

DOI: 10.3724/cbls.2026024

CSTR: 32203.14.cbls.2026024

文章编号: 1004-0374(2026)08-1517-17



张蔚, 博士, 北京大学生命科学学院和北大清华生命科学联合中心博雅特聘教授、博士生导师。2011年毕业于北京大学生命科学学院, 获植物学博士学位, 2012-2017年于美国芝加哥大学生态与演化系从事博士后研究, 2018年至今在北京大学生命科学学院和北大清华生命科学联合中心任职, 历任助理教授(预聘)、副教授(长聘)、正教授(长聘); 担任中国昆虫学会理事、中国动物学会理事、中国动物学会动物进化理论专委会副主任委员等。课题组整合实验和计算生物学研究方法, 探究重要演化问题的理论基础和分子机理, 例如以拟态蝶类为模式研究动物多样性演化和适应机制。获得国家自然科学基金杰出青年项目、国家海外高层次人才引进计划(青年项目)、北京市自然科学基金杰出青年项目等资助, 获得周尧昆虫分类学奖励基金一等奖。研究成果以通讯作者或者第一作者(含共同)发表在 *Cell*、*Nature*、*Nature Ecology and Evolution*、*Nature Communications*、*Science Advances* 等期刊, 被 *Faculty1000* 推荐, 收录入两部教科书 (*An Introduction to Molecular Evolution and Phylogenetics* 和 *Genetics: From Genes to Genomes*)。

蝶类基因组学研究进展与展望

王姝婷^{1,2#}, 李君威^{1#}, 倪嘉欣¹, 吕魁帆¹, 张蔚^{1,3,4,5*}

(1 北京大学生命科学学院, 基因功能研究与操控全国重点实验室, 北京 100871; 2 中国农业大学植物保护学院, 北京 100193; 3 北京大学北大-清华生命科学联合中心, 前沿交叉学科研究院, 北京 100871; 4 北京大学生态研究中心, 北京 100871; 5 墨脱生物多样性西藏自治区野外科学观测站, 林芝 860711)

摘要: 蝶类因其绚丽多彩的形态与丰富的多样性受到广泛关注, 也是生物学研究的重要类群。近年来, 测序技术及数据分析方法的进步与基因编辑等实验方法的革新, 共同推动了蝶类研究进入基因组学时代, 使其成为一个发展迅速且体系日益完善的研究领域。这些研究深化了我们对生物多样性及适应性的形成及演化机制的理解。本文旨在梳理蝶类基因组学的研究历程与重要进展, 并对相关的关键技术方法进行综述。

关键词: 蝶类; 基因组学; 系统发育基因组学; 演化发育生物学; 适应性演化; 基因编辑

中图分类号: Q78; Q961

文献标识码: A

Progress and prospects in butterfly genomics research

WANG Shu-Ting^{1, 2#}, LI Jun-Wei^{1#}, NI Jia-Xin¹, LYU Wei-Fan¹, ZHANG Wei^{1, 3, 4, 5*}

(1 State Key Laboratory of Protein and Plant Gene Research, School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; 2 College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 3 Academy for Advanced Interdisciplinary Studies, Peking-Tsinghua Center for Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; 4 Center for Ecology, Peking University, Beijing 100871, China; 5 Medog Biodiversity Observation and Research Station of Xizang Autonomous Region, Nyingchi 860711, China)

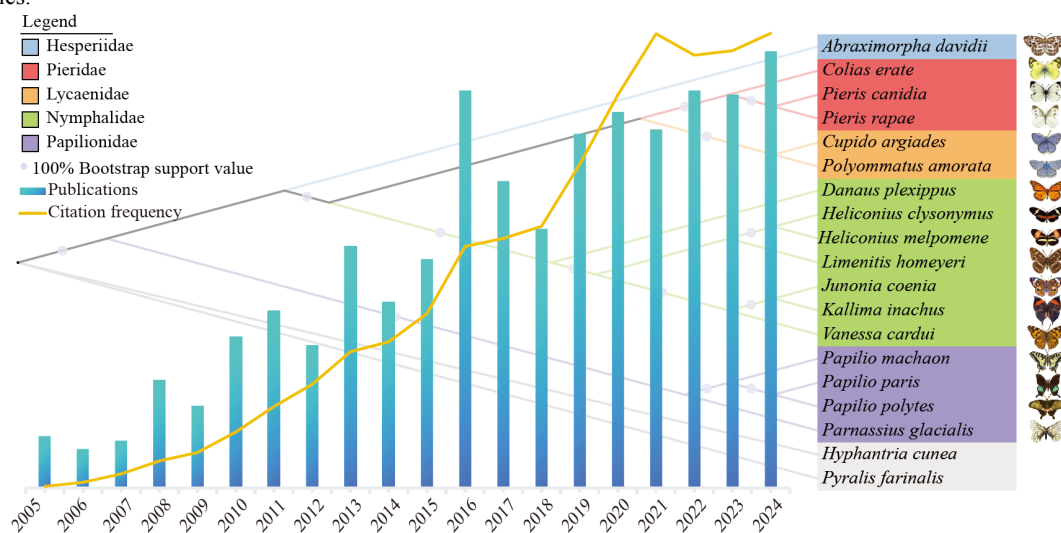
收稿日期: 2025-10-29; 修回日期: 2025-12-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(32325009, 32170420)

#共同第一作者

*通信作者: E-mail: weizhangvv@pku.edu.cn

Abstract: Butterflies, with their spectacular morphological diversity and complex ecological adaptations, have long served as a premier model system for studying evolution, development, and ecology. The advent of the genomic era, marked by the publication of the first reference genome for the monarch butterfly (*Danaus plexippus*) in 2011, has fundamentally transformed lepidopteran research. This revolution is driven by the convergence of rapidly advancing sequencing technologies, sophisticated bioinformatic tools, and powerful functional validation methods like CRISPR/Cas9 gene editing. These advances have enabled a paradigm shift from descriptive studies to mechanistic investigations of the genetic and developmental basis of butterfly diversity. This review synthesizes the remarkable progress in butterfly genomics research over the past 15 years, providing a comprehensive overview of the field's evolution, key findings, and future trajectories. We begin by outlining the technological journey that has underpinned this progress. We detail how sequencing paradigms have evolved from early short-read assemblies to the current era of highly contiguous, chromosome-scale genomes achieved through long-read sequencing (PacBio, Oxford Nanopore) and chromatin conformation capture (Hi-C) techniques. This section highlights how each technological leap, from the first reference genome to the latest assemblies incorporating three-dimensional chromatin data, has broadened the scope of biological questions, allowing researchers to advance from gene discovery to analysis of genomic architecture and regulatory evolution. We then synthesize major scientific advances facilitated by these genomic resources. We discuss insights from butterfly phylogenomics, where large-scale datasets have resolved long-standing debates about higher-level relationships and timing of diversification events. A central focus is the functional genomics of wing patterning, a classic example of evolutionary developmental biology (Evo-Devo). We systematically review the identification and validation of conserved "genetic toolkit" genes (e.g., *WntA*, *optix*) governing color pattern elements, and the groundbreaking work elucidating how cis-regulatory evolution and non-coding RNAs (e.g., the *cortex* locus and its associated *ivory* lncRNA and *mir-193* miRNA) generate stunning pattern diversity, from Müllerian mimicry rings in *Heliconius* to seasonal polyphenisms in *Junonia*. Beyond color patterns, we also cover genomic insights into other adaptive traits, including migration, detoxification, and sensory biology. Finally, we critically assess the current state of the field, identifying persistent challenges such as uneven taxonomic sampling of genomes, barriers to conducting functional validation in non-model species, and the need to integrate micro-effect genetic variation into models of complex trait evolution. Based on these limitations, we propose a forward-looking perspective. The next frontier lies in integrating single-cell multi-omics, spatial transcriptomics, and advanced gene-editing approaches to construct predictive, multi-scale models that bridge the gap from genotype to phenotype. By consolidating knowledge on the history, methods, and major discoveries in butterfly genomics, this review aims to serve as a foundational reference for both newcomers and established researchers, while charting a course for future work that will further solidify butterfly's role at the forefront of evolutionary and functional genomics.



Key words: butterfly; genomics; phylogenomics; evolutionary developmental biology (Evo-Devo); adaptive evolution; gene editing

蝶类具有丰富的物种多样性,已鉴定的物种数量超过18 700种^[1],其在形态、行为和生活史策略上展现出的丰富变异,为科学家揭示生命演化之谜提

供了天然实验室。蝶翅作为一种相对简单的形态结构,却整合了飞行、求偶、体温调节及防御等多种在生存和繁殖中至关重要的功能。与其他昆虫类群相

比,蝶翅通常在色彩、图案和形状上表现出更为丰富且易于观察的多样性;这些表型变异通常直接与特定的适应机制(如警戒色、拟态)或性选择偏好相关联,从而能够直观地揭示自然选择与性选择等演化动力的作用机制^[2-4]。因此,蝶类长期以来不仅是公众科学与生态观赏的明星类群,更是演化生物学、遗传学、发育生物学等研究领域的经典模型系统^[5-9]。

早期的蝶类研究主要建立在比较形态学的基础上,通过精细解剖与比对蝶翅脉序、斑纹、色彩以及雌雄外生殖器等特征,构建了蝶类分类学框架。这一分类系统伴随现代生物技术的不断革新经历了重要演变:从传统上基于形态特征的约12个科的系统,逐步发展到当前基于分子系统发育学证据被广泛接受的7个科的系统,即弄蝶科(Hesperiidae)、凤蝶科(Papilionidae)、粉蝶科(Pieridae)、灰蝶科(Lycaenidae)、蛱蝶科(Nymphalidae)、蛱蝶科(Riodinidae)和丝角蝶科(Hedylidae)^[10]。这一系统演变的背后,离不开对关键形态性状如翅斑模式(Pattern)、翅形(Shape)与体型(Size)等的同源性及其演化意义的深入解析。蝶类丰富的表型多样性为此提供了广阔的研究维度,其中既包括高度保守、用于界定同源关系的翅脉序,也涵盖了展现强烈适应性演化的性状。例如,在翅形方面,迁飞性君主斑蝶(*Danaus plexippus*)为适应长距离飞行演化出的更狭长的翅形,是其飞行策略的关键形态适应^[11];在体型方面,从微小型灰蝶、粉蝶到大型凤蝶的体型选择,深刻反映了其在生命周期策略、性选择及热调节等功能上的演化权衡^[12-14];对翅斑模式的研究是这一领域的典范,较为关键的节点包括Schwanwitsch和Süffert分别独立描述了蛱蝶中翅图案相似的位置同源系统,也即蛱蝶科平面图(Nymphalid ground plan, NGP),系统地阐释了斑纹的位置同源系统,成为该领域的经典理论框架^[15,16]。此后,这一系统被陆续拓展至其他科的蝶类中^[16-18]。在现代系统发育学研究的背景下,这些研究为鳞翅目主要科类间基本结构的演化提供了可操作的模型^[19]。

