴蝶隶属动物界 (Animalia) 节肢动物门 (Arthropoda) 昆虫纲 (Insecta) 鳞翅目 (Lepidoptera) 锤角亚目 (Rhopalocera)。蝴蝶种类繁多, 目前全世界已记载的蝴蝶约有 17 000 多种, 而且每年还会发现许多新种。蝴蝶分布极广, 除南极、北极寒冷地带之外的地区都有分布, 大部分分布在美洲, 特别是在亚马孙河流域分布的种类最多。蝴蝶由于其体态窈窕、艳丽多姿, 有“虫国的佳丽”“大自然的舞姬”和“会飞的花朵”之称, 具有很高的观赏价值和经济价值。蝴蝶与人类生活也有直接的利害关系, 一些蝴蝶的幼虫是农业、林业、畜牧业的害虫, 例如, 稻弄蝶幼虫为害粮食作物, 豆粉蝶幼虫为害油料作物, 菜粉蝶幼虫为害蔬菜, 柑橘凤蝶幼虫为害果树, 蓝带青凤蝶幼虫为害樟树, 箭环蝶幼虫危害竹林, 虎凤蝶和亚凤蝶为害药用植物细辛和马兜铃, 等等。但在一般情况下, 蝶类幼虫由于个体小, 如果密度不大, 不会引发很大的灾害, 反而能在自然界的生态平衡中扮演重要角色。如蝴蝶的成虫在不同植株取食花蜜和花粉的同时起着传播花粉的媒介作用, 促进了有花植物异交授粉、受精。

关于蝶类系统分类研究起始于瑞典博物学家林奈 (Linner), 1735 年他对蝴蝶进行了分类研究, 将各种蝴蝶统归于凤蝶属 (*Popilio*), 但没有设科, 其分类方法也不完善。后来, 许多学者对蝴蝶进行了深入研究, 并在 19 世纪 70 年代初建立了世界蝴蝶的分类体系。近年来, 虽然蝶类的分类学和系统发育研究取得了很大的进展, 但也还存在不少问题。其原因是蝴蝶的分类方法很多, 如形态分类、数值分类、支序分类、遗传分类、超微形态分类等, 这些方法各有其特点和优劣。由于国内外昆虫学家研究方法不同, 对相同分类单元会提出不同的分类系统, 如将蝴蝶分为 2~4 个总科 5~17 科, 观点差异很大。因此, 该领域还有大量的工作有待深入研究。

鳞翅目昆虫的线粒体基因组通常为闭合环状双链 DNA, 大小约为 14~20 kb, 包含 13 个蛋白编码基因, 2 个核糖体 RNA 基因和 22 个转运 RNA 基因, 以及 1 个 A+T 富含区 (A+T-rich region), 又称控制区 (control region)。线粒体基因组上的基因结构非常紧凑, 通常没有内含子, 基因之间紧密相连, 间隔序列很少, 通常只有几个碱基, 且不少相邻基因存在碱基的重叠, 基因的顺序通常是非常保守的。

蝶类昆虫线粒体基因组与其他动物一样为母系遗传, 具有比核基因组更快的进化速率和碱基替代率。线粒体基因组结构简单, 遗传缺乏重组, 没有重复序列, 为蝶类物种的系统发育、分类鉴定及遗传学等研究提供了良好的标记, 现已被广泛用于研究昆虫系统发育、行为进化、种群遗传变异和分化, 以及难以从形态学角度

区分的亲缘种、种下分类单元的鉴定等方面。

近 30 年来,人们采用线粒体单基因、多基因联合序列、线粒体基因与核基因联合序列、线粒体全基因组序列等标记对蝶类总科的划分、科的设立、科内属间的分子系统发育关系等方面进行了大量的工作,并取得了明显的成果,为深入探讨蝶类的系统发育奠定了良好的基础。但由于目前完成线粒体基因组测定的蝶类物种不多、研究所涉及的物种数量和种类的不同、采用的基因标记不同,以及不同的构树方法等诸多原因,一些研究结果则大相径庭。然而,可以确信,随着分子系统学理论的不完善和技术的不断进步,以及和其他相关学科的交叉和渗透,它将必然成为探讨不同阶层生物类群起源、系统演化等强有力的手段之一。

本书在测定 10 种蝶类物种线粒体基因组序列的基础上,分别采用线粒体单个基因与核基因联合序列、线粒体全基因组序列、线粒体全基因组序列与核基因 Wingless 联合序列、线粒体全基因组序列与核基因 EF-1 α 联合序列等标记,通过构建 NJ、MP、ML 和 BI 系统发育树,探讨了蝶类的分子系统发育关系,为今后深入开展蝶类的分子系统研究提供参考。

本书的研究工作和出版得到“珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室(广西师范大学)”“广西珍稀濒危动物生态学重点实验室”和广西师范大学“2014 年广西高等学校优势特色专业建设——生物技术专业”项目的联合资助。

在本书的编写及出版过程中,科学出版社给予了大力的支持与帮助,在此表示衷心的感谢!本书在编写过程中参考引用了许多研究者的著作和文章,在此一并表示感谢!

