

珍稀濒危蝴蝶——虎凤蝶的生物生态学研究进展

董思雨 蒋国芳 洪芳*

南京师范大学生命科学学院, 江苏省生物多样性和生物技术重点实验室 南京 210023

摘要 虎凤蝶是世界珍稀濒危蝴蝶之一。本文介绍了近50年来虎凤蝶属中4种蝴蝶的研究进展, 其中以中华虎凤蝶 (*Luehdorfia chinensis* Leech) 和日本虎凤蝶 (*L. japonica* Leech) 为主, 对虎凤蝶属的系统发生关系、生物学特性、分子生态学、行为生态学和种群保护现状等方面的研究进行了综述。通过形态学、分子系统学鉴定, 大多学者认为虎凤蝶属昆虫起源于中国, 但日本学者却认为它有可能起源于日本, 这些观点尚需进一步的验证。多位学者观察发现, 虎凤蝶以蛹越冬, 越冬期长达280 d左右。早期幼虫具有聚集行为; 其食性专一, 仅取食马兜铃科马蹄香或细辛属植物。其雄性性行为具有排他性, 在交配1次后其雌性腹部末端会形成1个封瓣。目前, 仅测得中华虎凤蝶与太白虎凤蝶 (*L. taibai* Chou) 的线粒体全基因组序列。总体而言, 日本学者对日本特有的日本虎凤蝶已进行了多方面的深入研究, 而我国仅限于对中华虎凤蝶的生物性状、人工繁殖以及种群数量动态方面的研究。因此, 建议在将来的研究中开展中华虎凤蝶种群有效大小和种群生存力分析等保护性研究工作, 为我国虎凤蝶的有效保护和管理提供科学依据; 另外, 可进行虎凤蝶生态基因组学研究, 鉴定决定其专食性的关键基因以及嗅觉、味觉和解毒酶基因, 深入探讨虎凤蝶濒危的分子机制。图3 参42

关键词 虎凤蝶属; 中华虎凤蝶; 日本虎凤蝶; 取食行为; 保护生物学; 生物生态学
CLC Q969.438.208

Advances in conservation biology of the rare and threatened butterfly genus *Luehdorfia* (Lepidoptera : Papilionidae)

DONG Siyu, JIANG Guofang & HONG Fang*

Jiangsu Key Laboratory for Biodiversity and Biotechnology, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China.

Abstract *Luehdorfia* is one of the rare and endangered butterfly genera widely researched in the world. This paper introduces the research progress on the four species of the genus *Luehdorfia* butterflies in the past 50 years, mainly on *L. chinensis* and *L. japonica*. The review covers the *Luehdorfia* phylogenetic relationships, biological characteristics, molecular ecology, behavioral ecology, population status and protection. By means of morphological identification and molecular systematics, most scholars believe that the *Luehdorfia* butterflies originated in China, whereas a few Japanese scholars think it may have originated in Japan, hence these ideas need further validation. The scholars observed, the *Luehdorfia* butterflies can aestivate and hibernate through the pupal stage as long as 280 days or so. The early *Luehdorfia* larvae have aggregation behavior. Butterflies of this genus feed only on *Saruma henryi* or *Asarum* species of Aristolochia. The male has exclusive sexual behavior; and the female forms a sphragis at the end of abdomen after mating for one time. Up to now, mitochondrial genome sequences were completely sequenced for only *L. chinensis* and *L. taibai*. Overall, Japanese scholars have conducted a wide range of in-depth research for *L. japonica* endemic to Japan, while China's research is limited to the biological traits, artificial propagation and the dynamics of population quantity of *L. chinensis*. Therefore, we propose effective population size and the population viability analysis for *L. chinensis*, to provide a scientific basis for effective conservation and management of the tiger stripes butterflies. In addition, ecological genomic research is also needed to identify the oligophagous key genes and smell, taste and detoxifying enzyme genes, for further exploration of the molecular mechanism of the endangered butterfly.

Keywords *Luehdorfia*; *Luehdorfia chinensis*; *Luehdorfia japonica*; feeding behavior; conservation biology; bioecology

虎凤蝶属 (*Luehdorfia*) 隶属于鳞翅目 (Lepidoptera) 凤蝶科 (Papilionidae)。多数学者认为, 该属包括4个种, 即中华虎凤蝶 (*L. chinensis* Leech)、日本虎凤蝶 (*L. japonica*

Leech)、乌苏里虎凤蝶 (*L. puziloi* Erschoff) 和太白虎凤蝶 (*L. taibai* Chou)^[1]。其中, 中华虎凤蝶包括2个亚种, 即中华虎凤蝶指名亚种 (*L. chinensis chinensis*) 和中华虎凤蝶李氏亚种 (*L. chinensis leei*)。乌苏里虎凤蝶包括5个亚种, 即乌苏里虎凤蝶指名亚种 (*L. puziloi puziloi*)、乌苏里虎凤蝶南韩亚种 (*L. puziloi coreana*)、乌苏里虎凤蝶本州亚种 (*L. puziloi*

