

DOI: 10.13376/j.cblls/2022156

文章编号: 1004-0374(2022)11-1421-10

蚜蝇科昆虫线粒体基因组特征及系统发育研究

赵乐^{1,2#}, 贺屹成^{1#}, 李钢², 党利红¹, 霍科科^{1*}

(1 陕西理工大学生物科学与工程学院, 陕西省资源生物重点实验室, 汉中 723001; 2 陕西师范大学生命科学院, 西安 710062)

摘要: 蚜蝇科昆虫是一类重要的资源昆虫, 目前 GenBank 数据库共收录 64 种蚜蝇科昆虫线粒体全长基因组序列, 涉及蚜蝇亚科 (Syrphinae) 3 族 26 种, 管蚜蝇亚科 (Eristalinae) 5 族 38 种。本文总结了蚜蝇科昆虫线粒体基因组的基本特征, 概述了线粒体全基因组在蚜蝇科昆虫系统发育研究中的应用, 同时基于线粒体全基因组序列重建了蚜蝇科系统发育关系, 并提出今后蚜蝇科昆虫的线粒体基因组学研究重点。

关键词: 蚜蝇科; 线粒体基因组; 系统发育

中图分类号: Q963; S476.2 文献标志码: A

Characterization and phylogenetic analysis of the complete mitochondrial genome of Syrphidae (Insecta: Diptera)

ZHAO Le^{1,2#}, HE Yi-Cheng^{1#}, LI Gang², DANG Li-Hong¹, HUO Ke-Ke^{1*}

(1 Shaanxi Province Key Laboratory of Bio-resources, School of Biological Sciences and Engineering, Shaanxi University of Technology, Hanzhong 723001, China; 2 College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

Abstract: Syrphidae is an important group of resource insects. To date, the complete mitochondrial genomes (mitogenomes) from 64 species belonging to Syrphidae have been reported in the GenBank database, involved two subfamilies, Syrphinae (3 tribes with 26 taxa) and Eristalinae (5 tribes with 38 taxa). Here, we summarized the basic characterization of mitogenomes in Syrphidae, reviewed the application of mitogenomes in Syrphidae phylogenetic research, reconstructed the species tree of Syrphidae based on mitogenomes, and raised the focus of the future mitochondrial genomics works on Syrphidae.

Key words: Syrphidae; mitochondrial genomes; phylogenetic

蚜蝇科 (Syrphidae) 昆虫统称为蚜蝇 (hoverflies 或 flower flies), 隶属于双翅目 (Diptera) 环裂亚目 (Cyclorrhapha) 无缝组 (Aschiza), 全世界已知 6 200 余种^[1], 几乎占据了地球上除极地以外所有的陆生栖息地^[2]。蚜蝇科成虫大多具有访花习性, 是自然界中重要的传粉昆虫, 多数成虫具有典型的贝茨拟态现象, 除了在体形及腹部色斑上模拟胡蜂、蜜蜂、熊蜂等具有螫针的膜翅目种类, 在受到刺激时也会模仿蜂类的螫刺动作, 同时其独特的悬停飞行方式也是仿生学的重要研究对象^[3-4]。与成虫相比, 蚜蝇科幼虫的生活史非常丰富, 例如蚜蝇亚科的幼虫大部分都具有捕食性, 主要捕食蚜虫等身体柔软的一半翅目昆虫, 是一类重要的天敌昆虫^[5]; 管蚜蝇亚

科的幼虫生活史较为复杂, 可分为腐食性 (多数迷蚜蝇族 Milesiini)、粪食性 (部分鼻颜蚜蝇族 Rhingiini 和部分迷蚜蝇族)、菌食性 (部分鼻颜蚜蝇族)、植食性 (多数鼻颜蚜蝇族、多数齿腿蚜蝇

收稿日期: 2022-07-27; 修回日期: 2022-09-30

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31900345); 中国博士后第72批面上项目(2022M722020); 陕西省科技厅青年项目(2021JQ-757); 陕西省科技厅重点项目(2019JZ-34); 陕西省教育厅一般项目(21JK0555); 陕西理工大学校级项目(SLGRC13, SLGPT2019KF02-02)

#共同第一作者

*通信作者: E-mail: huokk@163.com

族 Merodontini、颜突蚜蝇属 *Portevinia*、部分短腹蚜蝇族 Brachyopini 以及水生滤食性(管蚜蝇族、部分短腹蚜蝇族和迷蚜蝇族)^[6-8]；巢穴蚜蝇亚科 (Microdontinae) 和蜂蚜蝇属 (*Volucella*) 的幼虫可以与社会性昆虫共生，其中巢穴蚜蝇亚科的幼虫主要生活在蚂蚁的巢穴中，蜂蚜蝇属的幼虫主要生活在蚂蚁、熊蜂和胡蜂等膜翅目昆虫的巢穴，与寄主形成复杂的共生关系^[9]。

深入了解蚜蝇科昆虫的物种多样性、起源进化、系统发育以及种群扩张，对研究该类群的天敌利用、传粉、拟态、物种互作、生活史对策、协同进化、经济种质资源具有重要的科学理论指导意义。蚜蝇科昆虫物种多样性丰富，尽管目前国际上普遍认同将蚜蝇科分为3个亚科17个族(表1)^[10-11]，但蚜蝇科在环裂亚目中的系统地位^[12-14]、蚜蝇科的单系性^[15-18]以及蚜蝇科内各亚科、族甚至属的划分^[19-21]仍存在较大分歧。整合不同学科的多种特征数据构建更为稳定的系统发育关系，是目前深入理解物种多样性形成过程的必要手段。昆虫线粒体基因组为闭合的环状双链DNA分子，具有基因进化速率快、母系遗传、多拷贝、基因排列相对保守以及结构简单等特点，为昆虫的物种鉴定、分子进化、系统发育重建、谱系地理学及种群遗传学等研究领域提供了丰富的分子标记^[22-25]。