鉴于作者的水平有限,书中难免存在不足和错误之处,敬请各位专家、同行批评指正!

由于篇幅有限,本书整理了 10 种蝴蝶的线粒体基因组全序列,有兴趣的读者可在科学文库中查询,详情扫描本页左下角二维码。

作者
2016 年 9 月



目 录

前言

第 1 章 蝴蝶的分类研究	1
1.1 国外蝶类分类研究	1
1.2 国内蝶类分类研究	3
参考文献	4
第 2 章 蝶类线粒体基因组	7
2.1 蝶类昆虫线粒体基因组	7
2.2 线粒体基因组的研究方法	9
2.2.1 基于物理分离的方法	9
2.2.2 基于常规 PCR 技术的方法	9
2.2.3 基于 LA-PCR 技术的方法	9
2.2.4 高通量测序技术	10
2.2.5 线粒体基因组数据的分析方法	10
2.3 蝶类线粒体基因组全序列测序进展	12
2.4 线粒体基因组在蝶类系统发育研究中的应用	17
2.4.1 16S rDNA 基因	18
2.4.2 Cytb 基因	19
2.4.3 COI 和 COII 基因	20
2.4.4 ND1 和 ND5 基因	22
2.4.5 线粒体基因组全序列	22
参考文献	25
第 3 章 蝶类的分子系统学研究	37
3.1 分子系统学的研究内容与方法	37
3.1.1 蛋白质水平标记	37
3.1.2 DNA 分子标记	38
3.1.3 DNA 序列分析	44
3.2 系统发育的推断方法——构建分析系统发育树	45
3.2.1 系统发育树	45
3.2.2 常用的系统发育树	45
3.3 蝶类分子系统学的研究进展	47
参考文献	54

第 4 章 材料与方法	62
4.1 材料	62
4.2 方法	62
4.2.1 DNA 提取	62
4.2.2 引物设计	63
4.2.3 PCR 扩增	63
4.2.4 序列的拼接和注释	64
4.3 序列分析及系统发育树的构建	64
4.3.1 序列比对	64
4.3.2 系统发育信号检测	65
4.3.3 系统发育树的构建	65
参考文献	66
第 5 章 10 种蝴蝶的线粒体基因组分析	68
5.1 玉斑凤蝶线粒体基因组	68
5.1.1 线粒体基因组全序列的结构与组成	68
5.1.2 基因间隔与重叠	70
5.1.3 碱基组成特征	70
5.1.4 蛋白质编码基因	71
5.1.5 核糖体 RNA 和转运 RNA	72
5.1.6 A+T 富含区	76
5.2 玉带凤蝶线粒体基因组	77
5.2.1 线粒体基因组全序列的结构与组成	77
5.2.2 基因间隔与重叠	79
5.2.3 碱基组成特征	79
5.2.4 蛋白质编码基因	80
5.2.5 核糖体 RNA 及转运 RNA	81
5.2.6 A+T 富含区	86
5.3 碧凤蝶线粒体基因组	86
5.3.1 线粒体基因组全序列的结构与组成	86
5.3.2 基因间隔与重叠	88
5.3.3 碱基组成特征	88
5.3.4 蛋白质编码基因	89
5.3.5 核糖体 RNA 和转运 RNA	90
5.3.6 A+T 富含区	94
5.4 金斑喙凤蝶 (广西亚种) 线粒体基因组	95