收稿日期 Received: 2014-10-14 接受日期 Accepted: 2014-12-01

*通讯作者 Corresponding author (E-mail: hongfang@njnu.edu.cn)

inexpecta)、乌苏里虎凤蝶临江亚种 (*L. puziloi linjiangensis*) 和乌苏里虎凤蝶北海道亚种 (*L. puziloi yessoensis*)。该属蝴蝶主要分布于中国、俄罗斯、朝鲜半岛和日本^[2]。

中华虎凤蝶和日本虎凤蝶是世界自然保护联盟 (IUCN) 公布的《世界自然保护联盟濒危物种红色名录》^[3] 中的受保护蝴蝶。在我国, 中华虎凤蝶是国家重点保护的Ⅱ级野生动物, 虎凤蝶属物种均被列入国家林业局颁布的《国家保护的有益的或者有重要经济、科学研究价值的陆生野生动物名录》^[4]。由于虎凤蝶年发生世代数少, 化蛹和羽化率低, 加之近年来的大量捕捉以及寄主植物数量的急剧减少等各种原因, 自然界中的虎凤蝶种群数量呈下降趋势。本文在获取大量国外相关文献的基础上, 对虎凤蝶属的生物学及生态学国内外研究现状进行了较为全面的综述, 对今后虎凤蝶生态学和保护生物学研究方向提出建议, 以期为将来对虎凤蝶更深入的研究和保护提供参考与帮助。

1 虎凤蝶属的系统发生关系

虎凤蝶属的成虫翅面斑纹差异较大, 即使在同种个体之间仍有细微差别。然而, 对于虎凤蝶属4种蝴蝶的亲缘关系, 学者们的观点并不一致。我国学者通过比较中华虎凤蝶、太白虎凤蝶、日本虎凤蝶和乌苏里虎凤蝶成虫翅面斑纹以及鳞片的超微结构, 发现前后翅的斑块以及形状等特征在种间有明显差异, 是该属物种鉴定的重要依据, 但4种虎凤蝶的鳞片超微结构以及排列方式无明显差异^[5]。此外, 对虎凤蝶属雄性外生殖器超微结构进行比较发现, 中华虎凤蝶的结构特征最原始, 更接近虎凤蝶属祖先, 与太白虎凤蝶近缘, 而日本虎凤蝶与乌苏里虎凤蝶相对近缘, 与前两者差异略大^[6]。日本学者将太白虎凤蝶与虎凤蝶属的其他物种进行种间杂交发现, 太白虎凤蝶与乌苏里虎凤蝶杂交, 能够产生可孵化的卵, 而太白虎凤蝶与日本虎凤蝶杂交所产生的卵不能孵化, 与中华虎凤蝶配对不成功; 据此认为太白虎凤蝶与乌苏里虎凤蝶亲缘关系较近, 而与另外2种较远^[7]。近年来, 随着分子技术水平的提高, 分子系统学使我们能够依据不同生物的基因型特征推定谱系进化, 为生物系统学提供了更为本质的分子证据。日本学者Hiromichi等用线粒体ND5基因分析了东亚地区虎凤蝶属的系统发生, 认为日本虎凤蝶是最早从虎凤蝶属祖先群体中分支出来的, 与中华虎凤蝶、太白虎凤蝶和乌苏里虎凤蝶亲缘关系较远^[8]。这一结果暗示, 虎凤蝶属昆虫起源于日本, 显然, 这并不能完全解释该属各种类现今的地理分布格局。因此, 这些很不一致的结果还亟待今后使用更多的分子标记尤其是核基因等进行验证。

2 生物学特性

虎凤蝶生活史需要经历卵—幼虫—蛹—成虫4个阶段, 属于完全变态昆虫, 其中蛹期为生活史中最长的一个阶段, 要经历越冬和越冬两个阶段。虽然雄成虫可交尾多次, 但雌成虫仅交尾1次^[9]。虎凤蝶喜在阳光充足的地方活动, 生活在光线较强而湿度不太大的林缘地带, 然而其飞翔能力不强, 主要在分布地域内活动。幼虫以寄主植物叶片为食, 成虫吸食蒲公英

(*Dandelion*)、紫花地丁 (*Viola yedoensis*) 等植物的花蜜。

中华虎凤蝶是世界珍稀蝴蝶 (图1), 仅分布在中国的秦岭地区和长江中下游部分地区, 1年发生1代, 以蛹越冬和越冬^[10]。成虫羽化期因各地气温不同而有差异。卵均产在寄主植物叶片背面 (图1), 数量不等。中华虎凤蝶的蛹一般在天气晴朗、气温10℃以上的上午羽化^[11]。其寄主植物为马兜铃科 (*Aristolochiaceae*) 细辛属 (*Asarum*) 的2种植物——华细辛 (*A. sieboldii* Miq.) 和杜衡 (*A. forbesii* Maxim.)。这些寄主植物的发生地林相多样, 但多为次生落叶林, 且林下在冬季有较厚的枯枝落叶层^[1]。