本文全面汇总了与蚜蝇科昆虫线粒体基因组研

究相关的成果和文献，总结并比较了蚜蝇科昆虫线粒体基因组结构、碱基组成、密码子使用、基因进化速率、RNA基因及控制区的基本特征；同时基于线粒体基因组数据重建了蚜蝇科系统发育关系，为提出或支持更合理的蚜蝇科高级阶元系统发育关系提供重要的理论基础数据。

1 蚜蝇科昆虫线粒体基因组测序现状

相比于双翅目果蝇科 (Drosophilidae)、蚊科 (Culicidae)、实蝇科 (Tephritidae) 等昆虫类群，蚜蝇科昆虫线粒体基因组的测序工作开展较晚。2007年，Cameron等^[26]发表了第一个蚜蝇科昆虫食蚜蝇 (*Simosyrphus grandicornis*) 的全长线粒体基因组序列。截至2022年5月18日，GenBank数据库共收录64种蚜蝇科昆虫的全长线粒体基因组序列，涉及管蚜蝇亚科5个族19个属38种，蚜蝇亚科涉及3个族14个属26种；与庞大的蚜蝇科昆虫家族相比，已测序的物种微乎其微，其中巢穴蚜蝇亚科 (Microdontinae)，以及大量族级单元，例如缩颜蚜蝇族 (Pipizini)、突角蚜蝇族 (Ceriodini)、丝蚜蝇族 (Sericomyiini) 等，尚无代表物种 (表1、附表1)。

2 蚜蝇科昆虫线粒体基因组基本特征

2.1 线粒体基因组结构

与大多数后生动物线粒体基因组相似，目前已

表1 已测全长线粒体基因组的蚜蝇科昆虫统计表

亚科	族	已测物种数
管蚜蝇亚科 Eristalinae	短腹蚜蝇族 Brachyopini	1
	丽角蚜蝇族 Callicerini	0
	突角蚜蝇族 Ceriodini	0
	管蚜蝇族 Eristalini	23
	齿腿蚜蝇族 Merodontini	0
	迷蚜蝇族 Milesiini	7
	鼻颜蚜蝇族 Rhingiini	4
	丝蚜蝇族 Sericomyiini	0
	蜂蚜蝇族 Volucellini	3
	巢穴蚜蝇亚科 Microdontinae	巢穴蚜蝇族 Microdontini
棒巴蚜蝇族 Spheginobacchini		0
蚜蝇亚科 Syrphinae	缩颜蚜蝇族 Pipizini	0
	巴蚜蝇族 Bacchini	2
	墨蚜蝇族 Melanostomini	3
	小蚜蝇族 Paragini	0
	蚜蝇族 Syrphini	21
	Toxomerini	0
合计	17族	64

测得的蚜蝇科昆虫线粒体全长基因组均为环状的双链 DNA 分子, 平均长度 16 265 bp。除黄膝蜂蚜蝇 (*Volucella inflata*) 缺少 *trnF* 以外, 其余物种均包含 13 个蛋白质编码基因 (protein coding genes, PCGs)、2 个核糖体 RNA 基因 (ribosomal RNA genes, rRNAs)、22 个转运 RNA 基因 (transfer RNA genes, tRNAs) 和 1 个控制区 (D-loop), 线粒体基因组基因排列与亚库巴果蝇 (*Drosophila yakuba*)^[27] 的线粒体基因组排列方式一致, 无基因重排现象。

2.2 线粒体基因组碱基组成

已测的蚜蝇科昆虫全线粒体基因组具有明显的 AT 偏向性, 平均 A+T 含量为 80.35%, 其中 A+T 含量最高的是蚜蝇亚科的 *Xanthogramma pedissequum* (83.2%), 最低的为管蚜蝇亚科的黑色墨管蚜蝇 (*Mesembrius niger*, 77.7%)。对蚜蝇科亚科和族级阶元的全线粒体基因组平均 A+T 含量分析比较发现: 2 个亚科中, 蚜蝇亚科的平均 A+T 含量 (81.07%) 略高于管蚜蝇亚科 (79.87%); 蚜蝇亚科中, 墨蚜蝇族平均 A+T 含量 (81.32%) 略高于蚜蝇族 (81.02%); 管蚜蝇亚科中, 鼻颜蚜蝇族平均 A+T 含量最高 (80.83%), 而管蚜蝇族最低 (79.51%)。在一些昆虫类群中发现同一阶元内物种间碱基含量变异较小^[28], 蚜蝇科 (SE = 0.13) 中蚜蝇亚科 (SE = 0.15) 和管蚜蝇亚科 (SE = 0.16) 的 A+T 含量同样表现出明显的稳态, 但管蚜蝇中的鼻颜蚜蝇族 (SE = 0.51) 和迷蚜蝇族 (SE = 0.36) 内不同的物种间 A+T 含量差异较大, 值得注意的是, 这两个族的单系性以及分类地位一直存在很大的争议。

除爪哇异蚜蝇 (*Allograpta javana*)、巴山垂边蚜蝇 (*Epistrophe bashanensis*)、食蚜蝇 (*S. grandicornis*)、二带长角蚜蝇 (*Chrysotoxum bicinctum*)、黑带蚜蝇 (*Episyrphus balteatus*)、宽条优蚜蝇 (*Eupeodes latifasciatus*)、紫柏垂边蚜蝇 (*Epistrophe zibaiensis*)、野蚜蝇 (*Syrphus torvus*)、*Ocyrtamus sativus* 以外, 其余已测蚜蝇科昆虫线粒体全基因组中 4 种碱基含量均表现为 As > Ts > Cs > Gs, 同时与一般后生动物线粒体基因组 AT 正偏差和 GC 负偏差的特点一致^[29], 表现出轻微的 A- 偏斜 ($0 < \text{AT-skew} < 0.1$), 以及中度或强烈的 C- 偏斜 ($-0.2 < \text{GC-skew} < -0.1$ 或 $\text{GC-skew} < -0.2$)。已测蚜蝇科昆虫线粒体基因组的蛋白质编码基因中 GC 偏斜的变异程度很大, 其中位于 L- 链的 *nad1*、*nad4*、*nad4L*、*nad5* 均表现为 G- 偏斜 ($\text{GC-Skew} > 0$), 位于 H- 链的 *atp6*、*atp8*、*cytb*、*nad2*、*nad3*、*nad6* 均表现为 C- 偏斜 ($\text{GC-Skew} < 0$), *cox1*、*cox2*、*cox3*