5.4.1	线粒体基因组全序列的结构与组成	95
5.4.2	基因间隔与重叠	97
5.4.3	碱基组成特征	97
5.4.4	蛋白质编码基因	97
5.4.5	核糖体 RNA 和转运 RNA	97
5.4.6	A+T 富含区	101
5.5	燕凤蝶线粒体基因组	102
5.5.1	线粒体基因组全序列的结构与特征	102
5.5.2	基因间隔与重叠	104
5.5.3	碱基组成特征	104
5.5.4	蛋白质编码基因	104
5.5.5	核糖体 RNA 和转运 RNA	105
5.5.6	A+T 富含区	109
5.6	箭环蝶线粒体基因组	110
5.6.1	线粒体基因组全序列的结构与特征	110
5.6.2	基因间隔与重叠	112
5.6.3	碱基组成特征	112
5.6.4	蛋白质编码基因	113
5.6.5	核糖体 RNA 和转运 RNA	114
5.6.6	A+T 富含区	118
5.7	蓝点紫斑蝶线粒体基因组	119
5.7.1	线粒体基因组全序列的结构与组成	119
5.7.2	基因间隔与重叠	121
5.7.3	碱基组成特征	121
5.7.4	蛋白质编码基因	122
5.7.5	核糖体 RNA 和转运 RNA	124
5.7.6	A+T 富含区	128
5.8	枯叶蛱蝶线粒体基因组	129
5.8.1	线粒体全序列的结构与组成	129
5.8.2	基因间隔与重叠	131
5.8.3	碱基组成特征	131
5.8.4	蛋白质编码基因	131
5.8.5	核糖体 RNA 和转运 RNA	133
5.8.6	A+T 富含区	137
5.9	黄斑弄蝶线粒体基因组	140

5.9.1	线粒体基因组全序列的结构与组成	140
5.9.2	基因间隔与重叠	142
5.9.3	碱基组成特征	142
5.9.4	蛋白质编码基因	143
5.9.5	核糖体 RNA 及转运 RNA	144
5.9.6	A+T 富含区	148
5.10	青斑蝶线粒体基因组	149
5.10.1	线粒体基因组全序列的结构与组成	149
5.10.2	基因间隔与重叠	151
5.10.3	碱基组成与特征	151
5.10.4	蛋白质编码基因	152
5.10.5	核糖体 RNA 和转运 RNA	153
5.10.6	A+T 富含区	157
	参考文献	158
第 6 章	基于 16S rRNA 和 16S rRNA+Wingless 基因联合序列 蝶类的系统发育	162
6.1	材料与方法	163
6.1.1	材料	163
6.1.2	系统发育树的构建	164
6.2	结果与分析	165
6.2.1	基于 16S rRNA 序列构建的 NJ、MP 和 BI 系统发育树	165
6.2.2	基于 16S rRNA+Wingless 基因联合序列构建的 NJ、MP 和 BI 系统发育树	165
6.3	讨论	172
6.3.1	总科级分类单元的系统关系	172
6.3.2	科级分类单元的系统关系	172
6.3.3	不同数据集和构树方法间的差异	173
6.3.4	外群的选择	173
	参考文献	174
第 7 章	基于线粒体基因组全序列鳞翅目的系统发育分析	177
7.1	材料与方法	178
7.1.1	物种选取	178
7.1.2	系统发育树的构建	180
7.2	结果与分析	180
7.3	讨论	186

7.3.1 总科级分类单元的系统关系	186
7.3.2 科级分类单元的系统关系	186
参考文献	188
第 8 章 基于线粒体基因组全序列与核基因 EF-1α 序列的 蝶类系统发育分析	191
8.1 材料与方法	192
8.1.1 物种选取	192
8.1.2 数据分析及系统发育树的构建	193
8.2 结果与分析	194
8.3 讨论	208
8.3.1 科级分类单元的系统发育关系	208
8.3.2 不同数据集及构树方法的影响	208
参考文献	210
第 9 章 基于线粒体基因组全序列与无翅基因 (Wingless) 序列 蝶类的系统发育分析	212
9.1 材料与方法	213
9.1.1 物种的选取	213
9.1.2 系统发育树的构建	214
9.2 结果与分析	214
9.2.1 基于线粒体蛋白质编码基因核苷酸序列构建的 NJ、MP 和 BI 系统发育树	215
9.2.2 基于线粒体蛋白质编码基因+Wingless 基因的 核苷酸联合序列构建的 NJ、MP 和 BI 系统发育树	215
9.2.3 基于线粒体蛋白质编码基因的氨基酸序列构建的 NJ、MP 和 BI 系统发育树	215
9.2.4 基于线粒体蛋白质编码基因+Wingless 基因的 氨基酸联合序列构建的 NJ、MP 和 BI 系统发育树	216
9.3 讨论	222
9.3.1 总科级分类单元的系统关系	222
9.3.2 科级分类单元的系统关系	223
参考文献	224

第1章 蝴蝶的分类研究

蝴蝶隶属动物界 (Animalia) 节肢动物门 (Arthropoda) 昆虫纲 (Insecta) 鳞翅目 (Lepidoptera) 锤角亚目 (Rhopalocera)。蝴蝶种类繁多, 目前全世界已记载的蝴蝶约有 17 000 种, 其中在我国分布的有 12 科 369 属 1222 种 1851 亚种 (周尧, 2000), 而且每年还会发现许多新种。蝴蝶的分布极广, 除南极、北极寒冷地带之外的地区都有分布, 大部分分布在美洲, 特别是分布在亚马孙河流域的种类最多。蝴蝶由于其体态窈窕、艳丽多姿, 有“虫国的佳丽”“大自然的舞姬”和“会飞的花朵”之称, 具有很高的观赏价值和经济价值。