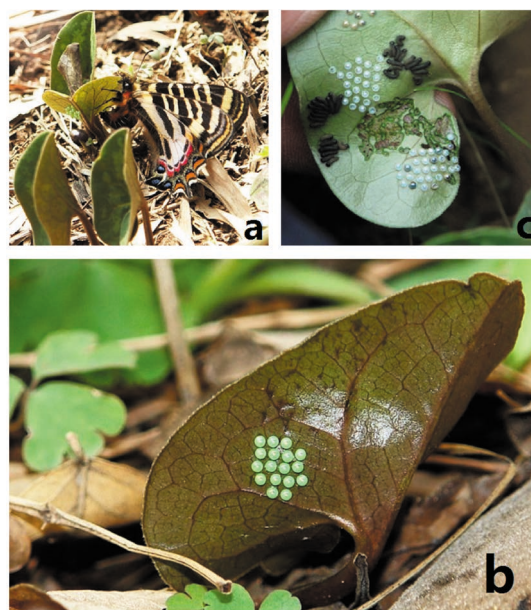


图1 中华虎凤蝶产卵和初孵幼虫。a: 雌性正在杜衡叶背面产卵; b: 刚产下的卵; c: 老卵和初孵幼虫。

Fig. 1 *Luehdorfia chinensis* oviposition and newly hatched larvae. a: An female adult laying eggs on the underside of a leaf of *Asarum forbesii*; b: Fresh eggs; c: Older eggs and newly hatched larvae.

日本虎凤蝶是日本特有种, 分布于日本南半部的部分地区, 是世界上比较珍稀的蝶类之一。其寄主植物也为细辛属植物^[12]。日本虎凤蝶蛹的分化, 是受到一定温度条件控制的。蛹在春季羽化前经历了夏、秋、冬季, 在此期间, 日本虎凤蝶蛹的分化在高温的夏季是受抑制的, 当温度降低到15-23℃时开始分化, 并在蛹外壳下充分形成成虫个体^[13]。实际上, 在自然条件下, 虎凤蝶在冬季早期已形成完整的成虫, 外被有极厚的蛹角质层, 这为其抵御严寒的冬季起到了重要的保护作用。为了阐明诱导蛹壳内成虫分化的因素, Minoru和Toshitaka进行了一系列实验, 使蛹先后经历湿度变化、光周期增长、低温和首次滞育的终止等, 结果表明, 成虫羽化与低温预处理的持续时间无关, 短期冷冻就可以延迟成虫的形成; 同时, 他们还发现, 虎凤蝶蛹在第一滞育期终止后又进入了第二滞育期^[14-15]。

乌苏里虎凤蝶主要分布于中国、俄罗斯、日本和朝鲜半岛, 其寄主植物为细辛属植物辽细辛 [*A. hetrotropoides* Fr. var. *mandshuricum* (Maxim) Kitag] 和汉城细辛 (*A. sieboldii*

Miq. var. *soulense* Nakai)^[16]. 该种成虫在我国吉林通化地区5月初出现, 5月下旬开始消失. 据周繇调查, 成虫主要吸吮银线草 (*Chloranthus japonicus* Sieb.)、大黄柳 (*Salix uaddeana* Laksch) 等38种植物的花蜜作为补充营养^[16].

③ 行为生态学研究

3.1 取食行为

昆虫取食活动的调控模式有温度调节机制^[17]、上颚控制模式^[18]和消化道容量反馈机制^[19]. 一项对中华虎凤蝶5龄虫幼虫的取食行为进行的观察研究发现, 中华虎凤蝶幼虫取食起始与终止的调控机制可能是消化道容量的反馈调节^[20]. 植食性昆虫主要通过视觉^[21]、触觉、嗅觉^[22]和化学等感受器来寻找寄主食物, 最后识别和接受该植物. 这是昆虫和植物在长期协同进化过程中适应和自然选择的结果^[23]. 在取食过程中, 昆虫的取食行为受其自身条件、寄主植物及环境等多种因素的影响. 目前, 中华虎凤蝶取食行为的研究尚浅, 因而关于识别和接受食物以及取食影响因素的研究是十分必要的, 这将为保护中华虎凤蝶提供重要科学依据^[1].

3.2 雄性排他性的性行为

大多数哺乳动物存在着雄性性行为的排他性. 在自然界, 一些无脊椎动物也有类似现象. 据报道, 虎凤蝶属、绢蝶属 (*Pamassius*)、带凤蝶属 (*Euryades*)、透翅凤蝶属 (*Cressida*) 和珍蝶亚科 (*Acraeinae*) 等类群的许多物种中, 雄性蝴蝶会在交配过的雌性生殖器外固定一个外结构, 即封瓣 (图2)^[9], 以防止其它雄性再次与该雌性发生交配. 这种封瓣是由雄性的附属腺体分泌物构成的. 日本虎凤蝶雄虫会形成一个平且宽的龙骨状鳞片, 在腹部末端的交尾器上形成一簇, 会随着交配行为而损耗^[9], 这也可以作为雄性已交配次数的指标 (图3).