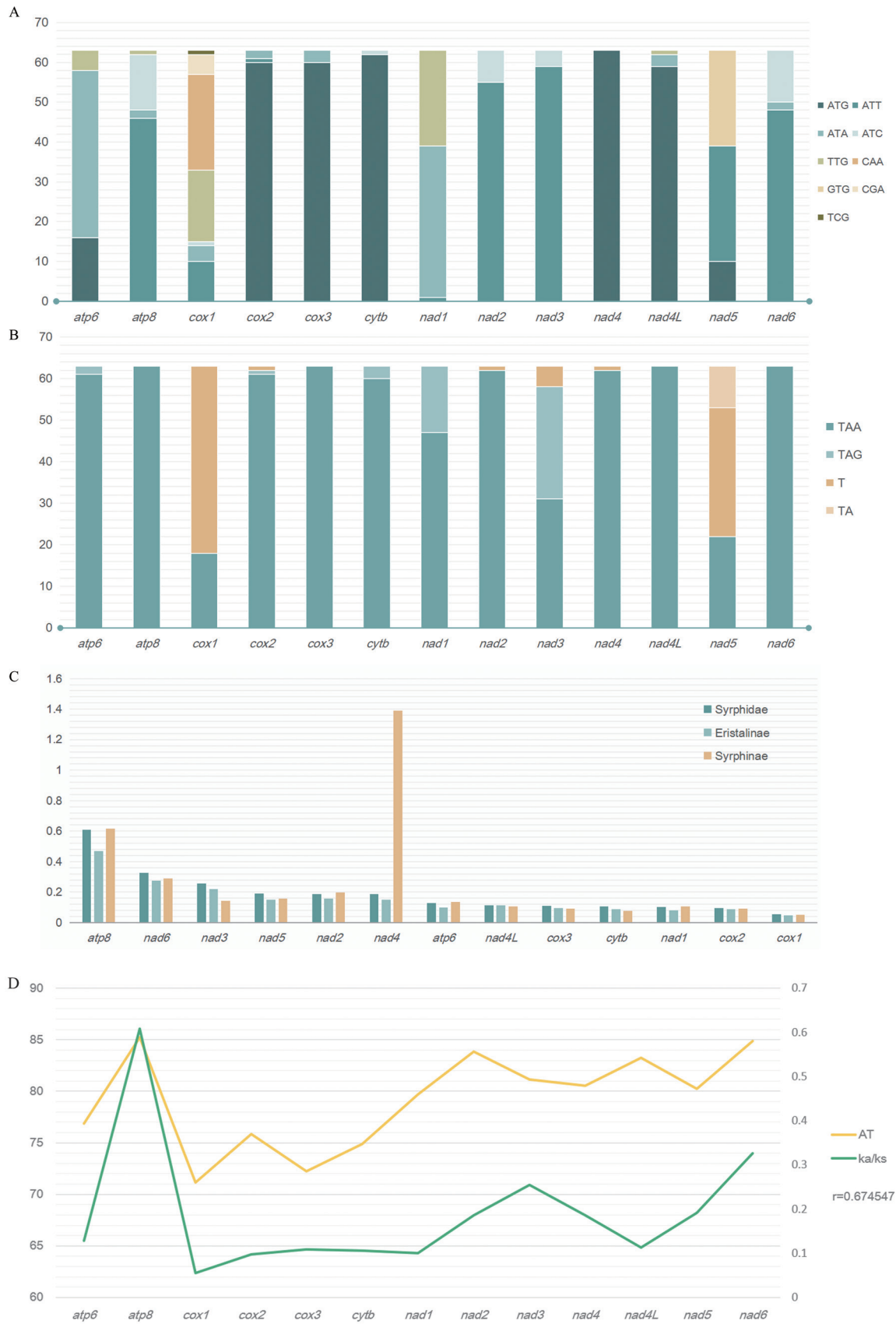
在不同的物种中存在 C- 偏斜、G- 偏斜以及 GC 不偏斜三种表现模式。已测蚜蝇科昆虫线粒体基因组的蛋白质编码基因中 AT 偏斜相对比较稳定, 除位于 H- 链的 *atp8*、*cox2* 或 *nad6* 在部分管蚜蝇亚科昆虫中表现为 A- 偏斜 ($\text{AT-Skew} > 0$) 或者 AT 不偏斜 ($\text{AT-Skew} = 0$), 其余基因均表现为 T- 偏斜 ($\text{AT-Skew} < 0$)。

2.3 线粒体蛋白质编码基因特点

蚜蝇科昆虫线粒体蛋白质编码基因的平均 A+T 含量 (78.50%) 总体上略低于整个线粒体基因组, 其中, 蛋白质编码基因密码子第三位点的平均 A+T 含量 (94.71%) 显著高于密码子第一位点 (72.38%) 和第二位点 (68.41%)。通过比较 (图 1A), 蚜蝇科昆虫线粒体基因组中编码 *cox2*、*cox3*、*cytb*、*nad2*、*nad3*、*nad4* 和 *nad6* 的起始密码子相对保守, 均为标准的三联密码子 ATN (ATA、ATT、ATC、ATG), 且 ATG 和 ATT 使用频率最高; 编码 *atp6*、*atp8*、*nad1*、*nad4L* 和 *nad5* 的起始密码子除了 ATN 以外, 还有较特殊的起始密码子 TTG 或 GTG; 而编码 *cox1* 的起始密码子最为复杂, 除标准的三联密码子 ATN 作为起始密码子, 大部分 *cox1* 使用了非标准密码子, 例如 CAA、TTG、CGA 等。这些特殊的起始密码子可以避免相邻基因发生重叠, 减小基因间隔区, 并在转录后经过编辑转换成正常的起始密码子并完成正常的翻译过程^[30]。