从20世纪90年代末至21世纪初,分子标记技术的兴起为蝶类系统发育研究带来了革命性变化。早期研究基于线粒体基因,特别是细胞色素c氧化酶亚基I(cytochrome c oxidase subunit I, COI)的“DNA条形码”技术,由Hebert等^[20](2003)率先提出这一概念并验证了其在蝶类物种快速鉴定中的普适性,有效地提升了生物多样性调查的客观性与效率,为系

统发育研究奠定了基础。随着研究的深入,学者们认识到单一基因片段在解决深层系统发育关系时存在局限。随后,扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)、随机扩增多态性DNA(random amplified polymorphic DNA, RAPD)等多位点基因分型技术得到了广泛应用,这些技术通过提供基因组水平的分子标记,推动了研究从物种鉴定向种群遗传结构精细解析迈进。例如,AFLP技术被应用于检测粉蝶属(*Pieris*)蝶类城市种群与乡村种群的遗传分化,标志着研究尺度从种间向种内的深化,并为在更高分辨率下厘清复杂的蝶类系统发育关系提供了关键支持^[21]。

2011年,君主斑蝶参考基因组的首次发布,是蝶类研究史上一个关键转折点,标志着蝶类研究范式从基于局部基因标记正式迈入全基因组学时代^[22]。这一突破性工作为在基因组尺度上比较分析、追溯演化历史提供了首个完整的范例,开启了利用全基因组数据解决以往难以厘清的宏观与微观演化问题的新思路。此后,高质量蝶类参考基因组不断涌现,为利用全基因组重测序数据探索蝶类多样性背后的遗传机制奠定了坚实的基础。

在该研究范式下,研究者得以利用全基因组数据解决以往难以厘清的演化难题。例如,在袖蝶属(*Heliconius*)辐射式演化过程中,曾发生了频繁的种间杂交事件,这给厘清其系统发生关系造成了困难,而使用全基因组比对策略可最大程度地保留物种之间可对比的序列,从而显著提升对属内乃至种间复杂关系解析的分辨率与可靠性^[23]。当前,蝶类研究正朝着多组学整合的方向发展。研究不再局限于静态的基因组序列,而是通过整合转录组、表观组等功能基因组学手段,并结合染色体水平组装技术,深入探究表型多样性的发育与演化机制。例如,在三维基因组层面,通过比较凤蝶及其近缘种的高质量基因组,有助于揭示染色体重排如何通过调控基因表达以驱动生殖隔离和物种形成^[24]。蝶类研究范式正以前所未有的发展速度进行拓展,继续引领我们探索和理解生命演化的规律。

1 蝶类组学研究近况与研究方法

为了展示蝶类基因组学研究的发展趋势,作者以“butterfly genome”或“butterfly genomics”或“butterflies genome”或“butterflies genomics”为主

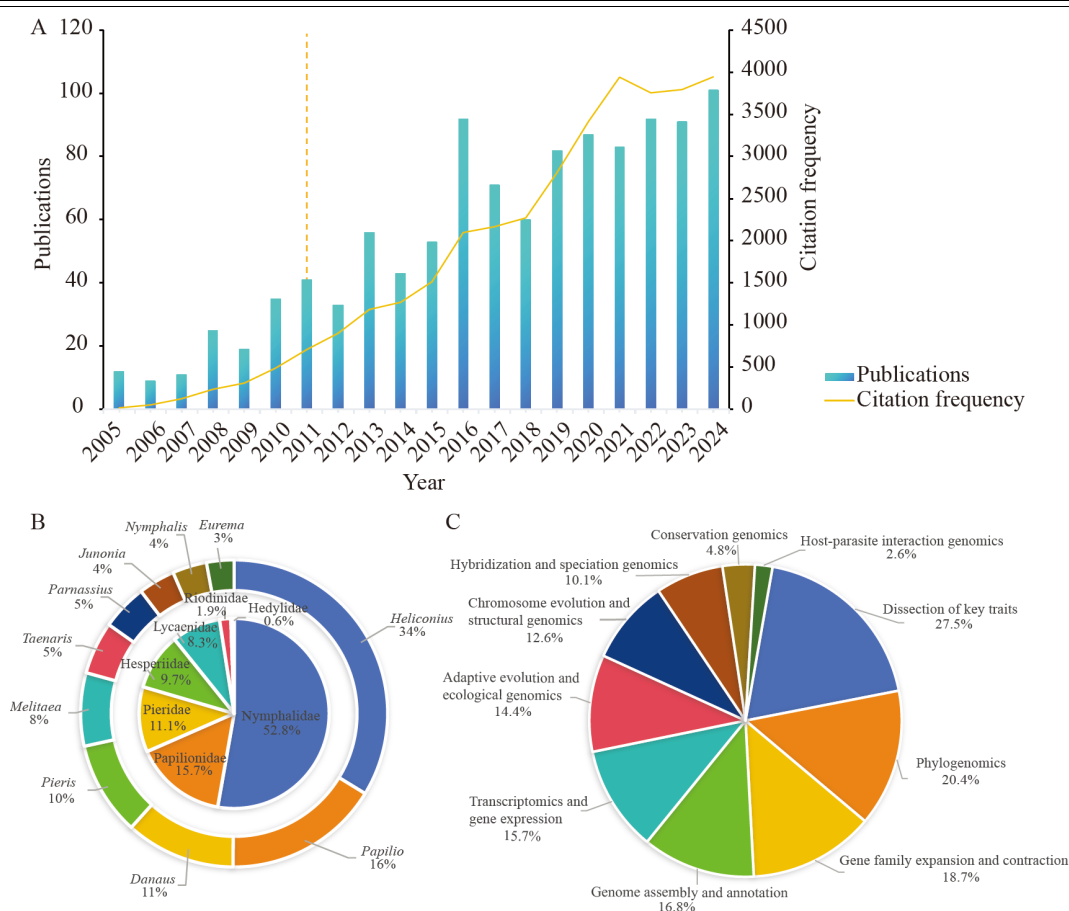


图1 2005–2024年蝴蝶基因组学文献计量与研究方向概览

A: 年度文献出版量及被引频次趋势统计图, 其中虚线表示2011年蝶类第一个参考基因组发布时间节点; B: 样本文献的科-属分布嵌套环形图; C: 样本文献主要研究方向统计饼图。

Figure 1 Bibliometric and research focus overview of butterfly genomics literature (2005–2024)

A: Annual publication volume and citation trend. The dashed line indicates the publication year (2011) of the first butterfly reference genome. B: Nested circular chart of family-genus distribution for the sampled literature. C: Pie-chart summary of the major research themes addressed in the sampled literature.

题,在学术数据库Web of Science核心合集中进行了检索(图1)。自2005年至2024年,相关的蝶类研究论文数量呈现显著增长趋势,反映出该领域受到日益广泛的学术关注(图1A)。值得注意的是,2011年以前发表的研究主要基于线粒体基因、微卫星或候选基因等局部基因标记,这些研究虽涉及基因组数据,但尚未开展全基因组尺度的分析。上文提及的2011年君主斑蝶参考基因组的发布标志着蝶类研究从“基于局部标记的基因组学研究”正式迈入了“全基因组学时代”,推动了研究范式逐步转变为利用基因组图谱系统性地解决蝶类演化问题。图1B显示,在科阶元层面,蛱蝶科和凤蝶科贡献了过半数的发表记录;而在属级水平上,袖蝶属、凤蝶属(*Papilio*)等模式类群位列前十,进一步提示当前基因组数据集

中于具有生态-演化代表性的支系。具体研究方向涵盖染色体演化、基因家族扩张与收缩,以及关键性状相关基因的功能解析等(图1C)。文献数量的持续增加,标志着蝶类基因组学已逐渐成为一个快速发展且系统性不断增强的研究领域。

高质量的参考基因组是开展组学分析的重要基础,也为研究基因组的演化历史提供了重要数据资源。以蝶类的首个参考基因组(君主斑蝶基因组)为例,君主斑蝶这一物种以长距离迁飞闻名,对其基因组信息的解析为理解其迁飞的遗传和分子机制提供了基础^[22]。基因组组装质量通常采用N50(连续性指标,指组装序列长度中位数)和BUSCO(完整性评估,即基准通用单拷贝同源基因集)等指标进行评估^[25],而高质量基因组数据则为比较基因组学研究

创造了条件。在比较基因组学研究中,与亲缘关系较远的物种进行比较,可辅助筛查蝴蝶支系特异的基因家族扩张或收缩事件,是识别谱系特异性遗传创新的常用策略。家蚕(*Bombyx mori*)是鳞翅目的重要模式生物,其基因组已经被深入研究。通过将蝶类与家蚕这一鳞翅目模式物种的基因组进行同线性分析,能够揭示染色体结构的保守性与变异,从而推断演化历史。例如,对红带袖蝶(*Heliconius melpomene*)与家蚕基因组的同线性分析,揭示了蝶类染色体的演化规律,有助于通过宏观视角识别蝴蝶基因组中的独特演化事件。这种远缘比较能凸显在近缘物种中可能被忽略的基因组演化事件。具体而言,基因预测结果显示红带袖蝶化学感受器基因家族发生扩张^[26],这一变化可能在其与宿主植物协同演化及性选择中发挥关键作用,从而被认为是促进袖蝶属物种形成的重要机制^[27,28]。目前,随着测序成本的持续下降和基因组组装方法的发展,公共数据库中的蝶类组装基因组可获得性日益提高(相关资源见:<https://ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term%40txid37572%5BOrganism%3Aexp%5D>,<http://ensembl.lepbase.org/index.html>),已公布的蝴蝶基因组数量超过800个^[29]。对这些基因组资源的宏观分析揭示了当前研究的优势与盲区:在组装质量上,仅有少部分明星蝶类物种基因组达到染色体级别,其余多为scaffold或contig水平,且N50和BUSCO完整性得分分布广泛,表明质量参差不齐;从分类学研究覆盖度来看(图1B),在科级水平上,基因组数据主要集中在蛱蝶科(52.8%)和凤蝶科(15.7%)等明星类群,而弄蝶科(9.7%)和灰蝶科(8.3%)的代表性相对不足。这种不均衡现象主要归因于模式类群的研究传统、样本获取的可及性以及生物学特性(如世代周期、基因组大小、染色体结构复杂度等)对建库与组装难度的综合制约。比如,由于绢蝶属(*Parnassius*)标本采集较困难、基因组较大、组装注释较困难等原因,其基因组数据较为匮乏。目前仅有阿波罗绢蝶(*Parnassius apollo*, 1.39 Gb)、珍珠绢蝶(*Parnassius orleans*, 1.22 Gb)的非染色体水平基因组草图公布。这些多重因素限制了蝶类全类群演化规律的推断,使得在种间开展比较基因组学研究与在种内开展群体遗传学研究等方面存在较多亟待解决的问题;从属级水平来看,袖蝶属(34%)和凤蝶属(16%)存在密集测序,占据半数。在科学目标分布上(图1C),