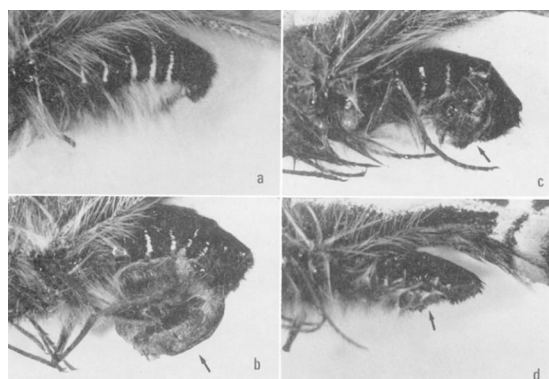


图2 日本虎凤蝶雌性腹部 (示封瓣)^[9]. a: 未交配雌性无封瓣; b: 已交配雌性的完整封瓣; c和d: 已交配雌性的非常态小封瓣.

Fig. 2 Female abdomen of *Luehdorfia japonica* Leech^[9]. a: Unmated female without sphragis; b: Mated female with a completely formed sphragis; c and d: mated females with abnormally small sphragis.

3.3 幼虫的聚集行为

虎凤蝶有多种产卵方式, 可单独产一枚卵, 或几枚卵产在一起, 形成卵块, 且初孵幼虫有聚集行为. 聚集的幼虫能够

使取食活动更加协调, 也有助于幼虫防御天敌和抵御不利的环境条件. 然而, 幼虫的聚集也增大了被捕食和疾病流行的风险. 如果可食用资源较少, 幼虫的集群就可能引起当地食物短缺, 导致饥饿致死或增加暴露给天敌的风险. 虎凤蝶集群产卵和幼虫聚集的适应能力影响到幼虫的存活率, 是长期以来该类昆虫保护生物学研究的热点问题.

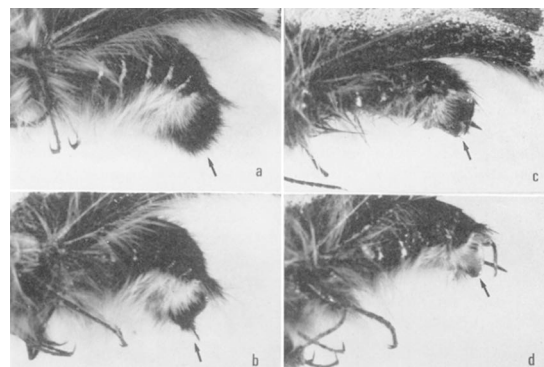


图3 日本虎凤蝶雄性腹部 (示交尾器上黑色毛状鳞片)^[9]. a: 没有鳞片损失; b: 有一些鳞片损失, 但仍能完整覆盖交尾器; c: 鳞片损失露出几丁质表面; d: 几乎所有鳞片均损失.

Fig. 3 Abdomen of male *Luehdorfia japonica*, showing the black pilose scales on the claspers^[9]. a: No scale loss; b: Some scale loss but still covering the claspers entirely; c: Scale loss showing some chitinous surface; d: Almost total scale loss.

对乌苏里虎凤蝶本州亚种幼虫种群密度影响的研究发现, 随着幼虫密度的增长, 幼虫的存活时间变短, 并且种群密度对雌性的影响高于雄性^[24]. 一项对乌苏里虎凤蝶本州亚种幼虫集群行为的观察记录发现, 幼虫集群在取食和休息时间都可以形成, 并且脱离群体的个体毫无例外地都会回归群体. 研究者用石墨棒模仿幼虫集群, 试图吸引脱离群体的幼虫, 但结果是幼虫不会被吸引, 说明幼虫集群的形成, 并非依赖于幼虫的趋光性或视觉^[25]. 在野外环境中, 由于单株的细辛或杜衡通常只长几片叶子, 从聚集的卵块中孵化的幼虫, 通常能将原来寄主植物的叶子全部吃掉, 但随后的分散可能会导致存活率的降低^[14]. Kazuma等研究了乌苏里虎凤蝶北海道亚种的卵块大小与食物丰富度的关系, 发现当食物丰富度较高时, 卵块可能趋向于较大; 同时, 在临近的区域观察中还发现, 卵块大小随栖息地而不同, 这似乎是雌性成虫对不同丰富度食物资源的灵活性适应的体现^[26].

4 生态因子及其影响

生物的生存均会受到生态因子的影响, 虎凤蝶也不例外, 会受到寄主植物、植被密度、温度等多个因子的影响. 如寄主植物的气味、化学物质和叶片新老程度均会对虎凤蝶生长和行为造成影响. 日本虎凤蝶的寄主植物为细辛属植物^[12]. 一项对日本虎凤蝶的食性与冬葵属、细辛属的化学成分关系的研究发现, 日本虎凤蝶主要被叶子中的3种刺激成分所吸引, 即吸引物质、辛辣因子和吞咽因子; 吸引物质主要是黄樟醚、甲基丁香酚、榄香脂等, 这些物质是冬葵和细辛属植