在长期的进化过程中, 蝴蝶与环境形成了相当密切的关系, 也与植物形成了共同进化的机制。同时, 蝴蝶与人类的生产生活息息相关, 如传播花粉、药用、食用、艺术创作等。由于蝶对环境很敏感, 能迅速反映当前的环境变化, 所以欧洲、美洲和我国的一些地区将蝴蝶纳入环境指示生物 (Ehrlich et al., 1987; Boggs et al., 2003; 邓合黎 等, 2012)。此外, 部分蝴蝶物种还是重要的农林业害虫, 如稻弄蝶、菜粉蝶、柑橘凤蝶、迁粉蝶等。

1.1 国外蝶类分类研究

关于蝶类的分类研究, 最早始于瑞典博物学家林奈 (Linner), 1735 年出版《自然系统》第一版时他将各种蝴蝶统归于凤蝶属 (*Popilio*), 但没有设科, 其分类方法也不完善 (寿建新, 2011)。后来, 许多学者对蝴蝶进行了深入的分类研究。目前, 世界研究蝴蝶分类系统最为全面的文献当属德国昆虫学家 Seitz 主编的《世界大鳞翅目》, 该书将全球蝴蝶按古北区、印澳区、美洲区和非洲区分卷出版, 而且每册均有原色图版, 为进一步研究蝴蝶的分类奠定了基础。1886 年, Müller 基于蝶类早期变态发育过程体形呈现的不同特征, 对蝶类进行了形态分类。Ehrlich (1958) 首次从发育学的角度重新划分了蝶类分类系统, 通过研究 300 多个蝶类物种每个时期个体发育特征, 构建了一个较为稳定的蝴蝶分类系统, 将蝶类分为弄蝶总科 (弄蝶科) 和凤蝶总科 (凤蝶科、粉蝶科、蛱蝶科、喙蝶科和灰蝶科)。1967 年, Ehrlich 等利用数值分析的方法, 提出了一个更加完善的蝴蝶表型分类方法。1984~1988 年, Ackery (1984, 1988) 也尝试通过各种性状与寄主植物间的关系定义蝴蝶的主要分类, 进一步完善蝶类的分类系统: 弄蝶总科 (弄蝶科) 和凤蝶总科 (凤蝶科、粉蝶科、蛱蝶科和灰蝶科)。Smart (1989) 从形态学出发, 将蝶类分为

