中国襀翅目昆虫系统分类研究进展*

杜予州**

（扬州大学园艺与植物保护学院暨扬州大学应用昆虫研究所，扬州 225009）

摘 要 襀翅目昆虫广泛分布在多种类型的水域中，对水中的化学物质较为敏感，是一类重要的水质监测指标生物。本文回顾了我国襀翅目分类的研究历史，其中 Klapálek、Navás、Banks 及胡经甫对我国早期的襀翅目分类研究做出了重要贡献。同时总结了我国襀翅目物种多样性的研究现状，即我国已记录襀翅目 10 科、66 属、657 种（包括台湾分布的 31 种、香港分布的 4 种），约占世界已记录种类的 17.8%；我国学者定名的种类占全国记录种类的 74.7%，其中 1949 年建国后的 70 年间定名的种类占 67.4%。此外，还对我国襀翅目昆虫的地理分布及系统发育研究进行了总结分析，其中我国学者共测序襀翅目昆虫全线粒体基因组 60 种，占已测序种类的 90.9%，为襀翅目的分子系统发育研究积累了重要分子数据；同时利用这些数据对襀翅目的分子系统发育进行研究，取得了较好的研究结果。最后，文章分析了我国襀翅目系统分类研究存在的主要问题，并对未来的研究进行了展望。

关键词 襀翅目；系统分类；系统发育；物种多样性；研究进展；中国

Advances in Plecoptera systematics in China

DU Yu-Zhou**

(School of Horticulture and Plant Protection & Institute of Applied Entomology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract The Plecoptera are widely distributed aquatic insects that are sensitive to chemical substances in water, and therefore important indicators of water quality. This paper reviews the history of taxonomic research on the Plecoptera in China, a field in which Klapálek, Navás, Banks and Wu Chenfu have made important contributions to early taxonomic research. In addition, the species diversity of Chinese Plecoptera is summarized; there are a total of 657 species (including 31 in Taiwan and 4 in Hong Kong) representing 10 families and 66 genera, accounting for about 17.8% of all species worldwide. Species named by Chinese scholars account for 74.7% of all species recorded in China, and species named in the 70 years since the founding of the People's Republic of China in 1949 account for 67.4% of this total. In addition, the geographical distribution and phylogenetics of the Plecoptera in China are summarized and analyzed. Chinese scholars have sequenced the complete mitochondrial genomes of 60 species, 90.9% of all species that have been sequenced, and have accumulated important molecular data for molecular phylogenetic studies of this group. These data have allowed good progress to be made on the molecular phylogeny of the Plecoptera. The main obstacles impeding progress on Plecoptera systematics in China are analyzed, and prospects for future research discussed.

Key words Plecoptera; systematics; phylogeny; species diversity; research progress; China

襀翅目（Plecoptera）昆虫，又称石蝇、襀翅虫；英文名 Stonefly 或 Ferlids。该类昆虫大多数成虫不取食，有少数种类可危害农作物及果树的报道（Hynes and Hynes，1975；Hynes，1976）。襀翅虫的幼期虫态通常称为稚虫，大多数稚虫生活在通气良好的水域中，以水中的蚊类幼虫、小型动物及植物碎片、藻类等为食，对维持水生生态平衡以及水体净化具有一定的作用，是溪流生

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金资助项目（31872266；31572295；31071958）

**通讯作者 Corresponding author，E-mail：yzdu@yzu.edu.cn

收稿日期 Received：2020-01-12；接受日期 Accepted：2020-02-13

态系统中重要的一类水生昆虫，同时也是一些珍稀鱼类的食料（Hynes，1976；Ward，1992；Che *et al.*，2013）。此外，该类昆虫较广泛地分布在多种类型的水域中，并且对水中的化学物质反应较为敏感，是一类重要的水质监测指标生物，也是国际上常用的 EPT（Ephemeroptera 蜉蝣目、Plecoptera 襀翅目和 Trichoptera 毛翅目）水质监测的三大水生昆虫之一（Morse *et al.*，1994；Rosenberg *et al.*，2009）。因此，开展该类昆虫的分类鉴定研究具有重要的实际意义。

目前已知襀翅目昆虫在除南极以外的世界各大陆上均有分布，但主要分布于东洋区、古北区及新北区（Illies，1965；Zwick，1973，2000；杜予州，1999b）。由于我国世界动物地理区所处的重要位置以及横跨古北和东洋两大动物地理区，物种资源极为丰富，因此开展我国襀翅目昆虫区系分类及系统演化研究，可为世界动物地理学的研究提供可靠的区域性资料，也能更好地为水质环境监测提供服务。本文就我国襀翅目昆虫系统分类研究的历史、目前的研究现状以及存在的主要问题进行总结，并对未来的研究进行展望。