与起始密码子不同, 蚜蝇科昆虫在终止密码子方面表现出较高的一致性 (图 1B), 编码 *atp6*、*atp8*、*cox3*、*cytb*、*nad1*、*nad4L* 和 *nad6* 的终止密码子为典型的三联密码子 TAA 或 TAG, 其中 TAA 的使用频率最高; 其余 6 种蛋白质编码基因的终止密码子除典型的三联体密码子之外, 还包括不完整的终止密码子 (TA 或 T), 这种不完整的终止密码子在后生动物的线粒体中很常见, 可通过多聚腺苷酸的作用在转录时形成完整的终止密码子 TAA, 进而完成转录的终止^[31]。

由于无组蛋白保护, 线粒体基因组容易受到代谢中间产物的诱变, 因此相对于核基因组具有较高的进化速率^[32]。蚜蝇科昆虫线粒体蛋白质编码基因的进化速率 (非同义替代率 Ka /同义替代率 Ks) 如图 1C 所示, 其中蚜蝇亚科中 *nad4* 受到了定向选择 ($Ka/Ks > 1$), 即该基因可能与蚜蝇亚科昆虫的适应性进化以及物种形成密切相关; 其余 12 种蛋白质编码基因均表现出纯化选择现象 ($Ka/Ks < 1$)^[11], 其中 *atp8* 受到的选择压力最弱而表现出最快的进化速



A: 蚜蝇科昆虫线粒体基因组起始密码子统计图; B: 蚜蝇科昆虫线粒体基因组终止密码子统计图; C: 蚜蝇科昆虫线粒体基因组蛋白质编码基因的核苷酸替代率统计图; D: 蚜蝇科昆虫线粒体基因组蛋白质进化速率和A+T含量变化趋势图。

图1 蚜蝇科昆虫线粒体基因组蛋白质编码基因特点

率, *cox1* 则受到了较强的选择压力进而表现得最为保守, 这 12 种蛋白质编码基因在蚜蝇科中的进化速率顺序为 *atp8* > *nad6* > *nad3* > *nad5* > *nad2* > *atp6* > *nad4L* > *cox3* > *cytb* > *nad1* > *cox2* > *cox1*; 相同的蛋白质编码基因受到的选择压力在不同的类群中存在显著的差异, 除 *cytb*、*nad3*、*cox3* 和 *nad4L*, 其余 9 种基因在管蚜蝇亚科中受到的选择压力均强于蚜蝇亚科, 即不同类群物种间的各个蛋白质编码基因所受到的功能限制的程度不同; 此外, 蚜蝇科昆虫线粒体蛋白质编码基因的进化速率 (*Ka/Ks*) 的变化趋势与 A+T 碱基含量的变化呈正相关 (图 1D), 推测 A+T 含量的变化可能会导致基因间出现不同的进化模式。

在蚜蝇科昆虫线粒体基因组中, 蛋白质编码基因的氨基酸使用频率存在明显的差异 (图 2A), 且存在强烈的偏好性, 例如亮氨酸 Leu2 的使用频率均为最高, 其次为异亮氨酸 Ile、苯丙氨酸 Phe、天冬酰胺 Asn、苏氨酸 Thr、蛋氨酸 Met, 这六种氨基酸多具有二倍简并密码子且富含 A/T 碱基, 其总使用频率占到氨基酸组成的 55.03% 以上, 符合蚜蝇科线粒体基因组 AT 偏向性的特征。

关于密码子的使用 (图 2B、2C), 蚜蝇科昆虫线粒体基因组中亮氨酸 Leu2 和丝氨酸 Ser2 的密码子使用的最多, 亮氨酸 Leu1 的密码子使用的最少; 而同种氨基酸中不同的同义密码子的使用存在偏向性, 例如亮氨酸 Leu2 的 UUA 使用频率显著高于 UUG; 密码子使用偏向性与密码子第三位点的 AT 偏向性呈现出一定相关性, 第三位点为 A 或 U 的密码子相对同义密码子使用频率 (relative synonymous codon usage, RSCU) 普遍较高 (RSCU > 1), 即第三位点为 A 和 T 碱基的密码子使用频率高, 该现象导致蚜蝇科线粒体蛋白质编码基因密码子第三位点具有强烈的 A+T 偏好性; 相同密码子的 RSCU 值在蚜蝇科的 2 个亚科昆虫间无显著差异, 且 AUA(M) 和 UUA(L2) 的 RSCU 值均最高, GUG(M) 和 AGG(S1) 的 RSCU 值均最低。

2.4 tRNA和rRNA基因特点

蚜蝇科昆虫 tRNA 基因平均 A+T 含量为 80.24%, tRNA 携带的反密码子与亚库巴果蝇一致, 无特殊反密码子; 除 *trnS1* 以外, 其余 21 种 tRNA 均能折叠形成典型的三叶草结构; 而 *trnS1* 中, 除 6 种管蚜蝇亚科的 *trnS1* 存在长度为 2 bp 的双氢尿嘧啶 (DHU) 臂, 其余物种的 *trnS1* 均缺少 DHU 臂进而形成简单的环; 有研究表明, 缺失 DHU 臂后的

trnS1 通过形成倒 L 型的三级结构来维持接受臂与反密码子间的距离^[33]。此外, 大多数昆虫线粒体基因组中的 tRNA 基因在形成三叶草结构时, 会发生碱基错配现象, 主要是 G-U 错配, 这种错配现象可通过转录后编辑恢复正常配对, 因此推测不会对 tRNA 正常功能的行使造成影响^[34]。蚜蝇科昆虫线粒体基因组中的 tRNA 错配现象多集中在氨基酸接受臂、DHU 环和 TΨC 环上, 除了典型的 G-U 错配现象, 还存在 A-A、U-U、A-G、C-U、A-C 等错配现象。

蚜蝇科昆虫线粒体基因组中 rRNA 基因的长度以及位置十分保守, 且碱基组成表现出显著的 AT 偏好 (平均 A+T 含量为 83.50%)。 *rrnS* 基因的二级结构均包含 3 个结构域 (I、II、III), 由约 24 个茎环结构组成, 其中结构域 II 变异最大, 其次为结构域 I, 结构域 III 最为保守。 *rrnL* 基因的二级结构通常包含 6 个结构域 (I、II、III、IV、V 和 VI), 但与其他节肢动物类似, 蚜蝇科昆虫 *rrnL* 的二级结构中结构域 III 缺失, 由约 43 个茎环结构组成, 其中结构域 I 和结构域 II 变异程度较大, 而结构域 IV 最为保守。