物的基本酯类物质;而辛辣因子和吞咽因子并不是孤立存在的^[12]。Keiichi等研究了冬葵植物中的1种阻碍乌苏里虎凤蝶取食的物质,他们认为拒食行为是由可溶性正己烷组分导致的。这种组分中的活性成分,即一种阻碍剂被认为是1种新木脂素化合物——细辛酮。当细辛酮浓度(质量分数)大于 90×10^{-6} 时,乌苏里虎凤蝶将不会取食,而冬葵植物中细辛酮的含量高达 225×10^{-6} ,因此,乌苏里虎凤蝶拒食冬葵植物^[27]。在自然条件下,日本虎凤蝶成虫会偶然性地将卵块产在较老的细辛叶子上,当幼虫取食老叶时,其体长比取食新叶的幼虫更长^[28]。然而,一些学者的研究结果则有所不同,比如在野外条件下,新叶和老叶上孵化的幼虫存活率并没有显著差异,而在实验室饲养条件下,约90%的以老叶为食的幼虫可正常发育到化蛹,它们的增长率稍低于以新叶为食的个体;虽然新、老叶之间并没有发现营养偏差,但由于老叶所含韧性纤维较多,导致需要更多的咀嚼活动,消耗更多的能量,其摄取营养的速度也慢于新叶,所以造成了幼虫尤其是低龄幼虫的取食负担^[29]。

中华虎凤蝶的寄主植物为细辛和杜衡。姚肖永等用马蹄香(*Saruma henryi*)和毛细辛(*A. caulescens*)替代细辛和杜衡饲养中华虎凤蝶^[30]。他们通过3种不同寄主植物饲喂中华虎凤蝶和太白虎凤蝶幼虫,对2种虎凤蝶各龄期幼虫的发育历期、存活率和蛹的大小、数量等量度数据进行比较,结果发现以马蹄香饲喂的中华虎凤蝶到3龄即全部死亡;以毛细辛饲喂的中华虎凤蝶则能正常生长,并完成化蛹。由此表明,毛细辛有可能作为中华虎凤蝶的替代寄主,而马蹄香不能作为替代寄主。中华虎凤蝶幼虫期具有多次迁移扩散的特性,因此发生地的寄主植物密度如何,直接影响着该蝶的发生量。如果寄主植物生长稀疏,则3龄以后幼虫在扩散寻找寄主植物时,常会发生饿死的情况^[11]。例如,灌木层覆盖度对日本虎凤蝶产卵频率就具有一定的影响,当灌木层稀少时,寄主植物上的幼虫密度趋向于更高。而实际上,雌性蝴蝶很难穿越连续的灌木丛,所以,成虫产卵几乎仅限于森林边缘或近边缘处^[31]。

温度对乌苏里虎凤蝶本州亚种的种群大小改变具有一定影响,在很大程度上影响了来年成虫种群大小。研究表明,其成虫种群与前一年2龄幼虫的数量相关,且在很大程度上受前一年5、6月份温度的影响^[32]。姚洪渭等就温度对中华虎凤蝶幼虫生存与生长发育的影响进行了研究,结果表明,1-2龄幼虫在16-32℃和3-5龄幼虫在16-28℃范围内的发育历期随温度升高而显著缩短,而平均发育速率则反之;此外,他们还测定了各龄幼虫的发育起点温度和有效积温,认为中华虎凤蝶1-2龄和3-5龄幼虫饲养适宜温度分别为28℃和20-24℃^[33]。

5 分子生态学研究

昆虫分子生态学是应用分子生物学方法,深入研究昆虫各种生理反应的分子机理,以及昆虫种群的遗传机制,从而阐明昆虫自身调节与环境适应的内在机制^[34]。近年来,随着测序技术的成熟,越来越多的昆虫线粒体基因组测序完成,而昆虫线粒体基因组因具有基因组组成稳定、极少发生重

组、基因排列相对保守、普遍为母系遗传等特征,被广泛用于进化生物学和功能基因研究^[35]。目前,中华虎凤蝶和太白虎凤蝶的线粒体基因组序列已被测序公布,其中,中华虎凤蝶完整线粒体基因组长度为15 610 bp,其基因识别顺序与其他鳞翅目一致,COI基因以ATTTAG为起始密码子,以TAA为终止密码子^[36];太白虎凤蝶的完整线粒体基因组长度为15 553 bp,具有81%的A+T含量,除了COI基因使用CGA作为起始密码子外,其他的蛋白质编码基因都使用ATN作为起始密码子,TAA作为终止密码子;该基因组还包含一个额外的tRNA^{Leu},位于191-259 bp区域,然而其功能尚不明确^[37]。

此外,本研究课题组还对中华虎凤蝶的触角、下唇须和足进行了转录组高通量测序,共获得了2亿个reads,拟通过生物信息学分析和基因功能验证,以期获得该蝶的嗅觉和味觉受体基因,揭示其寡食性的分子机制。

6 种群保护现状

虎凤蝶体被鳞片,色泽鲜艳,翅纹漂亮,极具观赏价值,因而历来受到蝴蝶爱好者和学者的青睐。然而,由于各种原因,自然界中的虎凤蝶种群数量呈显著下降趋势。为此,许多学者对其种群现状和保护做了大量工作^[10, 20, 38-39]。例如,Michitaka介绍了日本冈上县奥津的日本虎凤蝶野生型的重要地位、保护活动的历史,讨论了保护活动的计划和目标^[38];Takayoshi研究了日本赤城山乌苏里虎凤蝶的保护,检验了“保护网方法”,得到了很好的结果^[39],此项研究不仅对保护乌苏里虎凤蝶本州亚种十分必要,而且对人类拥有更好的生活环境也十分必要。