这些基因组多用于研究如拟态等关键性状解析(27.5%)、系统发育基因组学(20.4%)以及基因家族扩张与收缩(18.7%)等科学问题,反映了领域内对特定性状的聚焦,这虽然推动了重点领域的突破,但也可能造成其他重要生物学问题如保护基因组学(4.8%)与互作基因组学(2.6%)的潜在研究盲区。2024年的一项基于210个鳞翅目物种的染色体级别的大规模比较基因组学研究揭示,现存鳞翅目基因组起源于32个祖先连锁群,这些单元被命名为Merian元件,其中8个谱系经历了显著的融合与分裂事件,不仅揭示了鳞翅目基因组结构演化的内在约束,也为理解真核生物基因组的普遍演化规律提供了新见解^[30]。

在蝶类研究进入全基因组时代的同时,基于多基因序列的大规模系统发育分析,凭借其广泛的分类学覆盖能力,继续为解析高阶元演化关系提供关键支撑。例如,一项研究整合了来自全世界超90个国家的近2 300个物种的391个基因序列的分析,构建了一个节点支持率较高的蝶类系统发生树。该分析揭示,有多达36个族级(tribe)分类单元需要重新界定;通过将该系统发生树与宿主植物数据集进行联合分析,推断蝶类可能起源于美洲,并以豆科植物为原始寄主^[10]。这一工作凸显了多基因数据在涵盖广泛类群时的独特优势,但也提示未来欲进一步厘清系统发育关系,需在更广泛样本基础上整合全基因组数据,以提升分辨率并验证假设。

此外,基于全基因组测序的数据还为功能基因组学研究的深入开展提供了基础支撑。解析特定性状遗传基础的关键,在于寻找表型变异与序列变异之间的关联。常用的全基因组尺度扫描方法包括全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)^[31,32]、基于固定指数(F_{ST})的遗传分化评估^[33]以及选择信号扫描^[23]等。这些方法能够在全基因组范围内尽可能无偏地筛选与适应性性状形成相关的关键遗传位点。

基于研究和分析手段的发展,原始的多基因序列数据与全基因组研究新数据形成互补关系。在获得了上述多层次、高质量的组学数据资源后,蝶类的研究也正迎来新的机遇:一方面,众多经典的蝶类生物学现象得到了深入研究和解析,拓展了群体遗传学、演化发育生物学等领域的外沿边界;另一方面,在热点蝶类的线粒体系统发育框架(图2A)与已发

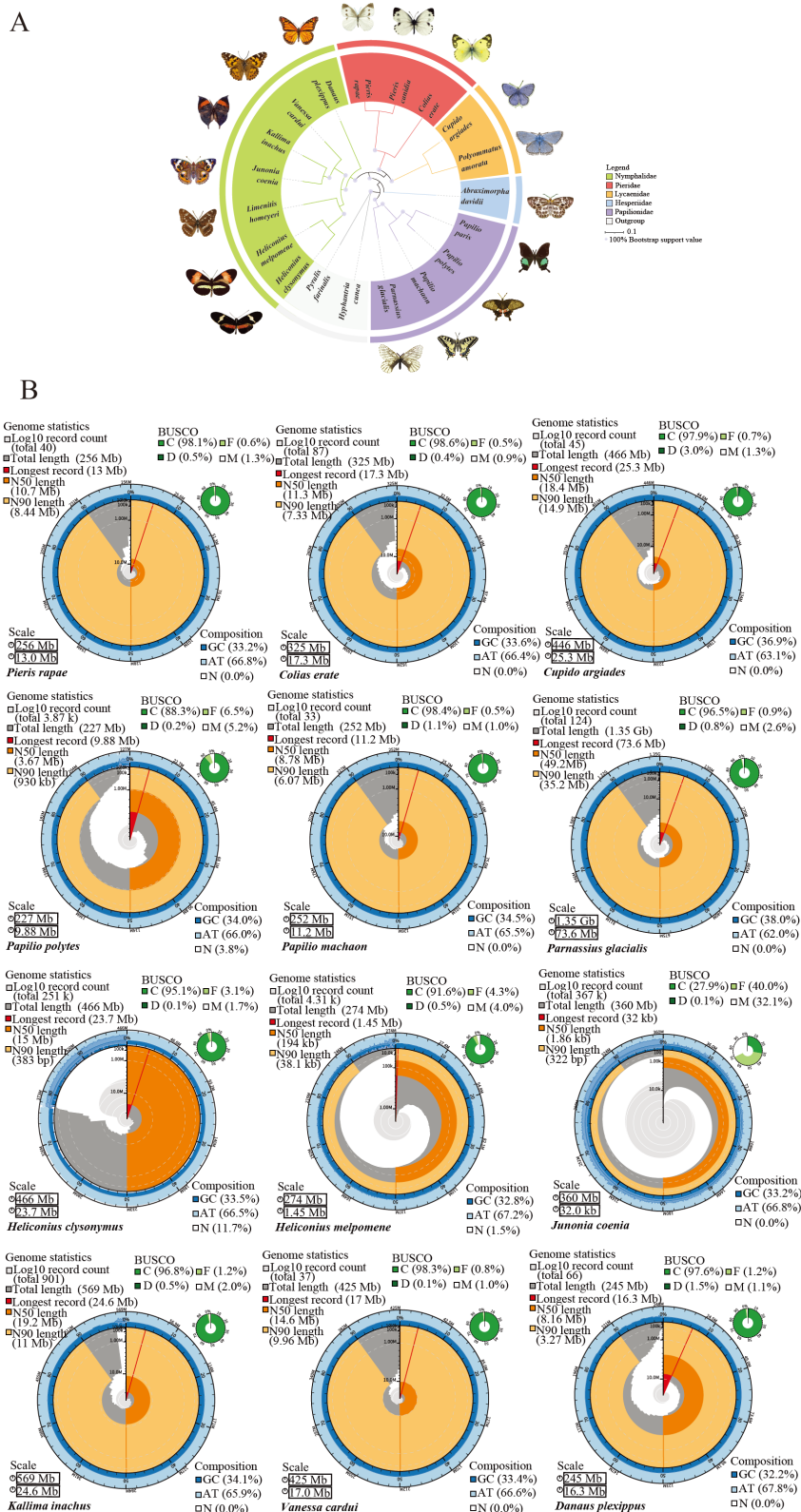


图2 热点蝶类的线粒体基因组系统发育树与核参考基因组组装质量概览

A:最大似然法构建的基于线粒体基因组的系统发育树;B:发育树中已发布的核参考基因组组装情况与质量评估蜗牛图。

Figure 2 Mitogenomic phylogeny and nuclear reference genome landscape of hotspot butterfly taxa

A: Maximum-likelihood phylogenetic tree reconstructed from complete mitochondrial genomes; B: Snailplot illustrating the status and quality assessment of published nuclear reference genome assemblies corresponding to the phylogeny.

表1 代表性蝶类物种参考基因组组装质量统计
Table 1 Assembly statistics of representative butterfly reference genomes

科	物种	总数量Log10	总长度	最长值	N50	N90	BUSCO	GC%
蛱蝶科 Nymphalidae	<i>Danaus plexippus</i>	66	245 Mb	16.3 Mb	8.16 Mb	3.27 Mb	C(97.6%)F(1.2%)D(1.5%)M(1.1%)	32.2
	<i>Vanessa cardui</i>	37	425 Mb	17 Mb	14.6 Mb	9.96 Mb	C(96.5%)F(0.9%)D(0.8%)M(2.6%)	33.4
	<i>Kallima inachus</i>	901	569 Mb	24.6 Mb	19.2 Mb	11 Mb	C(96.8%)F(1.2%)D(0.5%)M(2.0%)	34.1
	<i>Junonia coenia</i>	367 k	360 Mb	32 kb	1.86 kb	322 bp	C(27.9%)F(40.0%)D(0.1%)M(32.1%)	33.2
	<i>Heliconius chrysonymus</i>	251 k	466 Mb	23.7 Mb	15 Mb	383 bp	C(95.1%)F(3.1%)D(0.1%)M(1.7%)	33.5
	<i>Heliconius melpomene</i>	4.31 k	274 Mb	1.45 Mb	194 kb	38.1 kb	C(91.6%)F(4.3%)D(0.5%)M(4.0%)	32.8
凤蝶科 Papilionidae	<i>Pieris rapae</i>	40	256 Mb	13 Mb	10.7 Mb	8.44 Mb	C(98.1%)F(0.6%)D(0.5%)M(1.3%)	33.2
	<i>Papilio polytes</i>	3.87 k	227 Mb	9.88 Mb	3.67 Mb	930 kb	C(88.3%)F(6.5%)D(0.2%)M(5.2%)	34.0
	<i>Papilio machaon</i>	33	252 Mb	11.2 Mb	8.78 Mb	6.07 Mb	C(98.4%)F(0.5%)D(1.1%)M(1.0%)	34.5
	<i>Parnassius glacialis</i>	124	1.35 Gb	73.6 Mb	49.2 Mb	35.2 Mb	C(96.5%)F(0.9%)D(0.8%)M(2.6%)	38.0
粉蝶科 Pieridae	<i>Colia serate</i>	87	325 Mb	17.3 Mb	11.3 Mb	7.33 Mb	C(98.6%)F(0.5%)D(0.4%)M(0.9%)	33.6
灰蝶科 Lycaenidae	<i>Cupido argiades</i>	45	446 Mb	25.3 Mb	18.4 Mb	14.9 Mb	C(97.9%)F(0.7%)D(3.0%)M(1.3%)	36.9

注:在BUSCO统计数据中,C(Complete)表示完整基因比例,F(Fragmented)为片段化基因,D(Duplicated)为重复基因,M(Missing)为缺失基因。

Note: In the BUSCO statistics, C (Complete) indicates the proportion of complete genes, F (Fragmented) represents fragmented genes, D (Duplicated) denotes duplicated genes, and M (Missing) refers to missing genes.