2 总科 15 科, 即弄蝶总科(弄蝶科)和凤蝶总科(凤蝶科、粉蝶科、灰蝶科、喙蝶科、蛱蝶科、袖蝶科、珍蝶科、蛱蝶科、环蝶科、闪蝶科、大翅蝶科、眼蝶科、蛱蝶科和斑蝶科)。1991 年, Harvey 在前人研究成果的基础上提出了一个蝶类分类系统, 该分类系统把蝶类分成凤蝶总科和弄蝶总科两大总科。凤蝶总科包括了凤蝶科、灰蝶科、粉蝶科和蛱蝶科, 弄蝶总科仅含弄蝶科。Scoble (1992) 提出蝶类分为 3 总科 6 科的分类系统, 即喜蛾总科(喜蛾科), 弄蝶总科(弄蝶科), 凤蝶总科(凤蝶科、粉蝶科、蛱蝶科、灰蝶科)。Jong (1996) 也提出了与 Harvey 类似的蝴蝶分类系统, 将蝴蝶划分为 2 总科 5 科的分类系统, 即弄蝶总科(弄蝶科)和凤蝶总科(凤蝶科、粉蝶科、灰蝶科、蛱蝶科)。Heppner (1998) 将蝶类归为一个总科——凤蝶总科, 总科分为弄蝶型和凤蝶型, 下设 7 科, 即弄蝶科、凤蝶科、粉蝶科、灰蝶科、蛱蝶科、喙蝶科和蛱蝶科。d'Abrera (2001) 提出了 1 个与 Smart (1989) 类似的分类系统, 即将蝶类分为 14 科(不包括弄蝶总科)。由此可以看出目前国外昆虫学家对蝴蝶分类系统的观点差异很大, 其主要原因在于科和亚科的设立。如蛱蝶科(Nymphalidae)属凤蝶总科, 为蝶类中最大, 也是分类情况最为复杂的一个类群。全球有记录的蛱蝶种数约 7200 种, 分布于世界各大区系。由于蛱蝶科的形态极其丰富多样且生活史各不相同, 其主要分类群间的系统发育关系一直饱受争议(石庆会, 2015)。Ehrlich (1958) 在蛱蝶科内设立了 8 个亚科: 蛱蝶亚科(Nymphalinae)、眼蝶亚科(Satyrinae)、螯蛱蝶亚科(Charaxinae)、闪蛱蝶亚科(Apaturinae)、闪蝶亚科(Morphinae)、绢蛱蝶亚科(Calinaginae)、斑蝶亚科(Danainae)、珍蝶亚科(Acraeinae)。Scott (1984) 在 Ehrlich 系统的基础上增加蛱蝶亚科(Ithomiinae)把蛱蝶科分为了 9 亚科。Harvey (1991) 将蛱蝶科分为 13 个亚科, 分别是蛱蝶亚科(Nymphalinae)、眼蝶亚科(Satyrinae)、螯蛱蝶亚科(Charaxinae)、线蛱蝶亚科(Limenitidinae)、闪蛱蝶亚科(Apaturinae)、闪蝶亚科(Morphinae)、绢蛱蝶亚科(Calinaginae)、斑蝶亚科(Danainae)、釉蛱蝶亚科(Heliconiinae)、猫头鹰蝶亚科(Brassolinae)、蛱蛱蝶亚科(Ithomiinae)、喙蝶亚科(Libytheinae)和澳蛱蝶亚科(Tellervinae)。在随后的几年里, 该科各亚科的分类地位被不断修正, 目前国际上比较通用的 Ackery 等 (1999) 的 13 亚科分类体系, 包括釉蛱蝶亚科(Heliconiinae)、蛱蝶亚科(Nymphalinae)、线蛱蝶亚科(Limenitidinae)、螯蛱蝶亚科(Charaxinae)、闪蛱蝶亚科(Apaturinae)、眼蝶亚科(Satyrinae)、闪蝶亚科(Morphinae)、绢蛱蝶亚科(Calinaginae)、斑蝶亚科(Danainae)、丝蛱蝶亚科(Cyrestidinae)、秀蛱蝶亚科(Pseudergolinae)、喙蝶亚科(Libytheinae)和苾蛱蝶亚科(Biblidinae)(寿建新, 2014)。

喙蝶类的分类地位也存在争议。Ehrlich (1958)、Scott (1984)、Smart (1989)、Harvey (1991) 等认为喙蝶类应按独立的科级单元对待, 它和蛱蝶科是可相互区分的两个科。而 de Jong (1996)、Wahlberg 等 (2003)、Freitas 等 (2004) 认为喙蝶

类应按蛱蝶科下的亚科对待(寿建新, 2014)。此外, 蛱蝶类的分类地位也存在分歧。Ackery (1984)、de Jong (1996) 将蛱蝶类按灰蝶科下的亚科对待, 而 Heppner (1998) 将蛱蝶类按独立的科级单元对待。

1.2 国内蝶类分类研究

我国蝴蝶资源虽然丰富, 但其分类研究起步比其他昆虫类群要迟, 新中国成立前的研究工作多数是国外学者做的。如 1758 年林奈出版的《自然历史》第十版中记载有欧洲博物馆中收藏的中国蝴蝶 67 种, 随后 Fabricius 于 1775 年也记载了 17 种中国蝴蝶。最早专门研究中国蝴蝶的著作是 Donovan 于 1798 年出版的《中国之昆虫》, 记载了 44 种中国蝴蝶。1892~1894 年, 美国著名蝴蝶专家李奇 (Leech) 率领一支考察队顺长江而上, 一直到达我国四川西部的康定地区, 考察期间他们采集一批四川的蝴蝶。在他后来出版的《中国、日本、朝鲜的蝴蝶》专著中, 记载了中国蝴蝶近 600 种, 而且大部分来自四川。我国学者对蝴蝶的研究始于 20 世纪 30 年代, 王启虞等对我国浙江、川康、宁波及广东等地的蝴蝶种类进行了记述。乔国庆 (1943) 20 世纪 40 年代对甘肃蝴蝶资源进行了调查研究, 并撰写了《甘肃蝶类初步报告》。李传隆 (1958) 出版了《蝴蝶》一书, 并在 20 世纪 60~80 年代对中国蝴蝶的拉丁学名做了大量订正与新种描述工作。20 世纪 70 年代后期, 西北农学院植物保护系 (1978) 编写了《陕西经济昆虫图志 鳞翅目: 蝶类》。