中华虎凤蝶是我国特有的珍稀物种,被列为国家二级保护野生动物。由于其年发生世代数少,化蛹、羽化率低,寄主植物数量少以及早春低温阴雨影响成虫交尾、产卵,故其种群数量稀少。因此,有专家建议实施封山育林的就地保护和室内饲养的迁地保护相结合的措施,同时加强其人工饲料和饲养技术^[10, 20]。中华虎凤蝶的种群分布对应于栖息地格局,其种群分布格局属于典型的异质种群类型,在一个地区的分布一般由一个或多个核心种群和数个卫星区组成。核心种群数量相对稳定,卫星种群数量波动明显。中华虎凤蝶野生种群还具有密度低、种群间隔大的特征,一般一块孤立的栖息地能同时发现的虎凤蝶数量不超过20-30只,多数情况下仅能观察到少数几只^[40]。其数量急剧下降的原因还有,幼虫的寄主植物杜衡是传统的中药材,被大量采挖;以及各龄幼虫在蜕皮前的自然扩散导致饥饿致死等^[41]。因此,针对该蝶现状,有些学者认为有必要采取保护栖息地和寄主植物资源、监控野外捕采和标本贸易、人工繁殖补充野生种群、对隔离种群实施人为个体交换等措施^[42]。我们认为,可以开展以下保护工作:加强宣传教育,制定法律法规,严格监控虎凤蝶标本贸易,解除人为干扰,恢复和增加中华虎凤蝶的种群数量;建立虎凤蝶自然保护区,恢复原有的栖息地生态环境,实施就地保护;开展人工养殖,对中华虎凤蝶野生种群进行补充;加强对中华虎凤蝶的科学研究,如生态基因组学研究和种群有效大小以及种群生存力分析研究,从宏观和微观方面提供保护性工作的科学依据。

7 小结与建议

纵观近50年来虎凤蝶属的研究工作,国内外学者主要从分类地位、形态学、生物学特性、行为生态学、种群生态学、分子生态学以及种群保护现状等方面进行了研究.本文在王文明等对中华虎凤蝶研究进行简述^[1]的基础上,进一步对日本虎凤蝶、乌苏里虎凤蝶和太白虎凤蝶的研究概况进行了较为全面的综述,以期为后续深入的探索提供翔实的资料.

分析文献资料可知,日本学者对日本特有的日本虎凤蝶已进行了多方面的深入研究,取得了一系列成果;而我国在这些方面的研究明显滞后,亟待加强.虎凤蝶作为极具观赏性的珍稀蝴蝶,国内外仍需进行系统而深入的研究.本研究课题组近期将集中于虎凤蝶的生态基因组学研究,鉴定决定其专食性的关键基因以及嗅觉、味觉和解毒酶基因,探索其濒危的分子机制.同时,我们建议,蝴蝶学者应积极开展中华虎凤蝶种群有效大小/种群生存力分析,以及当下最大的环境问题——雾霾对虎凤蝶生长发育的影响等保护性研究工作,从而为我国虎凤蝶的有效保护和管理提供重要科学依据.

致谢 感谢美国密西根大学图书馆提供与本文相关的大量日本学者文献.

参考文献 [References]