表核参考基因组质量评估(图2B、表1)的基础上,系统发育背景与基因组资源互补,为蝶类适应性演化研究提供新视角。下文将重点介绍蛱蝶科、凤蝶科、粉蝶科等几个在基因组学研究中被普遍关注和具有代表性的蝴蝶类群,并从早期的多基因序列数据与全基因组研究新数据相结合的视角,重点阐述在物种形成、适应性演化等方面的基因组学研究进展。

1.1 基因组学技术与蝶类研究范式的演变

基因组学技术的快速发展深刻改变了蝶类研究的范式,为探索蝶类的演化、生态适应性和种群遗传学等提供了全新的机会。

以Illumina为代表的短读长技术(next-generation sequencing,NGS,下一代测序),因其高通量、高准确性和低成本的优势,催生了蝶类参考基因组的“从无到有”。2011年发布的君主斑蝶基因组是这一阶段的标志性成果,其组装主要依托Roche 454 GS-FLX

Titanium长读长平台,并辅以Sanger末端配对文库和Illumina GAII短读长纠错完成。该技术解决了在全基因组尺度上研究“从0到1”的问题,使得研究者能够首次在全基因组层面系统探讨诸如迁飞等复杂性状的遗传基础^[22]。然而,短读长在应对高度重复、高度杂合的基因组区域时面临固有局限,导致组装高度碎片化(Contig N50通常较短),很大程度上限制了对基因组结构变异、基因家族完整组成以及重复序列功能的研究。

为了解决二代测序短读长的问题,三代测序技术(third-generation sequencing,TGS)应运而生,其代表性技术包括PacBio测序(single molecular real-time,SMRT,单分子实时测序)和Oxford Nanopore测序。长读长的核心优势在于能够直接跨越复杂的重复序列区域和结构变异位点,从根本上解决了短读长组装中常见的歧义问题,从而将基因组组装质

量从“碎片化”推进到“高度连续”的新阶段^[34]。该技术在昆虫基因组学中很快得到了应用,例如,2018年的一项研究利用PacBio长读长数据对重要媒介昆虫冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)的基因组进行了重新组装^[35]。此项工作仅使用单只雌蚊的微量DNA(100 ng)作为起始材料,便获得了连续性(重叠群N50达3.5 Mb)与完整性(超过98%的保守基因为全长)俱佳的组装结果,成功将90%以上此前未定位的基因定位至正确的染色体,并解析了超过三分之一基因组的单倍型信息。这项工作不仅为按蚊的适应性演化研究提供了高质量数据,也证明了PacBio长读长测序解决小型、高度杂合生物基因组组装难题的普遍优势,使完整组装基因的异构体、端粒和着丝粒周边区域成为可能,为准确评估基因家族扩张或收缩、解析近缘种间基因组结构差异提供了可靠的数据基础。

长读长测序与Hi-C(high-throughout chromosome conformation capture,高通量染色体构象捕获)等辅助组装技术的结合,标志着蝶类基因组学研究进入了“染色体级别”的高精度组装时代^[36]。Hi-C技术通过捕捉染色质在三维空间中的交互信息,将连续的长序列准确锚定并挂载到真实的染色体上^[37]。该技术体系的应用,使得构建高质量的参考基因组并开展深入的比较与演化分析成为可能。以碧凤蝶(*Papilio bianor*)为例,其基因组研究在近年来持续深化。2019年,研究者通过PacBio长读长与Hi-C联合测序,首次获得了碧凤蝶染色体水平的参考基因组(总长421.52 Mb, contig N50=5.5 Mb, scaffold N50=13.12 Mb, BUSCO=96.3%),为后续研究奠定了关键的资源基础。利用该染色体级组装,作者采用成对顺序马尔可夫聚结(Pairwise Sequentially Markovian Coalescent, PSMC)模型解析碧凤蝶的群体历史动态,结果显示其有效种群规模自末次冰期以来持续扩张,至末次盛冰期达到峰值,这与先前已报道的多种昆虫研究结果一致。碧凤蝶染色体水平的参考基因组不仅为研究碧凤蝶生物学特性的遗传和分子机制奠定了基础,也为凤蝶科乃至蝴蝶资源的可持续利用与生物多样性保护提供了关键种质信息^[38]。在此基础上,Zhou等^[24]的研究代表了该方向上的重要进展。他们不仅发布了迄今最完整的碧凤蝶基因组(总长528.53 Mb, contig N50=11.56 Mb, scaffold N50=13.59 Mb, BUSCO=98.5%),更以此为

基础,首次在蝴蝶中系统揭示了三维染色质结构在经历大规模基因组重排类群中的演化模式与功能效应。这项研究超越了单纯的序列组装,通过整合三维基因组学分析,直接探讨了基因组三维架构的演化如何与基因调控及表型创新相联系,将蝶类基因组学的研究视角从“一维序列”拓展至“三维结构与功能”的整合层面。从基础框架的搭建到多维度机制的解析,碧凤蝶的案例清晰地表明,测序与组学技术的迭代使我们得以持续探索物种演化复杂性的深层机制。

1.2 蛱蝶科(Nymphalidae)

蛱蝶科是蝴蝶中种类最多、分布最广、形态和行为最为多样化的科之一,是昆虫学和演化生物学研究中的重要类群。

1.2.1 眼蛱蝶属(*Junonia*)

眼斑是蝶翅的标志性图案之一,这种图案常见于蛱蝶科蝶类,可能具有求偶识别与捕食者防御等复杂功能^[3]。偏瞳蔽眼蝶(*Bicyclus anynana*)是最早开始眼斑研究的模式物种,早期研究主要描述了眼斑的位置、颜色、形状、大小、数量等性状,并通过分析果蝇中翅发育基因在其中的表达模式,鉴定出包括*Distal-less(Dll)*、*spalt(sal)*、*Notch*等与眼斑发育相关的基因^[39-41];在鹿眼蛱蝶(*Junonia coenia*)中,果蝇中参与附肢发育的*Dll*基因同样被证实表达于眼斑区域^[42]。该类调控模式也被称为演化发育生物学中的基因协同(co-option),即应用和调控已存在发育通路中的基因来实现新的功能。多组学研究手段的发展,使调控眼斑的基因之间的互作关系得到深入解析,并将研究的视角拓展到基因的调控序列。眼斑的形成涉及包括*Dll*、*spalt(sal)*和*Antennapedia(Antp)*在内的祖先基因调控网络的招募;敲除*Dll*和*sal*的顺式调控元件会导致眼斑、触角、足和翅的缺失^[43]。在偏瞳蔽眼蝶中,基于其预蛹前翅的单细胞测序数据,研究进一步解析了鳞片发育的分子机制,鉴定出锌指转录因子基因*senseless*和激素受体基因*HR38*在翅细胞命运决定与分化中的关键作用^[44]。此外,眼蛱蝶属内显著的季节型为研究环境对翅图案的影响提供了理想模型。在鹿眼蛱蝶中,通过在实验室重现季节型表型,研究者鉴定了三个与之相关的基因。结合内分泌检测、染色质可及性与构象分析,该研究揭示了蝶翅颜色如何从一种环境依赖的可塑性性状转变为遗传决定的稳定性状,即发生了

遗传同化(genetic assimilation),这一过程是通过选择下游翅花纹基因的特定调控单倍型实现的^[45]。

1.2.2 袖蝶属(*Heliconius*)

除特定表型研究外,一些蝴蝶类群还凭借其独特演化特征成为演化研究的模式系统,尤其是随着分析方法的进步,新热带区的袖蝶属蝶类受到广泛关注。袖蝶通过从寄主植物中摄取氰苷^[46]或合成脂肪族氰苷糖苷^[47,48]使捕食者厌食,其花粉取食行为^[49]、部分种类的蛹期交配行为以及卓越的视觉敏锐度^[50]也颇具特色。更重要的是,远缘袖蝶物种间形成的穆氏拟态(Müllerian mimicry)组合表现出高度趋同的翅脉图案,这些图案既是协同抵抗捕食的警戒色(warning coloration)^[51],也是选型交配(assortative mating)^[52]的重要线索。近年来,科学家已在袖蝶中鉴定出多个与翅型形成相关的工具包基因座^[53-55],它们在其他蝶类的翅图案发育中同样发挥重要作用,进一步印证了发育约束与多样化的统一性。例如,*wntA*基因控制红斑线蛱蝶(*Limnitis arthemis astyanax*)模拟有毒物种美洲蓝凤蝶(*Battus philenor*)的孟德尔式黑色素开关^[56],而*optix*基因参与银纹红袖蝶(*Agraulis vanillae*)、小红蛱蝶(*Vanessa cardui*)和带眼蝶(*Chonala episcopalis*)的色素性与结构色形成^[57]。由于袖蝶类群仍处于持续的物种形成过程中,种间杂交可重现大量表型多样性^[58]。群体基因组分析不仅厘清了袖蝶属系统发育关系^[23],还揭示了适应性基因渗入现象,促进了对翅型拟态^[26,59,60]与运动能力^[61]等性状的理解。袖蝶鲜明的翅图案不仅是抵御天敌的警戒色,也在交配选择中发挥作用。行为学、群体基因组学与表达分析的综合研究表明,两种袖蝶物种对翅膀红色斑纹表现出相同的视觉偏好,该偏好由一个渗入基因*regucalcin1*调控。其神经系统中的表达模式以及CRISPR/Cas9基因敲除实验均证实了该基因参与交配选择过程。这一发现支持了杂交在行为演化中的作用,并揭示了视觉引导行为在物种适应与形成中的重要性^[62]。

基于袖蝶的研究体系积累了丰富的基因组资源,袖蝶基因组演化的相关研究也取得了多项进展。为鉴定近缘物种基因组之间的结构变异(structural variation, SV),研究者使用三个近缘的袖蝶属物种以开展跨物种的基因组结构变异比较,结果显示高达18%的基因组为蝴蝶两个单倍型之间的插入缺