2.5 控制区特点

蚜蝇科昆虫线粒体控制区位置非常保守, 位于 *rrnS* 和 *trnI* 之间; 不同物种线粒体控制区长度差异很大, 例如二带长角蚜蝇 (*Chrysotoxum bicinctum*) 具有最长控制区 (4 267 bp), 而 *Ocyptamus sativus*^[35] 的控制区仅长 92 bp, 这与控制区高度重复的序列的数量和大小有关, 这些重复序列可进一步形成简单的发夹结构或更为复杂的二级结构, 从而阻碍复制的进程^[30]。大部分的蚜蝇科物种的线粒体控制区中存在一个 T-strech 结构 (Ploy-T > 10 bp) 且位置相对比较固定, 在一些全变态昆虫中的研究表明该结构可能与 N 链的复制起始有关^[30]。

3 线粒体基因组在蚜蝇科昆虫系统进化研究中的应用

系统发育是指一个类群的进化演变历史, 通过重建高置信度系统发育树的方法来探究物种间的亲缘关系, 是构建合理分类系统的重要依据, 也是阐明物种起源、扩散以及探讨物种性状演化和解释物种形成机制的前提^[36]。基于 Web of Science 数据库, 目前仅检索出 19 篇与蚜蝇科线粒体全基因组相关的文献, 其中 12 篇局限于对线粒体基因组基本特征的描述^[37-48], 仅有部分研究基于线粒体基因组数据开



A: 蛋白质编码基因氨基酸组成情况; B: 相对同义密码子的使用频率; C: 密码子使用偏好性。

图2 蚜蝇科昆虫线粒体基因组氨基酸与密码子使用特征

展了管蚜蝇亚科^[49]、管蚜蝇属^[50-51]的系统进化关系研究, 但仍存在取样量小或者缺少特征取样的缺陷, 不足以对蚜蝇科高级阶元的系统发育关系作出准确的结论。

4 蚜蝇科昆虫系统发育关系重建

本课题组选择蚤蝇科 (Phoridae) 的两种昆虫作

为外群, 利用 MAFFT^[52]、trimAl^[53]、PartitionFinder2^[54]、RAxML^[55] 和 MrBayes^[56] 软件对 64 种蚜蝇科昆虫的系统发育关系进行重建, 结果如图 3、附图 1 所示, 具体方法见附件 1。尽管本研究基于贝叶斯法 (Bayesian inference analysis, BI) 和最大似然法 (maximum likelihood analysis, ML) 构建的系统发育树的拓扑结构略有不同, 但均支持蚜蝇科单系性。