- 王文明, 邹志文, 贾凤海, 陈智平, 夏斌. 中华虎凤蝶研究简述[J]. 江西植保, 2010, **33** (3):100-104 [Wang WM, Zou ZW, Jia FH, Chen ZP, Xia B. Overview on the Research of *Luehdorfia chinensis* Leech [J]. *Jiangxi Plant Protect*, 2010, **33** (3):100-104]
- Takayoshi M. Analysis of ovipositional environment using Quantification Theory Type I: the case of the butterfly, *Luehdorfia puziloi inexpecta* (Papilionidae). *J Insect Conserv*, 2004, **8**: 59-67
- Jonathan EMB, Craig HT, Simon NS. IUCN Red List of Threatened Species 2004: A Global Species Assessment, 2004
- 国家林业局. 国家保护的有益的或者具有重要经济、科学研究价值的陆生野生动物名录[J]. 野生动物, 2000 (5): 49-82 [The China's State Forestry Administration (SFA). Lists of terrestrial wildlife under state protection, which are beneficial or of important economic or scientific value [J]. *Chin J Wildl*, 2000 (5): 49-82]
- 洪健, 叶恭银, 胡萃. 四种虎凤蝶翅面斑纹特征及鳞片的超微结构[J]. 浙江农业大学学报, 1998, **24** (S): 1-4 [Hong J, Ye GY, Hu C. Studies on wing coloration and scale ultrastructure of four *Luehdorfia* species [J]. *Acta Agric Univ Zhengjiang*, 1998, **24** (S): 1-4]
- 洪健, 叶恭银, 邢连喜, 胡萃. 虎凤蝶属雄性外生殖器超微结构的比较[J]. 昆虫学报, 1999, **42** (4): 381-385 [Hong J, Ye GY, Xing LX, Hu C. Ultrastructural comparisons among male external genitalia of four *Luehdorfia* species (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Acta Entomol Sin*, 1999, **42** (4): 381-385]
- Tadashi K, Shigeru I. Interspecific crossing between *Luehdorfia longicauda* Lee and other species of the genus *Luehdorfia* Cruger (Lepidoptera, Papilionidae). *Butterflies*, 1995, **11**: 16-22
- Hiromichi M, Tsutomu S, Kazumasa O, Akio K, Tohru N. Phylogeny of *Luehdorfia* butterflies inferred from mitochondrial ND5 gene sequences. *Entomol Sci*, 2000, **3** (2): 21-329
- Kazuma M. Mating patterns of a sphragis-bearing butterfly, *Luehdorfia japonica* Leech (Lepidoptera: Papilionidae), with descriptions of mating behavior. *Res Popul Ecol*, 1987, **29**: 97-110
- 胡萃, 吴晓晶, 王选民. 珍稀濒危昆虫——中华虎凤蝶的生物学[J]. 昆虫学报, 1992, **35** (2): 195-199 [Hu C, Wu XJ, Wang XM. The biology of *Luehdorfia chinensis* Leech, a rare and endangered butterfly [J]. *Acta Entomol Sin*, 1992, **35** (2): 195-199]
- 童雪松, 潜祖琪. 中华虎凤蝶的生态研究[J]. 丽水农业科技, 1991 (1): 18-21 [Tong XS, Qian ZQ. Study on ecology of *Luehdorfia chinensis* Leech [J]. *Lishui Agric Sci Technol*, 1991 (1): 18-21]
- Kiyokazu T, Katsuhiko Y, Yuzo K. Studies on the relationship between the food life of *Luehdorfia japonica* Leech and the chemical components of *Heterotropa* and *Asiasarum* genera. *Yakugaku Zasshi*, 1969, **89** (8): 1144-1148
- Toshitaka H, Yoshinori I, Yasusuke S. Control of pupal diapause and adult differentiation in a univoltine papilionid butterfly, *Luehdorfia japonica*. *J Insect Physiol*, 1971, **17**: 197-203
- Kazuma M. Population dynamics of *Luehdorfia japonica* Leech (Lepidoptera: Papilionidae). II. Patterns of mortality in immatures in relation to egg cluster size. *Res Popul Ecol*, 1990, **32**: 173-188
- Minoru I, Toshitaka H. The second pupal diapause in the univoltine Papilionid, *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae) and its terminating factor. *Appl Entomol Zool*, 1983, **18** (4): 456-463
- 周繇. 乌苏里虎凤蝶临江亚种的生活习性[J]. 昆虫知识, 2002, **39** (4): 307-311 [Zhou Y. The life habits of *Luehdorfia puziloi linjiangensis* [J]. *Entomol Knowl*, 2002, **39** (4): 307-311]
- Casey TM. Activity patterns, body temperature and thermal ecology in two desert caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae). *Ecology*, 1976, **57**: 485-497
- Seath IR. Sensory feedback in the control of mouthpart movements in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Physiol Entomol*, 1977, **2**: 147-156
- 李云寿, 胡萃. 茶尺蠖幼虫在茶叶和人工饲料上的取食行为[J]. 云南农业大学学报, 1990, **5** (2): 89-96 [Li YS, Hu C. Larval feeding behavior of *Ectropis oblique hypulina* Wehrli on tea and artificial diet [J]. *J Yunnan Agric Univ (Nat Sci)*, 1990, **5** (2): 89-96]
- 胡萃, 叶恭银, 吴晓晶, 方屹豪. 珍稀濒危昆虫——中华虎凤蝶的半纯饲料[J]. 浙江农业大学学报, 1992, **18** (2): 1-6 [Hu C, Ye GY, Wu XJ, Fang QH. Study on meridic diet of *Luehdorfia chinensis* Leech, a rare and endangered butterfly [J]. *Acta Agric Univ Zhengjiang*, 1992, **18** (2): 1-6]
- 方剑锋, 于飞, 吴建波. 植食性昆虫取食行为的影响因素及植物源拒食剂的分类[J]. 广东农业科学, 2006 (10): 52-55 [Fang JF, Yu F, Wu JB. The effect factors of feeding behavior and classification of botanical antifeedant agents of herbivorous insects [J]. *Guangdong Agric Sci*, 2006 (10): 52-55]
- 钦俊德. 植食性昆虫的食性和营养[J]. 昆虫学报, 1962, **11** (2): 169-185 [Qin JD. The feeding habits and nourishment of herbivorous insects [J]. *Acta Entomol Sin*, 1962, **11** (2): 169-185]
- 裴元慧, 孔锋, 韩国华, 孙垒光, 孙绪良. 昆虫取食行为研究进展[J].