20 世纪 90 年代, 我国蝴蝶的研究快速发展(寿建新, 2011)。在基础研究方面取得了许多重要成果。如 1992 年李传隆等编著出版了《中国蝶类图谱》, 该书记载了我国蝴蝶约 600 种。1994 年由著名昆虫学教授周尧主编、全国(包括香港、澳门、台湾地区)49 位蝴蝶研究工作者合编的《中国蝶类志》出版, 该书以大量彩色图版介绍了中国蝴蝶的种与亚种。1996 年白九维等出版了《中国珍稀与观赏蝴蝶》, 选集了珍稀名贵及观赏价值较高的 338 种蝴蝶, 并对每个种的国内外分布、生活习性、寄主植物方面进行简述。特别是《中国蝶类志》的出版带动了一批蝴蝶地方志的出版和蝶类的分类学研究。如顾茂林等 (1997) 出版了《海南岛蝴蝶》, 王直诚 (1999) 出版了《东北蝶类志》、黄人鑫等 (2000) 出版了《新疆蝴蝶》、武春生 (2001) 出版了《中国动物志 昆虫纲第二十五卷鳞翅目 凤蝶科》、黄邦侃 (2001) 出版了《福建昆虫志第四卷》、王敏等 (2002) 出版了《中国灰蝶志》、王治国 (2005) 出版了《中国蝴蝶名录 (鳞翅目: 蝶类)》、武春生 (2010) 出版了《中国动物志 第五十二卷 昆虫纲 鳞翅目 粉蝶科》。在此期间发表了一批新种、新记录种, 使我国的蝴蝶分类总数不断增加。周尧主编的《中国蝴蝶原色图鉴》1999 年出版, 以大量彩色图版介绍了 371 属 1200 多种中国蝴蝶, 这些著作大大丰富了中国蝴蝶区系的知识。特别是周尧 1998 年出版的《中

国蝴蝶分类与鉴定》和 1999 年出版的《中国蝶类志（修订版）》不仅详细记述了中国蝴蝶各亚科、族、属的特征，系统编制了中国蝴蝶亚科、族、属、种的检索表，而且对中国蝴蝶大多数属的代表种的翅脉及外生殖器进行了研究。这些成果标志着我国蝴蝶分类学研究已走向成熟。中国昆虫学者在参考国内外各种分类系统长处的基础上，创立的 4 总科蝴蝶分类系统（周尧，1994），首次将全世界的蝴蝶分为 17 个总科，中国的蝴蝶占 12 科。该系统将蝴蝶的形态特征、谱系关系和进化程度作为分类依据，符合蝴蝶自然进化规律，被誉为具有真理性和实用性相统一的蝴蝶分类系统（寿建新，2012，2014）。

此外，从 20 世纪 90 年代开始，我国的昆虫学家开始关注国外的蝴蝶分类工作。1999 年，吴云出版的《世界名蝶鉴赏》一书介绍了 150 多种外国名蝶（吴云，1999；寿建新，2011）。2000 年，寿建新、周尧出版了《中外蝴蝶邮票》一书，记载了世界各地有代表性的蝴蝶 4 总科 17 科 471 种（寿建新，周尧，2000；寿建新，2011）。2001 年，孙桂华主编了《世界蝴蝶博览》（孙桂华，2001）。2004 年，周尧、袁锋等出版了《世界名蝶鉴赏图谱》，全书收集了世界名蝶 17 科 346 属 968 种（周尧，袁锋，2004）。2005 年，寿建新、周尧又出版了《世界名蝶邮票鉴赏图谱》，记载了全世界名蝶 4 总科 17 科 1026 种，并统计了全球蝴蝶总数为 4 总科 17 科 19 639 种（寿建新，周尧，2005）。2006 年，寿建新、周尧等编写的《世界蝴蝶分类名录》，记载全球蝴蝶 4 总科 17 科 15 141 种，其中中国蝴蝶 4 总科 12 科 2153 种。该书吸取了国际众多蝴蝶分类学说，将世界蝴蝶分类系统和中文命名统一起来，完善了世界蝴蝶分类系统（寿建新 等，2006；寿建新，2011）。

经过几个世纪的努力，虽然人们在蝶类的分类研究方面取得了很大的成绩，但也还存在不少问题。其原因是蝴蝶的分类方法很多，如形态分类、数值分类、支序分类、遗传分类、超微形态分类等，这些方法各有其特点和优劣。由于国内外昆虫学家研究方法不同，对相同分类单元会提出不同的分类系统，如将蝴蝶分为 2~4 个总科 5~17 科，观点差异很大。因此，该领域还有大量的工作有待深入研究。

参 考 文 献

- 白九维，王效岳，陈小钰，1996. 中国珍稀与观赏蝴蝶[M]. 台北：淑馨出版社.
- 蔡邦华，1985. 昆虫分类学（下）[M]. 北京：科学出版社.
- 邓合黎，马琦，李爱民，2012. 重庆市蝶多样性环境健康指示作用和环境监测评价体系构建[J]. 生态学报，32(16): 5208-5218.
- 顾茂彬，陈佩珍，1997. 海南岛蝴蝶[M]. 北京：中国林业出版社：1-355.
- 黄邦侃，2001. 福建昆虫志第四卷[M]. 郑州：河南科技出版社：1-165.
- 黄人鑫，周红，2000. 新疆蝴蝶[M]. 乌鲁木齐：新疆科技卫生出版社：1-105.