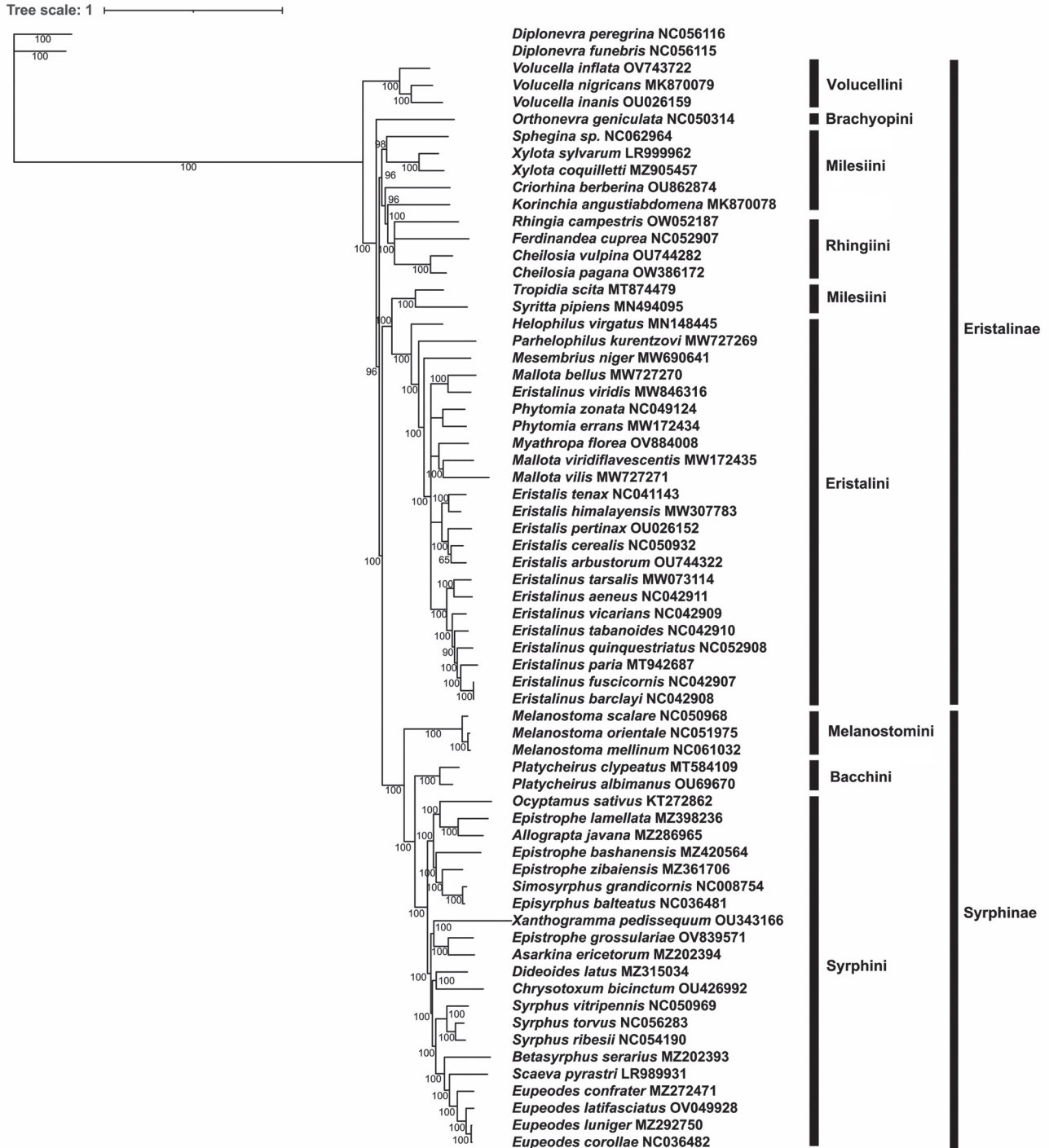


图3 基于线粒体37个基因的蚜蝇科昆虫BI系统发育树

在现行的分类系统中,管蚜蝇亚科作为蚜蝇科中多样性最为丰富的一个类群,包含9族14亚族141余属,但因其成虫形态多样,幼虫生活史复杂,该亚科的单系性仅被极少研究所支持^[18],本课题组构建的BI树和ML树在涉及管蚜蝇亚科的分支拓扑结构上十分相似,均未恢复管蚜蝇亚科的单系性,该结果与大部分研究一致^[15-16, 19]。本课题组构建的BI树和ML树在涉及蜂蚜蝇族、短腹蚜蝇族、迷蚜蝇族、鼻颜蚜蝇族的分支拓扑结构上完全一致,其中蜂蚜蝇族具单系性,与Moran等^[16]的研究一致,独立于其他所有蚜蝇科物种,且位于整个系统树拓扑结构中最为基部的位点,基于颜面(明显突出成钝或锥形)、触角芒(羽毛状,若不为羽毛状则腹部具鬃)、后气门前腹部(具细毛簇)、后胸腹板(具毛)、M1脉(与R4+5脉相交成直角或明显回转)、翅膜(具微毛)、r-m脉(位于dm室基部)、Rs脉(具鬃)、R4+5脉(直)的综合特征可将蜂蚜蝇与蚜蝇科其他类群区分开来,同时结合蜂蚜蝇特有的寄生于蜂巢中的生物习性,建议将蜂蚜蝇族作为一个最早分化的亚科较为合理;短腹蚜蝇族仅有一种代表物种因而无法确定其单系性;迷蚜蝇族内各属间的分类地位一直存在争议^[17],而本课题组构建的系统发育树未能恢复其单系性,所涉及的7个物种分别聚类到3个不同分枝上;关于鼻颜蚜蝇族,虽然在本研究中恢复了其单系性,但其中涉及的鼻颜蚜蝇属(*Rhingia*)、黑蚜蝇属(*Cheilosia*)和鬃胸蚜蝇属(*Ferdinandea*)的系统发育关系尚未得到解决,后期可通过加大取样范围来确定鼻颜蚜蝇族内部各属之间的分类系统地位。本课题组构建的BI树和ML树在涉及管蚜蝇族的分支拓扑结构上略有不同,但均位于管蚜蝇亚科端部的位点,是管蚜蝇亚科中最为进化的类群,其内部各属之间的关系在本次研究中未得到解决,离眼管蚜蝇属(*Eristalinus*)和毛管蚜蝇属(*Mallota*)的单系性均未得到支持。

本课题组构建的BI树和ML树在涉及蚜蝇亚科的拓扑结构上略有不同,但均支持蚜蝇亚科的单系性,各族间的系统发育关系为:((巴蚜蝇族+蚜蝇族)+墨蚜蝇族)。宽跗蚜蝇属(*Platycheirus*)和墨蚜蝇属(*Melanostoma*)的分类地位一直存在很大的争议,本课题组构建的BI树和ML树的拓扑结构支持这两个属的单系性,并分别将二者归入巴蚜蝇族和墨蚜蝇族,该结果与目前大多数学者认可的分类方式一致^[19, 21, 57],但也有部分学者认为应将宽跗蚜蝇属和墨蚜蝇属归入墨蚜蝇族^[58-59],或将两者均

归为巴蚜蝇族^[60]。本课题组构建的BI树和ML树在涉及蚜蝇族(*Syrphini*)的拓扑结构上略有不同,但同样支持其单系性,值得注意的是,垂边蚜蝇属(*Epistrophe*)所涉及的4个物种各自与其他物种聚在一起,后期需进一步确定该属内各物种的分类系统地位。

5 讨论

作为分子系统发生学研究的重要工具,线粒体基因组在确定昆虫演化关系时起到了积极的作用。现有的线粒体基因组构建的系统发育树澄清了蚜蝇科昆虫分类上有争议的部分问题,例如蚜蝇科的单系性、蚜蝇亚科的单系性等;但在解决蚜蝇科昆虫高级阶元系统进化时依然存在很大的缺陷,例如管蚜蝇亚科的单系性、迷蚜蝇族的单系性、垂边蚜蝇属内各物种的分类地位等。现有数据中部分族仅有一个代表物种(短腹蚜蝇族),甚至一些关键族没有代表物种,例如缩颜蚜蝇族Pipizini,该族幼虫与蚜蝇亚科幼虫均为捕食者,但成虫外部形态特征却与管蚜蝇亚科相同,因此有学者将其归入蚜蝇亚科^[10]或归入管蚜蝇亚科^[61],甚至将其提升为亚科(Pipizinae)水平^[19],然而目前尚未有相关物种的全线粒体基因组数据。此外,目前所有已知幼虫生活史的巢穴蚜蝇亚科昆虫都与蚂蚁共生,该类昆虫复杂的形态学变化和生态学特化使其在蚜蝇科内的系统发育地位一直存在争议;尽管大多数学者认为巢穴蚜蝇昆虫是一个独立的亚科,但也有学者将其归入蚜蝇亚科或归入管蚜蝇亚科,甚至将其提升至科级水平,并与蚜蝇科互为姐妹群^[9],然而目前尚未有与巢穴蚜蝇相关物种的线粒体数据。