失,高达62.7%的基因组为最远物种基因组之间的谱系特异性结构变异,表明基因组间结构变异广泛存在,而谱系特异的序列主要表征为在整个基因组中随机插入的转座元件(transposon element, TE)^[63]。通过将取样范围进一步扩展到整个Heliconiini族,开展共63个物种的泛基因组分析,则进一步提升了该族系统发生树的分辨率,并可对该族各分支间的渗入模式进行推断^[64]。在比较染色质序列与结构的基础上,袖蝶物种间的对比进一步扩展到染色质的开放程度,对艺神袖蝶(*Heliconius erato*)和红带袖蝶的转座酶可及性染色质测序(assay for transposase-accessible chromatin using sequencing, ATAC-seq)数据的分析,进一步将比较维度扩展至染色质可及性。分析发现了大量物种特异性的染色质开放区域,这些区域通常位于泛基因组分析中保守性较差的区段;该研究还鉴定出艺神袖蝶物种特异的*optix*基因的增强子,并通过CRISPR/Cas9基因编辑方法验证了这一顺式调控元件对于调控翅红色斑块形成的作用^[65]。

1.2.3 枯叶蛱蝶属(*Kallima*)

除了物种之间相互模仿的拟态类群,蛱蝶中还有翅花纹类似枯叶的乔装(masquerade)现象,例如因酷似枯叶而闻名的枯叶蛱蝶属蝶类。由于表型相近,枯叶蛱蝶属多个物种之间的分类地位在历史上存在争议^[66],而基因组学数据为厘清枯叶蛱蝶属内物种的分类地位提供了新的重要支撑^[67]。通过收集不同地区的枯叶蛱蝶属种群,研究者构建了基于全基因组多态性位点的系统发生树,结果支持枯叶蛱蝶属内主要存在两个支系,即枯叶蛱蝶-指斑枯叶蛱蝶支(*inachus-alicia* clade)及隐种枯叶蛱蝶-拟枯叶蛱蝶-爪哇枯叶蛱蝶支(*incognita-limborgii-paralekta* clade)^[32]。然而,使用不同数据集建树会产生多变的拓扑结构,提示存在不完全谱系分选或发生了杂交事件^[68]。枯叶蛱蝶属内部分物种有同域分布现象,例如有三个物种共存于喜马拉雅东部地区的墨脱县。基于基因组学数据的种群迁移历史分析显示,自墨脱向外发生的定向迁移事件曾出现在该属多个物种中;结合生态位重建结果,研究提出喜马拉雅山脉东部地区为枯叶蛱蝶属起源与分化的中心^[32]。基于GWAS,该研究还鉴定出*cortex*基因参与控制该表型的多样性,并进一步通过CRISPR/Cas9基因编辑构建嵌合敲除突变体进行

了功能验证;对于枯叶蛱蝶属内长期存在的跨物种维持的叶形拟态多态性,研究通过构建群体遗传学模型的方法鉴定出频率依赖的负选择是主要的驱动力^[32]。尽管枯叶蛱蝶属具有直观典型的拟叶伪装,其能够逃脱捕食者的实际优势在近期的行为学研究中才得到证实。一项以雏鸡为捕食者的实验表明,经真实枯叶训练而产生厌恶感的雏鸡,会将这种厌恶感泛化至枯叶蛱蝶^[69]。该研究首次通过实验验证了蝶类拟叶表型具有有效的保护作用。

1.2.4 闪蝶属(*Morpho*)

蝶翅作为蝴蝶最受关注的特征,不仅有丰富的化学色彩,还具有多样的结构色,其中具有鲜艳结构色的闪蝶属一直引人关注,该属蝶类具有多个物种同域分布的现象。为解析其物种形成与维持机制,对亚马逊地区三个同域分布的闪蝶物种的基因组分析显示,虽然其基因序列总体高度相似,但在Z染色体上检测到多次大规模重排。这些染色体结构变异可能是它们在共享栖息地中仍能维持物种边界的关键因素^[70]。

1.2.5 斑蝶属(*Danaus*)

部分蝶类因其特殊生物学特性而备受关注,例如以长距离迁徙闻名的君主斑蝶。比较基因组学分析揭示,君主斑蝶存在一条由祖先Z染色体与部分常染色体融合形成的新性染色体(neo-sex chromosome),该染色体在近缘的斑蛱蝶属(*Hypolimnast*)物种中具有同源性^[71]。基因功能和定位分析则显示,君主斑蝶发育相关的基因形成了更大的基因簇,而并非在基因组中随机分布^[72]。

尽管大多数君主斑蝶每年从北美迁徙至墨西哥中部(落基山脉以东区域),但分布于落基山脉以西的种群在加利福尼亚海岸越冬,而散居于夏威夷、新西兰和厄瓜多尔等地的种群则不具备迁徙习性^[73,74]。对89份斑蝶属样本的基因组测序分析表明,北方迁徙种群属于基部谱系。选择信号分析鉴定出约5 Mb与迁徙行为相关的基因组区域,其中一个21 kb的片段表现出显著异常^[22]。该区域内的*collagen IV a-1*基因分化与越冬行为差异相关,其作用机制可能涉及降低飞行代谢率^[22]。后续研究揭示了君主斑蝶脑中由光周期和时间调控的维生素A通路介导了季节感应^[75]。与此同时,非迁徙种群的基因组资源也在扩充。墨西哥非迁徙种群的基因组被成功组装,并利用覆盖生命周期多个阶段的14份

样本的RNA-seq数据进行了基因注释,为解析其适应与迁徙机制提供了重要数据资源^[76]。值得注意的是,近年来北美迁徙种群数量下降,而澳洲种群则出现了迁徙行为。对澳洲种群的饲养与测序分析发现,决定关键迁徙性状——生殖休眠的差异与*Karst*的突变相关。而与迁徙最相关的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点在北美种群中频率较低,这表明澳洲种群迁徙行为的建立是基于已有的遗传变异,这些变异在君主斑蝶跨太平洋扩散经历多次瓶颈事件后仍被保留下来^[77]。

1.3 凤蝶科(Papilionidae)凤蝶属(*Papilio*)

与袖蝶中有毒物种之间的相互模仿不同,凤蝶属的拟态研究主要集中在无毒物种对于有毒物种的模仿现象,即贝氏拟态(Batesian mimicry)及其背后的遗传机制。这类凤蝶通常表现出明显的性别二态性,以及雌性特异的拟态多态性——雌蝶通过模拟当地有毒模型物种的翅斑以降低被捕食风险,而雄蝶则通常保持非拟态翅型^[78-80]。

以玉带凤蝶(*Papilio polytes*)为例,早期的杂交实验确定了其拟态表型受单基因座孟德尔遗传调控。随后的分子研究通过GWAS分析将该基因座定位至*doublesex*(*dsx*)——一个在昆虫性别决定通路中起关键作用的转录因子^[81]。值得注意的是,现有证据显示凤蝶属的拟态现象具有共同的遗传基础:其祖先类群可能已利用*dsx*调控拟态,该功能被后续谱系保留;在拟态类群中,*dsx*基因座有含倒位与不含倒位两种单倍型^[82,83]。通过对包括玉带凤蝶及其他几个拟态类群的物种组进行分析,可追踪*dsx*基因座的演化历史。在两个具有雌雄二型的岛屿物种白扇美凤蝶(*Papilio phastus*)和手掌美凤蝶(*Papilio ambrax*)中,*dsx*基因座经历了拟态多态性的二次丢失^[84],自然选择和遗传漂变的驱动力使拟态表型最终在雌性中固定下来。近期,研究人员进一步鉴定到*dsx*具有多个顺式调控元件,并通过敲除的方法验证了其调控拟态表型的关键作用^[85]。

随着凤蝶基因组数据的不断积累,研究者还从三维基因组层面探讨了染色体重排对表型调控的影响。一项基于Hi-C技术的研究,通过比较四种凤蝶的三维基因组结构发现,染色体间重排对其固有的三维染色质结构影响甚微,而染色体内重排则会显著改变三维结构,进而影响*Rel*、*lft*等发育相关基因的调控。该研究进一步通过基因编辑实验,验证了

CTCF结合位点在这些发育过程中的作用^[24]。

1.4 粉蝶科(Pieridae)

粉蝶科广泛分布于全球多个地区,尤其是在温带和热带生态系统中。这一科群因其丰富的物种多样性和鲜艳的体色而备受关注,其基因组学研究为理解蝴蝶色素沉着多样性的生化基础以及性染色体的早期演化历程提供了独特视角。

在色素合成方面,粉蝶科是研究蝶呤色素的天然模型。与蛱蝶科和凤蝶科依赖鳞片结构和类胡萝卜素等色素不同,许多粉蝶物种翅的白色、黄色和橙色等亮色部分主要源自内源性的蝶呤生物合成通路^[24,85]。不同地区的粉蝶科物种表现出不同的蝶呤合成模式。例如,对加州地区菜粉蝶(*Pieris rapae*)的定量研究表明,其翅色模式存在显著的季节性可塑性及性别二型性^[86]。具体表现为:翅腹面后翅与背面前翅基中域的黑色素沉积均呈现春季显著高于夏季的模式,且雌性个体黑化程度整体高于雄性。判别分析进一步确认,腹面后翅黑色素是区分季节的关键性状,而背面粉斑的贡献则存在显著性别差异。综上,蝶翅图案的季节性可塑性受到与热调控和性选择相关的不同选择压力的塑造,体现了生物在复杂环境中采用多维度适应策略的演化过程^[87]。Giraldo等^[88]进一步探索了菜粉蝶的性二色特征,且该特征并非由色素种类差异引起,而是通过雄蝶鳞片上层蝶呤晶体的梯度致密排列,使350~400 nm反射率提高22%,从而形成结构-色素协同的紫外视觉信号,并显著影响雌蝶择偶行为。

在性染色体演化方面,粉蝶科也展现了其特殊价值。与拥有古老且高度分化的ZW性染色体的蛱蝶科不同,粉蝶科的W染色体被认为是在较近的演化历史中独立起源的,正处于演化的早期阶段。利用三代长读长测序技术,研究者克服了重复序列带来的组装难题,首次获得了粉蝶科W染色体的大规模连续序列。对该序列的分析表明,粉蝶科的W染色体可能通过Z-常染色体融合从Z染色体起源,由祖先Z经两次大规模反转与重复爆发快速演化而成,整个过程在5百万年内完成,为鳞翅目早期性染色体起源与退化速率提供了首个较为精确的演化参照^[89]。

1.5 其他科属

绢蝶科(Parnassiidae)绢蝶属(*Parnassius*)的冰清绢蝶(*Parnassius glacialis*)的拉丁属名本意是“高山”,提示这一物种的演化与山地息息相关。基于冰