- 李传隆, 1958. 蝴蝶[M]. 北京: 科学出版社.
- 李传隆, 朱宝云, 1992. 中国蝶类图谱[M]. 上海: 上海远东出版社, 1-186.
- 乔国庆, 1943. 甘肃蝶类初步报告[J]. 甘肃科学教育馆专刊, (3): 1-80.
- 石庆会, 2015. 蛱蝶科蝶类主要分类群的分子系统学和历史生物地理学分析[D]. 合肥: 安徽师范大学.
- 寿建新, 2010. 蝴蝶分类系统及最新数据[J]. 西安文理学院学报 (自然科学版), 13(3): 91-102.
- 寿建新, 2011. 蝴蝶分类综述及展望[J]. 西安文理学院学报 (自然科学版), 14(2): 19-25.
- 寿建新, 2012. 崭新蝴蝶分类之研究——中国蝴蝶研究最新成果[J]. 西安文理学院学报 (自然科学版), 15(4): 26-32.
- 寿建新, 2014. 国内外蝴蝶分类认识总结[J]. 西安文理学院学报 (自然科学版), 17(4): 21-27.
- 寿建新, 周尧, 2000. 中外蝴蝶邮票[M]. 西安: 陕西科学技术出版社: 1-319.
- 寿建新, 周尧, 2005. 世界名蝶邮票鉴赏图谱[M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 1-322.
- 寿建新, 周尧, 李宇飞, 2006. 世界蝴蝶分类名录[M]. 西安: 陕西科学技术出版社: 1-450.
- 孙桂华, 2001. 世界蝴蝶博览[M]. 天津: 天津人民美术出版社: 1-126.
- 王敏, 范晓凌, 2002. 中国灰蝶志[M]. 郑州: 河南科技出版社: 1-444.
- 王直诚, 1999. 中国东北蝶类志[M]. 长春: 吉林科技出版社: 1-314.
- 王治国, 1990. 河南蝶类志[M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 1-69.
- 王治国, 2005. 中国蝴蝶名录 (鳞翅目: 蝶类) [J]. 河南科学, 23 (增刊): 1-113.
- 吴云, 1999. 世界名蝶鉴赏[M]. 昆明: 云南教育出版社: 1-117.
- 武春生, 2001. 中国动物志 第二十五卷鳞翅目 凤蝶科[M]. 北京: 科学出版社: 1-367.
- 西北农学院植物保护系, 1978. 陕西省经济昆虫图志 鳞翅目: 蝶类[M]. 西安: 陕西人民出版社.
- 周尧, 1994. 中国蝶类志 (上、下册) [M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 1-854.
- 周尧, 1998. 中国蝴蝶分类与鉴定[M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 1-347.
- 周尧, 1999. 中国蝴蝶原色图鉴[M]. 郑州: 河南科学技术出版社.
- 周尧, 1999. 中国蝶类志 (修订版) [M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 1-852.
- 周尧, 2000. 中国蝶类志[M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 3-48.
- 周尧, 袁锋, 2004. 世界名蝶鉴赏图谱[M]. 郑州: 河南科学技术出版社: 1-477.
- Acker P R, 1984. Mikweed Butterflies[M]. London: British Museum: 1-120.
- Ackery P R, 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies[C]. // Royal Entomological Society. Symposia of the Royal Entomological Society of London. Cambridge MA: Academic Press.
- Ackery P R, 1988. Hostplants and classification: A review of nymphalid butterflies[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 33(2): 95-203.
- Ackery P R, de Jong R, Vane-Wright R I, 1999. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea [J]. Evolution, Systematics, and Biogeography, 35(16): 263-300.
- Boggs C L, Watt W B, Ehrlich P R, 2003. Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight[M].