总之,线粒体基因组在蚜蝇科昆虫系统进化研究中的价值还未进行系统评价,除了现有研究均存在取样量小或者缺少特征取样的缺陷,不足以对蚜蝇科高级阶元的系统发育关系作出准确的结论,重建系统发育树的过程中也存在随机和系统误差,未来如何增加物种数量和减少因取样造成的“长枝吸引”(Long-branch Attraction, LBA)假象,是今后需着重努力的方向。同时,未来还应将线粒体基因组数据、核基因及形态学特征等数据结合起来进行整合分析,进一步推动蚜蝇科昆虫的系统进化研究。

附加信息: 包含1个附表、1个附图和1个附件。附表1为已测全线粒体基因组蚜蝇科昆虫基本信息统计;附图1为基于线粒体37个基因的蚜蝇科昆

虫 ML 系统发育树; 附件 1 为蚜蝇科昆虫全线粒体比较基因组和系统发育分析方法。所有附加文件详见本刊网站 (<https://www.lifescience.net.cn/>) 2022 年第 11 期。

[参 考 文 献]

- [1] Evenhuis NL, Pape T. Systema dipterorum, version 3.9. Last updated: 16 July 2022 [EB/OL]. [2022-09-08]. <http://diptera.org/>
- [2] Sommaggio D, Burgio G. The use of syrphidae as functional bioindicator to compare vineyards with different managements. *B Insectol*, 2014, 67: 147-56
- [3] Penney HD, Hassall C, Skevington JH, et al. A comparative analysis of the evolution of imperfect mimicry. *Nature*, 2012, 483: 461-64
- [4] Iler AM, Inouye DW, Høye TT, et al. Maintenance of temporal synchrony between syrphid flies and floral resources despite differential phenological responses to climate. *Glob Chang Biol*, 2013, 19: 2348-359
- [5] Rojo S, Gilbert F, Marcos-García MA, et al. A world review of predatory hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their prey [M]. Alicante: CIBIO Ed., 2003
- [6] Rotheray GE. Colour guide to hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae) [M]. Sheffield: Derek Whiteley, 1993
- [7] Rotheray GE, Gilbert F. The natural history of hoverflies [M]. London: Forrest Text, 2011
- [8] 霍科科, 蔡胜国, 张楠, 等. 中国黑蚜蝇属一新种记述及其生活史研究. *安徽农业科学*, 2021, 49: 11-4+19
- [9] Reemer M. Unravelling a hotchpotch: phylogeny and classification of the Microdontinae (Diptera: Syrphidae) [D]. Leiden: Leiden University, 2012
- [10] 霍科科, 任国栋, 郑哲民. 秦巴山区蚜蝇区系分类[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2007
- [11] Thompson FC, Rotheray GE. Family Syrphidae [M]//Papp L, Darva B. Contributions to a Manual of Palearctic Diptera (with special reference to flies of economic importance). Volume 3: Higher Brachycera. Budapest: Science Herald, 1998: 81-139
- [12] Rotheray GE, Gilbert F. Phylogenetic relationships and the larval head of the lower Cyclorrhapha (Diptera). *Zool J Linn Soc*, 2008, 153: 287-323
- [13] Wiegmann BM, Trautwein MD, Winkler IS, et al. Episodic radiations in the fly tree of life. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2011, 108: 5690-5
- [14] Tachi T. Homology of the metapleuron of Cyclorrhapha, with discussion of the paraphyly of Syrphoidea (Diptera: Aschiza). *Insect Syst Evol*, 2014, 45: 395-414
- [15] Pauli T, Burt TO, Meusemann K, et al. New data, same story: phylogenomics does not support Syrphoidea (Diptera: Syrphidae, Pipunculidae). *Syst Entomol*, 2018, 43: 447-59
- [16] Moran KM, Skevington JH, Kelso S, et al. A multigene phylogeny of the cristalline flower flies (Diptera: Syrphidae), with emphasis on the subtribe Criorhinina. *Zool J Linn Soc*, 2022, 194: 120-35
- [17] Rotheray G, Gilbert F. Phylogeny of Palearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zool J Linn Soc*, 1999, 127: 1-112
- [18] Ståhls G, Hippa H, Rotheray G, et al. Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Syst Entomol*, 2003, 28: 433-50
- [19] Young AD, Lemmon AR, Skevington JH, et al. Anchored enrichment dataset for true flies (order Diptera) reveals insights into the phylogeny of flower flies (family Syrphidae). *BMC Evol Biol*, 2016, 16: 143
- [20] Mengual X, Ståhls G, Rojo S. First phylogeny of predatory flower flies (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) using mitochondrial COI and nuclear 28S rRNA genes: conflict and congruence with the current tribal classification. *Cladistics*, 2008, 24: 543-62
- [21] Mengual X, Ståhls G, Rojo S. Phylogenetic relationships and taxonomic ranking of pipizine flower flies (Diptera: Syrphidae) with implications for the evolution of aphidophagy. *Cladistics*, 2015, 31: 491-508
- [22] Li H, Shao R, Song N, et al. Higher-level phylogeny of paraneopteran insects inferred from mitochondrial genome sequences. *Sci Rep*, 2014, 5: 8527
- [23] Cameron SL. Insect mitochondrial genomics: implications for evolution and phylogeny. *Annu Rev Entomol*, 2014, 59: 95-117
- [24] Song H, Amédégno C, Cigliano MM, et al. 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics*, 2015, 31: 621-51
- [25] Yuan ML, Zhang QL, Zhang L, et al. Mitochondrial phylogeny, divergence history and high-altitude adaptation of grassland caterpillars (Lepidoptera: Lymantriinae: Gynaephora) inhabiting the Tibetan Plateau. *Mol Phylogenet Evol*, 2018, 122: 116-24
- [26] Cameron SL, Lambkin CL, Barker SC, et al. A mitochondrial genome phylogeny of Diptera: whole genome sequence data accurately resolve relationships over broad timescales with high precision. *Syst Entomol*, 2007, 32: 40-59
- [27] Clary DO, Wolstenholme DR. The mitochondrial DNA molecular of *Drosophila yakuba*: nucleotide sequence, gene organization, and genetic code. *J Mol Evol*, 1985, 22: 252-71
- [28] 赵乐, 李雪娟, 黄原. 直翅目昆虫线粒体基因组特征及系统发育研究. *生命科学*, 2018, 30: 113-23
- [29] Hassanin A, Léger N, Deutsch J. Evidence for multiple reversals of asymmetric mutational constraints during the evolution of the mitochondrial genome of metazoa, and consequences for phylogenetic inferences. *Syst Biol*, 2005, 54: 277-98
- [30] 郭仲龙, 袁明龙. 半翅目昆虫线粒体基因组学研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46: 151-66
- [31] Ojala D, Montoya J, Attardi G. tRNA punctuation model of RNA processing in human mitochondria. *Nature*, 1981, 290: 470-4
- [32] Ballard JWO, Dean MD. The mitochondrial genome: mutation, selection and recombination. *Curr Opin Genet*