清绢蝶染色体水平基因组及9个种群的重测序数据分析表明,其较大基因组的主要成因是转座元件的快速积累与缓慢、不均的重组。此外,与转座元件相关的大量结构变异影响了低海拔地区的种群分化。低海拔地区的种群可能经历了遗传瓶颈,并保留了一些具有适应性意义的基因。这些结果加深了对于冰清绢蝶基因组演化的理解,为进一步探索该物种在种群扩张中的适应机制奠定了研究基础^[90]。

在基因组演化研究中,还存在一个极端案例,即灰蝶科的阿特拉斯蓝蝶(*Polyommatus atlantica*)拥有229对染色体,其频繁发生在常染色质区域的染色体裂变是主要的染色体演化驱动因素,但其性染色体却保持了稳定,未曾发生断裂,该研究结果为理解生物体染色体演化在保守与创新之间的平衡提供了新思路^[91]。

1.6 在蝶类类群中开展功能验证的研究

功能验证是衔接基因序列与表型机制的关键桥梁。在蝶类研究中已广泛应用从表达定位到基因编辑的多种技术。例如,原位杂交技术(*in situ* hybridization, ISH)可通过染料分子与新鲜组织中的靶RNA结合来追踪基因表达,该技术常应用于蝶类5龄末期的翅盘组织^[54,55,92]研究。2018年,基于链式杂交反应(hybridization chain reaction, HCR)的原位杂交方法使用DNA探针,并需要两条探针同时结合到mRNA的靶序列,进一步减少假阳性,且可同时检测多个基因^[93]。RNA干扰(RNA interference, RNAi)是另一种针对基因转录水平的研究方法,通过引入双链RNA(double strand RNA, dsRNA)实现靶向RNA的沉默,但由于多数鳞翅目昆虫对RNA干扰存在较强抗性^[94,95],其应用受到一定限制。为解决这一问题,研究者通过电击的方法将dsRNA导入凤蝶翅盘中,成功干扰了调控雌性拟态的关键基因*dsx*,雌性特异翅斑拟态表型随之完全消失^[81]。而CRISPR/Cas9基因编辑系统的建立与应用将蝶类功能基因组学推向系统化与精准化新高度。该技术的引入,使得功能验证的视野得以从蛋白质编码区逐步拓展至调控区,乃至非编码功能区。

1.6.1 蛋白质编码基因的敲除研究

对蛋白质编码基因进行功能缺失性敲除,是验证其表型功能的直接手段。该研究范式的确立始于CRISPR/Cas9基因编辑技术在蝶类中的成功应用。2015年,研究者在完成柑橘凤蝶(*Papilio xuthus*)与

金凤蝶(*Papilio machaon*)的基因组组装后,通过靶向敲除*Abdominal-B*、*ebony*和*frizzled*三个与形态发育相关的基因,首次在蝴蝶中实现了CRISPR/Cas9基因编辑,并成功获得了预期表型的嵌合突变体。这一开创性工作不仅为蝶类研究提供了关键的基因组资源,更建立了将蝶类作为形态演化研究模型的技术体系,具有重要的里程碑意义^[96]。在此技术基础上,研究者针对蝶翅图案发育的遗传工具包基因/基因座展开了系统性功能验证,通过一系列研究揭示多个核心基因在翅花纹的形成中具有不可或缺的作用。例如,*WntA*基因在鹿眼蛱蝶、小红蛱蝶及君主斑蝶的翅盘中均有表达,对应于蛱蝶平面图中的中央对称系统及外侧边缘系统模块^[97]。*optix*基因参与调控多种蝴蝶的色素着色,敲除该基因可导致小红蛱蝶、鹿眼蛱蝶、偏瞳蔽眼蝶及银纹红袖蝶翅上红色与橙色斑纹的缺失^[57],在鹿眼蛱蝶中还可观察到背侧鳞片微观结构变化,从而产生蓝色结构色^[98],表明其兼具调控色素色与结构色的多种功能。在袖蝶中敲除*aristaless1*基因,则会导致前翅的白色翅斑转变为黄色,而这一色斑与袖蝶的性选择及拟态相关^[99]。上述基于基因敲除的研究共同构建了从关键基因到具体翅斑表型之间的因果桥梁,深化了对蝶翅多样性发育遗传机制的理解。

1.6.2 顺式调控元件的功能解析

基因编辑方法不仅能够用于研究基因编码区的功能,还可以解析调控区域的作用。借助这一方法,研究者揭示了基因及其调控元件在蝶类物种间存在保守功能的趋同现象^[57,85,100,101]。除基因敲除外,基于CRISPR/Cas9的基因敲入技术也已在蝴蝶中成功实现^[102],为精细解析基因功能及调控机制提供了重要工具。

袖蝶属中*optix*基因的增强子编辑可作为这一类研究的范例。尽管不同拟态形态袖蝶物种的*optix*基因的蛋白质编码序列高度保守,但其翅上红色斑纹的分布、大小和形状却差异显著。通过比较基因组学分析,研究者在这些物种的*optix*基因上游鉴定出数个保守的非编码区域,推测为调控红色斑纹的增强子。利用CRISPR/Cas9基因编辑技术逐一删除这些特定增强子,可导致其对应的翅膀红色斑纹完全缺失^[65]。系统发育分析进一步表明,这些古老的调控模块在多个独立演化支系中被反复选择利用或失活,从功能上证明了顺式调控元件的平行演化是驱

动穆氏拟态这一经典生态现象的重要遗传机制^[103]。该研究揭示了物种间复杂的翅斑模式多样性的形成机制,即可以通过顺式调控元件的序列变异及其组合来精确生成,而不必改变工具包基因的蛋白功能。

基于能够实现特定序列替换或插入的基因敲入技术,Wallbank等^[104]首先通过删除内源增强子消除了特定的白色翅斑,随后成功将一个人工设计的嵌合增强子定点敲入基因组,结果在蝴蝶翅膀上诱导出了全新的白色条纹。该研究不仅实现了蝶类中的首例外源增强子敲入,更证明了增强子的重组能够在极短的演化时间内瞬时生成前所未有的创新翅图案。

上述两项研究揭示了顺式调控元件塑造翅多样性的两种主要演化路径:古老元件的重复利用与丢失驱动了平行的适应性演化,而元件的重组与创新则催生了全新的表型。这些发现为理解宏观演化现象背后的微观调控机制提供了坚实的实验基础。

1.6.3 非编码RNA的功能发现

随着功能基因组学研究的深入,当前的蝶类研究已进一步扩展到非编码RNA领域,揭示了一类全新的、由RNA分子本身行使功能的调控因子,丰富了对蝶类发育遗传调控网络的理解。

对经典色斑基因座*cortex*的深入解析是这一方向的重要突破。*cortex*基因是最早定位到的与鳞翅目拟态及色斑相关的基因之一^[55,105]。原位杂交结果显示其表达模式与相应翅花纹对应程度较低,且长期难以获得功能较明确的突变体,提示可能存在*cortex*基因以外的其他调控机制^[55]。对*cortex*基因座的深入解析发现,其内还转录一个长链非编码RNA(long non-coding RNA, lncRNA) *ivory*。*ivory*在袖蝶等5个物种中的蛹期翅盘原位杂交实验中的表达均与成虫翅黑色图案一致,*ivory*敲除的突变体则呈现白化的翅且鳞片类型发生变化^[106]。此外,*ivory*还被发现参与了鹿眼蛱蝶翅图案的色素合成及眼斑发育,与蝶翅季节型的调控相关^[107]。上述结果证明lncRNA基因在翅图案形成中起到了关键作用。

同期发表的另一项研究则将视角对准源于*ivory*的微小RNA(micro-RNA, miRNA),研究者通过基因敲除实验,系统评估了*cortex*基因座内的蛋白质编码基因,发现它们并非影响表型的关键因子,进而鉴定出miRNA *mir-193*才是该进化热点中发挥核心作用

的效应因子。*mir-193*可直接抑制多个色素相关基因,这一功能在3种分化程度较高的蝴蝶中得到验证,甚至在果蝇中同样保守^[108]。由此可见,蝶类演化发育中重要的翅图案发育基因通常存在极强的保守性,甚至可为理解昆虫纲的演化发育机制提供重要的突破口和信息。

这些发现具有双重意义:确凿地证明了非编码RNA本身即是翅图案形成的关键调控因子,而非仅是基因座的附属产物;揭示了在复杂的形态演化背后,可能存在一个古老且保守的、由非编码RNA介导的深层调控网络。对非编码RNA功能的发掘,标志着蝶类功能基因组学研究已进入更精细、更复杂的认知层面,为理解演化发育的全局调控机制提供了全新的视角。

2 总结和展望

近年来,高通量测序技术的快速进步和多维组学分析方法的不断发展与融合,促使蝶类研究在多个经典科学问题上取得了重要突破。这些进展推动了对蝶翅发育机制、翅面斑纹图案的形成与演化规律、昆虫对环境适应策略等核心生物学问题的理解^[9,109,110]。研究范式实现了从宏观形态描述到微观遗传机制解析的根本性转变,从初步定位性状相关基因座发展到精准鉴定功能基因及其调控通路,进而将视野扩展到非编码RNA等新兴调控层面。这些突破系统性深化了对蝶翅发育、图案演化及环境适应等核心生物学问题的认知。

在蓬勃发展的表象之下,当前研究仍存在不容忽视的局限性,可能构成了未来攻关的关键方向。首先,基因组资源分布不均,数据高度集中于蛱蝶科、凤蝶科等少数类群,而弄蝶科、灰蝶科等基部及多样性丰富的类群基因组数据依然稀缺,制约了基于全类群的宏观演化规律推断。其次,功能验证技术存在应用壁垒,高效的遗传操作体系(如CRISPR/Cas9基因编辑)仍需在多数非模式蝶类中建立与优化,限制了功能基因的普适性验证。最后,对性状的遗传解析处于起始阶段,当前研究多聚焦于效应显著的主效基因,而对多基因背景下微效变异的贡献、基因型-环境互作以及从顺式调控到细胞终端的完整因果链条仍缺乏系统性解析。

面向未来,为克服现有研究的局限并开启新的探索维度,蝶类研究范式的下一次革新或将源于多

学科方法与多层次数据的深度融合。当前基于主效基因和单一组学的解析策略,将逐步让位于对从基因到表型的完整发育路径的系统性重构。这意味着,研究需要整合从基因组、单细胞分辨率的功能基因组学到空间原位调控动态等多维信息,旨在最终构建能够定量模拟和预测表型输出的动态网络模型。实现这一愿景,不仅能够精确阐释蝶类翅膀这一经典模型背后复杂的发育与演化程序,更有望为理解生命史上重大创新性状的起源提供一套普适性的研究范式和理论框架。