- Chicago: University of Chicago Press: 541-560.
- d'Abrera B, 2001. The Concise Atlas of Butterflies of the World[M]. Melbourne: Hill House Publishers.
- Ehrlich P R, 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea)[J]. University of Kansas, 39: 305-370.
- Ehrlich P R, Ehrlich A H, 1967. The phenetic relationships of the butterflies I. Adult taxonomy and the nonspecificity hypothesis[J]. Systematic Biology, 16(4): 301-317.
- Ehrlich P R, Murphy D D, 1987. Conservation lessons from long-term studies of Checkerspot butterflies[J]. Conservation Biology, 1(2): 122-131.
- Freitas A V L, Brown K S, 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera)[J]. Systematic Biology, 53(3): 363-383.
- Harvey D J, 1991. Higher classification of the Nymphalidae, Appendix B[J]// Nijhout H F. The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns. Washington D C: Smithsonian Institution Press: 200-273.
- Heppner J B, 1998. Classification of Lepidoptera: Part 1, introduction[J]. Holarctis Lepidoptera, 5: 1-148.
- Jong R D, 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): Problems and prospects[J]. Insect Systematics and Evolution, 27: 65-101.
- Josef S, Tim S, Martin K, et al., 2009. Ecology of Butterflies in Europe[M]. Cambridge: United Kingdom at the University Press: 315-321.
- Müller W, 1886. Südamerikanische Nymphalidenraupen, versuch eines natürlichen systems der Nymphaliden[J]. Zool Jahrb, 1: 417-678.
- Scoble M J, 1992. The Lepidoptera: Form, Function and Diversity[M]. New York: Oxford University Press: 1-416.
- Scott J A. 1984. The phylogeny of butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) [J]. Journal of Research on the Lepidoptera, 23(4): 241-281.
- Smart P, 1989. The Illustrated Encyclopedia of the Butterfly World[M]. New York: Oxford University Press: 260.
- Wahlberg N, Weingartner E, Nylin S, 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea)[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 28(3): 473-484.

第2章 蝶类线粒体基因组

线粒体是真核细胞中能量转换的主要场所，通过氧化磷酸化作用产生 ATP 为生命的各种活动提供能量。线粒体于 1890 年由 Altaman 首次发现，1898 年由 Benda 正式命名为 mitochondrion。1963 年 Nass 等（1963）发现线粒体具有自身的基因组，1981 年 Anderson 等（1981）完成了人类线粒体基因组全序列的测定。从目前的研究报道得知高等动物的线粒体基因组为闭合环状 DNA 分子，大小较为恒定，约为 15~20 kb（Boore, 1999）。脊椎动物线粒体基因组 DNA 的两条链由于碱基含量存在差异，因而密度也不一样，在氯化铯密度梯度离心时形成两条不同的带，鸟嘌呤含量较多的一条带密度大，称为重链（heavy strand, H-strand），对应的胞嘧啶含量较多的一条带密度较小，称为轻链（light strand, L-strand）。动物的线粒体基因组共编码 37 个基因，其中 13 个为蛋白质编码基因，2 个 rRNA 基因及 22 个 tRNA 基因，另有一个较长的非编码区，称为控制区（control region, CR），是重链的复制起始位点，因在重链复制时形成一个取代环，因而又称为 D-loop（displacement loop）区。重链负责大部分基因的编码，轻链只编码 ND6 基因和少数几个 tRNA 基因。

线粒体基因组上的基因结构非常紧凑，通常没有内含子，基因之间紧密相连，间隔序列很少，通常只有几个碱基，且不少相邻基因存在碱基的重叠。基因的顺序通常也是非常保守的，但高阶元的类群之间可能存在基因重排，重排主要发生在 tRNA 基因。线粒体 DNA 与核 DNA 相比，没有组蛋白与之结合，而是直接裸露于线粒体基质中。线粒体是细胞氧化磷酸化产能的主要场所，线粒体的基质中存在高浓度的氧化剂，没有组蛋白保护的线粒体 DNA 很容易受氧化剂的攻击而发生突变和损伤，并且在线粒体中没有有效的 DNA 损伤修复机制。由于线粒体 DNA 自身缺乏修补机制，复制过程中易产生序列取代变异，因此其进化速率比核基因的快 5~10 倍（Lynch, 2007; Brown et al., 1982）。

2.1 蝶类昆虫线粒体基因组

蝶类属鳞翅目昆虫，其线粒体基因组 DNA 与其他鳞翅目昆虫的线粒体 DNA 一样为闭合环状双链 DNA 分子，大小约为 14~16 kb。从目前的研究报道蝶类线粒体基因组最小的是粉蝶科的莫氏粉蝶（*L. morsei*）（15 122 bp）和蛱蝶科的暮眼蝶（*M. leda*）（15 122 bp），最大的是凤蝶科的宽尾凤蝶（*P. maraho*），长度达