- Dev, 2001, 11: 667-72
- [33] Hanada T, Suzuki T, Watanabe K. Translation activity of mitochondrial tRNA with unusual secondary structure. *Nucleic Acids Symp Ser (Oxf)*, 2000, 44: 249-50
- [34] Masta SE, Boore JL. Parallel evolution of truncated transfer RNA genes in arachnid mitochondrial genomes. *Mol Biol Evol*, 2008, 25: 949-59
- [35] Junqueira ACM, Azeredo-Espin AML, Paulo DF, et al. Large-scale mitogenomics enables insights into Schizophora (Diptera) radiation and population diversity. *Sci Rep*, 2016, 6: 21762
- [36] Soltis DE, Albert VA, Savolainen V, et al. Genome-scale data, angiosperm relationships, and 'ending incongruence': a cautionary tale in phylogenetics. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 477-83
- [37] Chen M, Peng K, Su C, et al. The complete mitochondrial genome of *Syrphus ribesii* (Diptera: Syrphoidea: Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2021, 6: 519-21
- [38] Chen Q, Niu X, Fang Z, et al. The complete mitochondrial genome of *Melanostoma orientale* (Diptera: Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2020, 5: 554-5
- [39] Zhao L, Li G. The first complete mitochondrial genome of the tribe Rhingiini (Diptera: Syrphidae) and phylogenetic analysis. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2020, 5: 3507-9
- [40] Li H, Li J. The complete mitochondrial genome of *Helophilus virgatus* (Diptera: Syrphidae: Eristalinae) with a phylogenetic analysis of Syrphidae. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2019, 4: 3106-7
- [41] Li J, Li H. The first complete mitochondrial genome of genus *Phytomia* (Diptera: Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2020, 5: 2512-3
- [42] Li X, Ding S, Li X, et al. The complete mitochondrial genome analysis of *Eristalis tenax* (Diptera, Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2017, 2: 654-655
- [43] Liu D, Song P, Yan J, et al. Characterization of the complete mitochondrial genome of *Syrphus vitripennis* (Diptera: Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2020, 5: 1939-40
- [44] Liu D, Wang J, Song P, et al. Characterization of the complete mitochondrial genome of *Melanostoma scalare* (Diptera: Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2020, 5: 1753-4
- [45] Shi YQ, Li J, Li H. The complete mitochondrial genome of *Syrpitta pipiens* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Syrphidae) and phylogenetic analysis. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2021, 6: 2475-7
- [46] Yan J, Feng S, Song P, et al. Characterization and phylogenetic analysis of the complete mitochondrial genome of *Eristalia cerealis* (Diptera: Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2020, 5: 1005-6
- [47] Yan Y, Hu L. The complete mitochondrial genome of *Platycheirus albimanus* (Diptera: Syrphidae: Syrphinae) and phylogenetic analysis of the Syrphidae. *Mitochondrial DNA B Resour*, 2021, 6: 528-30
- [48] Zhou Z, Liu H, Gang L, et al. Characterization and phylogenetic analysis of the complete mitochondrial genome of *Lathyrphthalmus quinquestratus* (Fabricius, 1794) (Diptera, Syrphidae). *Mitochondrial DNA B Resour*, 2021, 6: 1183-5
- [49] Mullens N, Sonet G, Virgilio M, et al. Systematics of Afrotropical Eristalinae (Diptera: Syrphidae) using mitochondrial phylogenomics. *Syst Entomol*, 2022, 47: 315-28
- [50] Sonet G, De Smet Y, Tang M, et al. First mitochondrial genomes of five hoverfly species of the genus *Eristalinus* (Diptera: Syrphidae). *Genome*, 2019, 62: 677-87
- [51] Li H, Li J. Comparative analysis of four complete mitogenomes from hoverfly genus *Eristalinus* with phylogenetic implications. *Sci Rep*, 2022, 12: 4164
- [52] Katoh K, Standley DM. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol Biol Evol*, 2013, 30: 772-80
- [53] Capella-Gutiérrez S, Silla-Martínez JM, Gabaldón T. trimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. *Bioinformatics*, 2009, 25: 1972-3
- [54] Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, et al. Partitionfinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Mol Biol Evol*, 2017, 34: 772-3
- [55] Stamatakis A, Hoover P, Rougemont J. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Syst Biol*, 2008, 57: 758-71
- [56] Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, et al. MrBayes 3.2: efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol*, 2012, 61: 539-42
- [57] Mengual X. Phylogenetic relationships of the bacchine flower flies (Diptera: Syrphidae) based on molecular characters, with a description of a new species of *Melanostoma* (Schiner, 1860). *Contrib Zool*, 2020, 89: 210-44
- [58] Fluke CL. A study of the male genitalia of the *Melanostomini* (Diptera-Syrphidae). *Wis Acad Rev*, 1957, 46: 261-79
- [59] Thompson FC. A new *Platycheirus* from New Zealand. First record of a melanostomine syrphid fly associated with ants. *N Z J Sci*, 1972, 15: 77-84
- [60] Dušek J, Láška P. Versuch zum Aufbau eines natürlichen Systems mitteleuropäischer Arten der Unterfamilie Syrphinae, Diptera. *Acta Sci Nat Brno*, 1967: 349-90
- [61] Curran CH. Revision of the *Pipiza* group of the family Syrphidae (flower-flies) from north of Mexico. *Proc Calif Acad Sci*, 1921, 11: 345-93