参考文献

- [1] Van Nieuwerkerken EJ, Kaila L, Kitching IJ, et al. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. Zootaxa, 2011, 3148: 212–21.
- [2] Kingsolver JG, Wiernasz DC. Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. Am Nat, 1991, 137: 816–30.
- [3] Monteiro A. Origin, development, and evolution of butterfly eyespots. Annu Rev Entomol, 2015, 60: 253–71.
- [4] Le Roy C, Debat V, Llaurens V. Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour. Biol Rev, 2019, 94: 1261–81.
- [5] Beldade P, Brakefield PM. The genetics and evo-devo of butterfly wing patterns. Nat Rev Genet, 2002, 3: 442–52.
- [6] Kronforst MR, Papa R, Linares M, et al. The functional basis of wing patterning in *Heliconius* butterflies: the molecules behind mimicry. Genetics, 2015, 200: 1–19.
- [7] Jiggins CD, Wallbank RWR, Hanly JJ. Waiting in the wings: what can we learn about gene co-option from the diversification of butterfly wing patterns? Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci, 2017, 372: 20150485.
- [8] Reppert SM, de Roode JC. Demystifying monarch butterfly migration. Curr Biol, 2018, 28: R1009–22.
- [9] Wang S, Girardello M, Zhang W. Potential and progress of studying mountain biodiversity by means of butterfly genetics and genomics. J Genet Genomics, 2024, 51: 292–301.
- [10] Kawahara AY, Storer C, Carvalho APS, et al. A global phylogeny of butterflies reveals their evolutionary history, ancestral hosts and biogeographic origins. Nat Ecol Evol, 2023, 7: 903–13.
- [11] Altizer S, Davis AK. Populations of monarch butterflies with different migratory behaviors show divergence in wing morphology. Evolution, 2010, 64: 1018–28.
- [12] Kingsolver JG. Thermoregulation and flight in *Colias*

- butterflies: elevational patterns and mechanistic limitations. *Ecology*, 1983, 64: 534–45.
- [13] Berwaerts K, Van Dyck H, Aerts P. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Funct Ecol*, 2002, 16: 484–91.
- [14] Kleckova I, Linke D, Rezende FM, et al. Flight behaviour diverges more between seasonal forms than between species in *Pieris* butterflies. *Ecol Evol*, 2024, 14: e70012.
- [15] Schwanwitsch BN. On the ground-plan of wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopaloceros Lepidoptera. *Proc Zool Soc Lond*, 1924, 94: 509–28.
- [16] Stüffert F. Zur vergleichenden analyse der schmetterlingszeichnung. *Biol Zentralbl*, 1927, 47: 385–413.
- [17] Schwanwitsch BN. Evolution of the wing-pattern in the Lycaenid Lepidoptera. *J Zool*, 1949, 119: 189–263.
- [18] Schwanwitsch BN. Wing pattern in Papilionid Lepidoptera. *Entomologist*, 1943, 76: 201–3.
- [19] Martin A, Reed RD. *Wingless* and *aristaless2* define a developmental ground plan for moth and butterfly wing pattern evolution. *Mol Biol Evol*, 2010, 27: 2864–78.
- [20] Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, et al. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc Biol Sci*, 2003, 270: 313–21.
- [21] Takami Y, Koshio C, Ishii M, et al. Genetic diversity and structure of urban populations of *Pieris* butterflies assessed using amplified fragment length polymorphism. *Mol Ecol*, 2004, 13: 245–58.
- [22] Zhan S, Merlin C, Boore JL, et al. The monarch butterfly genome yields insights into long-distance migration. *Cell*, 2011, 147: 1171–85.
- [23] Edelman NB, Frandsen PB, Miyagi M, et al. Genomic architecture and introgression shape a butterfly radiation. *Science*, 2019, 366: 594–9.
- [24] Zhou B, Hu P, Liu G, et al. Evolutionary patterns and functional effects of 3D chromatin structures in butterflies with extensive genome rearrangements. *Nat Commun*, 2024, 15: 6303.
- [25] Waterhouse RM, Seppey M, Simão FA, et al. BUSCO applications from quality assessments to gene prediction and phylogenomics. *Mol Biol Evol*, 2018, 35: 543–8.
- [26] Dasmahapatra KK, Walters JR, Briscoe AD, et al. Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. *Nature*, 2012, 487: 94–8.
- [27] Van Schooten B, Meléndez-Rosa J, Van Belleghem SM, et al. Divergence of chemosensing during the early stages of speciation. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2020, 117: 16438–47.
- [28] Wu N, Evans E, Van Schooten B, et al. Widespread gene expression divergence in butterfly sensory tissues plays a fundamental role during reproductive isolation and speciation. *Mol Biol Evol*, 2022, 39: msac225.
- [29] Ellis EA, Storer CG, Kawahara AY. *De novo* genome assemblies of butterflies. *Gigascience*, 2021, 10: giab041.
- [30] Wright CJ, Stevens L, Mackintosh A, et al. Comparative genomics reveals the dynamics of chromosome evolution in Lepidoptera. *Nat Ecol Evol*, 2024, 8: 777–90.
- [31] Kunte K, Zhang W, Tenger-Trolander A, et al. *Doublesex* is a mimicry supergene. *Nature*, 2014, 507: 229–32.
- [32] Wang S, Teng D, Li X, et al. The evolution and diversification of oakleaf butterflies. *Cell*, 2022, 185: 3138–52.
- [33] Van Belleghem SM, Rastas P, Papanicolaou A, et al. Complex modular architecture around a simple toolkit of wing pattern genes. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1: 52.
- [34] Van Dijk EL, Jaszczyszyn Y, Naquin D, et al. The third revolution in sequencing technology. *Trends Genet*, 2018, 34: 666–81.
- [35] Kingan SB, Heaton H, Cudini J, et al. A high-quality *de novo* genome assembly from a single mosquito using PacBio sequencing. *Genes (Basel)*, 2019, 10: 62.
- [36] Dudchenko O, Batra SS, Omer AD, et al. *De novo* assembly of the *Aedes aegypti* genome using Hi-C yields chromosome-length scaffolds. *Science*, 2017, 356: 92–5.
- [37] Lafontaine DL, Yang L, Dekker J, et al. Hi-C 3.0: improved protocol for genome-wide chromosome conformation capture. *Curr Protoc*, 2021, 1: e198.
- [38] Lu S, Yang J, Dai X, et al. Chromosomal-level reference genome of Chinese peacock butterfly (*Papilio bianor*) based on third-generation DNA sequencing and Hi-C analysis. *Gigascience*, 2019, 11: 11.
- [39] Brakefield PM, Gates J, Keys D, et al. Development plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns. *Nature*, 1996, 384: 236–42.
- [40] Beldade P, Brakefield PM, Long AD. Generating phenotypic variation: prospects from “evo-devo” research on *Bicyclus anynana* wing patterns. *Evol Dev*, 2005, 7: 101–7.
- [41] Monteiro A, Glaser G, Stockslager S, et al. Comparative insights into questions of lepidopteran wing pattern homology. *BMC Dev Biol*, 2006, 6: 52.

- [42] Carroll SB, Gates J, Keys DN, et al. Pattern formation and eyespot determination in butterfly wings. *Science*, 1994, 265: 109–14.
- [43] Murugesan SN, Connahs H, Matsuoka Y, et al. Butterfly eyespots evolved via cooption of an ancestral gene-regulatory network that also patterns antennae, legs, and wings. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2022, 119: e2108661119.
- [44] Prakash A, Dion E, Banerjee TD, et al. The molecular basis of scale development highlighted by a single-cell atlas of *Bicyclus anynana* butterfly pupal forewings. *Cell Rep*, 2024, 43: 114147.
- [45] Van der Burg KRL, Lewis JJ, Brack BJ, et al. Genomic architecture of a genetically assimilated seasonal color pattern. *Science*, 2020, 370: 721–5.
- [46] Engler HS, Spencer KC, Gilbert LE. Preventing cyanide release from leaves. *Nature*, 2000, 406: 144–5.
- [47] Nahrstedt A, Davis RH. Occurrence, variation and biosynthesis of the cyanogenic glucosides linamarin and lotaustralin in species of the *Heliconiini* (Insecta: Lepidoptera). *Comp Biochem Physiol B*, 1983, 75: 65–73.
- [48] Nahrstedt A, Davis RH. The occurrence of the cyanoglucosides, linamarin and lotaustralin, in *Acraea* and *Heliconius* butterflies. *Comp Biochem Physiol B*, 1981, 68: 575–7.
- [49] Gilbert LE. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1972, 69: 1403–7.
- [50] Zaccardi G, Kelber A, Sison-Mangus MP, et al. Color discrimination in the red range with only one long-wavelength sensitive opsin. *J Exp Biol*, 2006, 209: 1944–55.
- [51] Merrill RM, Wallbank RWR, Bull V, et al. Disruptive ecological selection on a mating cue. *Proc Biol Sci*, 2012, 279: 4907–13.
- [52] Naisbit RE, Jiggins CD, Mallet J. Disruptive sexual selection against hybrids contributes to speciation between *Heliconius cydno* and *Heliconius melpomene*. *Proc Biol Sci*, 2001, 268: 1849–54.
- [53] Reed RD, Papa R, Martin A, et al. *Optix* drives the repeated convergent evolution of butterfly wing pattern mimicry. *Science*, 2011, 333: 1137–41.
- [54] Martin A, Papa R, Nadeau NJ, et al. Diversification of complex butterfly wing patterns by repeated regulatory evolution of a *Wnt* ligand. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2012, 109: 12632–7.
- [55] Nadeau NJ, Pardo-Diaz C, Whibley A, et al. The gene *cortex* controls mimicry and crypsis in butterflies and moths. *Nature*, 2016, 534: 106–10.
- [56] Gallant JR, Imhoff VE, Martin A, et al. Ancient homology underlies adaptive mimetic diversity across butterflies. *Nat Commun*, 2014, 5: 4817.
- [57] Zhang L, Mazo-Vargas A, Reed RD, et al. Single master regulatory gene coordinates the evolution and development of butterfly color and iridescence. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2017, 114: 10707–12.
- [58] Gilbert LE. Adaptive novelty through introgression in *Heliconius* wing patterns: evidence for shared genetic "tool box" from synthetic hybrid zones and a theory of diversification[M]//Boggs CL, Watt WB, Ehrlich PR. *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. Chicago: University of Chicago Press, 2003: 281–318.
- [59] Pardo-Diaz C, Salazar C, Baxter SW, et al. Adaptive introgression across species boundaries in *Heliconius* butterflies. *PLoS Genet*, 2012, 8: e1002752.
- [60] Zhang W, Dasmahapatra KK, Mallet J, et al. Genome-wide introgression among distantly related *Heliconius* butterfly species. *Genome Biol*, 2016, 17: 25.
- [61] Zhang Y, Teng D, Lu W, et al. A widely diverged locus involved in locomotor adaptation in *Heliconius* butterflies. *Sci Adv*, 2021, 7: eabf2340.
- [62] Rossi M, Hausmann AE, Alcamí P, et al. Adaptive introgression of a visual preference gene. *Science*, 2024, 383: 1368–73.
- [63] Ruggieri AA, Livraghi L, Lewis JJ, et al. A butterfly pan-genome reveals that a large amount of structural variation underlies the evolution of chromatin accessibility. *Genome Res*, 2022, 32: 1862–75.
- [64] Cicconardi F, Milanetti E, Pinheiro de Castro EC, et al. Evolutionary dynamics of genome size and content during the adaptive radiation of *Heliconiini* butterflies. *Nat Commun*, 2023, 14: 5620.
- [65] Van Belleghem SM, Ruggieri AA, Concha C, et al. High level of novelty under the hood of convergent evolution. *Science*, 2023, 379: 1043–9.
- [66] Shirôzu T, Nakanishi A. A revision of the genus *Kallima* DOUBLEDAY (Lepidoptera, Nymphalidae): I. Generic classification. *Lepidoptera Sci*, 1984, 34: 97–110.
- [67] Yang J, Wan W, Xie M, et al. Chromosome-level reference genome assembly and gene editing of the dead-leaf butterfly *Kallima inachus*. *Mol Ecol Resour*, 2020, 20: 1080–92.
- [68] Wang S, Zhang W. Inconsistent phylogenetic topologies reveal genomic admixture in *Kallima* butterflies. *Entomotaxonomia*, 2024, 46: 319–28.
- [69] Zhang ZT, Yu L, Chang HZ, et al. Nature's disguise: empirical demonstration of dead-leaf masquerade in