- 山东林业科技, 2007, **6**: 97-101 [Pei YH, Kong F, Han GH, Sun LG, Sun XG. The research development on the feeding behavior of insects [J]. *J Shandong For Sci Technol*, 2007, **6**: 97-101]
- 24 Bunzi K. Some observations on the ecology of a Papilionid butterfly, *Luehdorfia puziloi inexpecta* Sheljuzhko, III. The egg laying place and the number of eggs in each egg batch. *New Entomol*, 1966, **15** (4): 1-4
 - 25 Kiyomi O, Nagao K. Aggregation behavior in the early instar larvae of *Luehdorfia puziloi inexpecta* Sheljuzhko (Lepidoptera, Papilionidae). *New Entomol*, 1971, **20** (1): 7-13
 - 26 Kazuma M, Fuminori I, Yoshitaka T. Egg cluster size variation in relation to the larval food abundance in *Luehdorfia puziloi* (Lepidoptera: Papilionidae). *Res Popul Ecol*, 1993, **35**: 325-333
 - 27 Keiichi H, Takashi S, Shigeki H, Nanao H. A neoligeoid feeding deterrent against *Luehdorfia puziloi* larvae (Lepidoptera: Papilionidae) from *Heterotropa aspera*, a host plant of sibling species, *L. japonica*. *J Chem Ecol*, 1995, **21** (10): 1541-1548
 - 28 Norio H. A significance of egg deposition on old leaves of the host plant in *Luehdorfia japonica* Leech. *New Entomol*, 1988, **37**: 1-4
 - 29 Aya H, Kazuma M. Survivorship and growth in the larvae of *Luehdorfia japonica* feeding on old leaves of *Asarum megacalyx*. *Entomol Sci*, 2007, **10**: 307-314
 - 30 姚肖永, 邢连喜, 松村行荣, 苏晓红. 虎凤蝶取食不同寄主植物试验研究[J]. 西北大学学报(自然科学版), 2008, **38** (3): 439-442 [Yao XY, Xing LX, Atsumura T, Su XH. The foodplant replacing experimentation of *Luehdorfia* butterflies [J]. *J Northwest Univ (Nat Sci Ed)*, 2008, **38** (3): 439-442]
 - 31 Aya H, Kazuma M. Effects of vegetation coverage on oviposition by *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae). *J For Res*, 2008, **13**: 96-100
 - 32 Takavoshi M. Effect of temperature on the population size change of *Luehdorfia puziloi inexpecta* Sheljuzhko (Lepidoptera, Papilionidae). *Lepidopterol Soc Jpn*, 1997, **48** (2): 109-114
 - 33 姚洪渭, 叶恭银, 胡萃, 袁德成. 温度对中华虎凤蝶幼虫生存与生长发育的影响[J]. 昆虫知识, 1999, **36** (4): 199-201 [Yao HW, Ye GY, Hu C, Yuan DC. Effects of temperature on the larval survival, growth and development of *Luehdorfia chinensis* Leech [J]. *Entomol Knowl*, 1999, **36** (4): 199-201]
 - 34 黄艳君, 浦冠勤. 昆虫生态学的研究进展[J]. 长江蔬菜, 2011 (6): 4-6 [Huang YJ, Pu GQ. Research and progress of insect ecology [J]. *J Changjiang Vegetables*, 2011 (6): 4-6]
 - 35 魏书军, 陈学新. 昆虫比较线粒体基因组学研究进展[J]. 应用昆虫学报, 2011, **48** (6): 1573-1585 [Wei SJ, Chen XX. Progress in research on the comparative mitogenomics of insects [J]. *Chin J Appl Entomol*, 2011, **48** (6): 1573-1585]
 - 36 Liu G, Jiang GF, Pang HC, Hong F. The mitochondrial genome of the Chinese special butterfly *Luehdorfia chinensis* Leech (Lepidoptera: Papilionidae). *Mitochondr DNA*, 2013, **24** (3): 211-3
 - 37 Xing LX, Li PF, Wu J, Wang K, You P. The complete mitochondrial genome of the endangered butterfly *Luehdorfia taibai* Chou (Lepidoptera: Papilionidae). *Mitochondr DNA*, 2014, **25** (2): 122-123
 - 38 Michitaka N. Status and conservation of a natural habitat for *Luehdorfia japonica* in Okutsu-cho, Okayama Prefecture. *Decline Conserv Butterflies Jpn*, 1996, III: 174-175
 - 39 Takayoshi M. Conservation of *Luehdorfia puziloi* at Mt. Akagi. *Decline Conserv Butterflies Jpn*, 1996, III: 168-171
 - 40 袁德成, 买国庆, 薛大勇. 中华虎凤蝶栖息地、生物学和保护现状[J]. 生物多样性, 1988, **6** (2): 105-115 [Yuan DC, Mai GQ, Xue DY. The habitat, biology and conservation status of *Luehdorfia chinensis* (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Biodiv Sci*, 1988, **6** (2): 105-115]
 - 41 许雪峰, 孙希达, 楼信权. 中华虎凤蝶生物学特性的研究[J]. 宁德师专学报(自然科学版), 1988, **10** (3): 179-180 [Xu XF, Sun XD, Lou XQ. Study on Bionomics of *Luehdorfia chinensis* Leech [J]. *J Ningde Norm Univ (Nat Sci)*, 1988, **10** (3): 179-180]
 - 42 汪永俊, 孙巧云. 中华虎凤蝶的饲养技术及其保护园的建立[J]. 江苏林业科技, 1998, **25** (3): 39-43 [Wang YJ, Sun QY. A experimental report on rearing technique and establishing conservation garden of *Luehdorfia chinensis* Leech [J]. *J Jiangsu For Sci Technol*, 1998, **25** (3): 39-43]