- Kallima* butterflies. Zool Res, 2024, 45: 1201–8.
- [70] Bastide H, López-Villavicencio M, Ogereau D, et al. Genome assembly of 3 Amazonian *Morpho* butterfly species reveals Z-chromosome rearrangements between closely related species living in sympatry. Gigascience, 2023, 12: giad033.
- [71] Mongue AJ, Nguyen P, Voleníková A, et al. Neo-sex chromosomes in the monarch butterfly, *Danaus plexippus*. G3 Genes Genomes Genet, 2017, 7: 3281–94.
- [72] Kimura A, Go AC, Markow T, et al. Evidence of nonrandom patterns of functional chromosome organization in *Danaus plexippus*. Genome Biol Evol, 2024, 16: evae054.
- [73] Dingle H, Zalucki MP, Rochester WA, et al. Distribution of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae), in western North America. Biol J Linn Soc, 2005, 85: 491–500.
- [74] Lyons JJ, Pierce AA, Barribeau SM, et al. Lack of genetic differentiation between monarch butterflies with divergent migration destinations. Mol Ecol, 2012, 21: 3433–44.
- [75] Iiams SE, Lugena AB, Zhang Y, et al. Photoperiodic and clock regulation of the vitamin A pathway in the brain mediates seasonal responsiveness in the monarch butterfly. Proc Natl Acad Sci U S A, 2019, 116: 25214–21.
- [76] Ranz JM, González PM, Clifton BD, et al. A *de novo* transcriptional atlas in *Danaus plexippus* reveals variability in dosage compensation across tissues. Commun Biol, 2021, 4: 791.
- [77] Hemstrom W, Freedman M, Zalucki MP, et al. Novel genetic association with migratory diapause in Australian monarch butterflies. BMC Ecol Evol, 2025, 25: 43.
- [78] Joron M, Mallet JLB. Diversity in mimicry: paradox or paradigm? Trends Ecol Evol, 1998, 13: 461–6.
- [79] Kunte K. Female-limited mimetic polymorphism: a review of theories and a critique of sexual selection as balancing selection. Anim Behav, 2009, 78: 1029–36.
- [80] Kunte K. The diversity and *evolution* of Batesian mimicry in *Papilio swallowtail* butterflies. Evolution, 2009, 63: 2707–16.
- [81] Nishikawa H, Iijima T, Kajitani R, et al. A genetic mechanism for female-limited Batesian mimicry in *Papilio* butterfly. Nat Genet, 2015, 47: 405–9.
- [82] Komata S, Lin CP, Iijima T, et al. Identification of *doublesex* alleles associated with the female-limited Batesian mimicry polymorphism in *Papilio memnon*. Sci Rep, 2016, 6: 34782.
- [83] Palmer DH, Kronforst MR. A shared genetic basis of mimicry across swallowtail butterflies points to ancestral co-option of *doublesex*. Nat Commun, 2020, 11: 6.
- [84] Zhang W, Westerman E, Nitzany E, et al. Tracing the origin and evolution of supergene mimicry in butterflies. Nat Commun, 2017, 8: 1269.
- [85] VanKuren NW, Sheikh SI, Fu CL, et al. Functional genetic elements of a butterfly mimicry supergene. Proc Natl Acad Sci USA, 2025, 122: e2509864122.
- [86] Giraldo MA, Stavenga DG. Wing coloration and pigment gradients in scales of pierid butterflies. Arthropod Struct Dev, 2008, 37: 118–28.
- [87] Stoeck AM, Goux H. Seasonal phenotypic plasticity of wing melanisation in the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae). Ecol Entomol, 2008, 33: 137–43.
- [88] Giraldo MA, Stavenga DG. Sexual dichroism and pigment localization in the wing scales of *Pieris rapae* butterflies. Proc Biol Sci, 2007, 274: 97–102.
- [89] Berner D, Ruffener S, Blattner LA. Chromosome-level assemblies of the *Pieris mannii* butterfly genome suggest Z-origin and rapid evolution of the W chromosome. Genome Biol Evol, 2023, 15: evad111.
- [90] Zhao Y, Su C, He B, et al. Dispersal from the Qinghai-Tibet plateau by a high-altitude butterfly is associated with rapid expansion and reorganization of its genome. Nat Commun, 2023, 14: 8190.
- [91] Wright CJ, Absolon D, Gascoigne-Pees M, et al. Constraints on chromosome evolution revealed by the 229 chromosome pairs of the Atlas blue butterfly. Curr Biol, 2025, 35: 1–12.
- [92] Martin A, Reed RD. *Wnt* signaling underlies evolution and development of the butterfly wing pattern symmetry systems. Dev Biol, 2014, 395: 367–78.
- [93] Choi HMT, Schwarzkopf M, Fornace ME, et al. Third-generation *in situ* hybridization chain reaction: multiplexed, quantitative, sensitive, versatile, robust. Development, 2018, 145: dev165753.
- [94] Kolliopoulou A, Swevers L. Recent progress in RNAi research in Lepidoptera: intracellular machinery, antiviral immune response and prospects for insect pest control. Curr Opin Insect Sci, 2014, 6: 1–8.
- [95] Terenius O, Papanicolaou A, Garbutt JS, et al. RNA interference in Lepidoptera: an overview of successful and unsuccessful studies and implications for experimental design. J Insect Physiol, 2011, 57: 231–45.
- [96] Li X, Fan D, Zhang W, et al. Outbred genome sequencing and CRISPR/Cas9 gene editing in butterflies. Nature Commun, 2015, 6: 8212.
- [97] Concha C, Wallbank RWR, Hanly JJ, et al. Interplay between developmental flexibility and determinism in

- the evolution of mimetic *Heliconius* wing patterns. *Curr Biol*, 2019, 29: 3996–4009.
- [98] Thayer RC, Allen FI, Patel NH. Structural color in *Junonia* butterflies evolves by tuning scale lamina thickness. *Elife*, 2020, 9: e52187.
- [99] Westerman EL, VanKuren NW, Massardo D, et al. *Aristaless* controls butterfly wing color variation used in mimicry and mate choice. *Curr Biol*, 2018, 28: 3469–74.
- [100] Mazo-Vargas A, Concha C, Livraghi L, et al. Macroevolutionary shifts of *WntA* function potentiate butterfly wing-pattern diversity. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2017, 114: 10701–6.
- [101] Mazo-Vargas A, Langmüller AM, Wilder A, et al. Deep cis-regulatory homology of the butterfly wing pattern ground plan. *Science*, 2022, 378: 304–8.
- [102] Sekimura T, Nijhout HF. Diversity and evolution of butterfly wing patterns: an integrative approach[M]. Singapore: Springer, 2017.
- [103] Lewis JJ, Geltman RC, Pollak PC, et al. Parallel evolution of ancient, pleiotropic enhancers underlies butterfly wing pattern mimicry. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2019, 116: 24174–83.
- [104] Wallbank RW, Baxter SW, Pardo-Diaz C, et al. Evolutionary novelty in a butterfly wing pattern through enhancer shuffling. *PLoS Bio*, 2016, 14: e1002353.
- [105] Van't Hof AE, Campagne P, Rigden DJ, et al. The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature*, 2016, 534: 102–5.
- [106] Livraghi L, Hanly JJ, Evans E, et al. A long noncoding RNA at the *cortex* locus controls adaptive coloration in butterflies. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2024, 121: e2403326121.
- [107] Fandino RA, Brady NK, Chatterjee M, et al. The *ivory* lncRNA regulates seasonal color patterns in buckeye butterflies. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2024, 121: e2403426121.
- [108] Tian S, Asano Y, Das Banerjee T, et al. A microRNA is the effector gene of a classic evolutionary hotspot locus. *Science*, 2024, 386: 1135–41.
- [109] Teng D, Zhang W. The diversification of butterfly wing patterns: progress and prospects. *Curr Opin Insect Sci*, 2024, 61: 101137.
- [110] 倪嘉欣, 张蔚. 蝶翅花纹的演化发育生物学研究进展. *遗传*, 2025, 47: 258–70.
- Ni JX, Zhang W. Progress and prospects on evolutionary developmental biology of butterfly wing patterns. *Yi Chuan*, 2025, 47: 258–70.