1　我国襀翅目分类研究的历史回顾

1.1　我国襀翅目的早期分类研究

1.1.1　外国学者的研究　捷克著名的襀翅目分类学家 Klapálek（1901）记录了采自中国的第一个襀翅虫，即蒙古费襀 *Filchneria mongolica* (Klapálek)，他也是第一位描述定名中国襀翅虫的人。此后他又描述定名了我国的 41 种襀翅虫（其中 5 种的模式产地在国外，我国有分布）（Klapálek，1901，1907，1912，1913，1916，1923）。另外，西班牙著名脉翅类分类学家 Navás 于 1911 年开始描述发表中国的襀翅虫，之后在 20 世纪 20-30 年代描述定名了采自我国的大量襀翅虫（Navás，1911，1919，1930，1934），但由于其工作较粗、又多以雌虫定名，故一些种类已被后人订正或作为疑难种处理，目前仍被承认的有 22 种。此外，美国学者 Banks 在 20 世纪 30-40 年代定名了采自我国南方（包括台湾地区）的 18 种襀翅虫（Banks，1937，1940，1947）；20 世纪 90 年代至 21 世纪初，斯洛文尼亚自然博物馆的 Sivec 博士单独或与其他学者（包括中国学者）共同描述发表了中国襀翅虫 36 种。近年来，匈牙利自然博物馆的 Murányi 博士与我国学者合作，定名中国襀翅虫 23 种，他也是目前主要参与我国襀翅目分类研究的外国学者。总之，涉及到我国襀翅目分类研究的外国学者有 34 人，定名和记录我国襀翅目昆虫 210 种（包括少数后来发现我国也有分布的国外种类），其中 45 种是与中国学者合作发表的（表 1）。在这些外国学者中，Klapálek、Navás 和 Banks 等人的工作对我国早期襀翅目分类研究的发展起到了积极的推动作用。

1.1.2　中国学者的研究　胡经甫教授于 1926 发表了第一个由中国学者定名的襀翅虫，中华倍叉襀 *Amphinemura sinensiss*（Wu）。此后，他在 20 世纪 30-40 年代对我国的襀翅目分类作了深入研究，发表了大量有价值的论文，其中以 1935 年的中国襀翅目名录（Wu，1935）及 1938 年整理出版的《中华襀志》（*Plecopterorum sinensium*, a monograph of stoneflies of China (Order Plecopera)）最为著名。他的这些资料仍是当今世界襀翅目分类研究的重要参考文献。此外，他还在 20 世纪 30 年代后期到美国帮助整理完成其导师 P. W. Claassen 教授（1939 去世）遗留的世界襀翅目昆虫名录（A catalogue of the Plecoptera of the world）（Claassen，1940），为该书顺利出版作出了贡献。20 世纪 50 年代后，由于各种原因，胡经甫教授的襀翅目分类研究工作一度中断，直到 1962 年才发表了“云南生物考察报告：襀翅目”的研究论文；1973 年又发表了另一篇遗作“中国襀翅目新种”。胡经甫教授一生共描述定名襀翅目 2 个有效属，146 个有效种（包括与 Claassen 合作的 15 种）（表 1），为中国乃至于世界襀翅目的分类研究作出了杰出贡献。此外，朱元鼎教授也是我国早期的襀翅目昆虫分类研究工作者，他描述定名了襀翅虫 2 属、8 种（Chu，1928a，1928b，1928c，1929）；此后，他转向了鱼类分类研究。另外，赵修复教授也曾在 1947 年描述定名过刺襀属 *Styloperla* 中的 2

个种（Chao，1947）。在 20 世纪 30-40 年代，由于胡经甫教授的杰出工作，使我国的襀翅目分类研究处于世界先进水平。

但是，自胡经甫教授去世后的近 17 年（1973-1990），国内对襀翅目的研究无人问津，使我国的襀翅目分类研究处于停滞状态。20 世纪 90 年代初，杨集昆教授及杨定博士发表了自胡经甫教授去世后由国内学者撰写的 2 篇襀翅虫的分类论文（杨集昆和杨定，1990a，1990b），重新开启了国内学者对襀翅目的分类研究；此后，他们两人共发表襀翅目分类论文 17 篇，描述定名襀翅目 1 新属、35 新种（表 1）。此外，20 世纪 90 年代中后期，在周尧教授指导下，杜予州博士开始对中国襀翅目分类进行系统研究（杜予州，1995，1999a，1999b，1999c；2000a，2000b；杜予州和周尧，1998，1999；杜予州等，1999；Du *et al.*，1999）。进入 21 世纪，杨定教授和杜予州教授培养了一批博士和硕士从事襀翅目的分类研究，加之任东教授团队的襀翅目化石种类的研究，形成了目前我国襀翅目分类研究的 3 个团队，对推动我国襀翅目分类研究起到了积极作用。

2 我国襀翅目的区系分类研究现状

2.1 种类多样性研究

目前，全世界已知襀翅目 16 科 3 690 余种（不包括 247 个灭绝种）（DeWalt *et al.*，2020）。由于我国在世界动物地理区所处的重要位置，物种资源极其丰富，目前我国已记录襀翅目 10 科、66 属、657 种（包括台湾地区分布的 31 种、香港特别行政区分布的 4 种）（Wu，1938；Claassen，1940；Illies，1966；Zwick，1973；Sivec *et al.*，1997；杜予州，1999c；Du *et al.*，1999；杨定等，2015；杨定和李卫海，2018；DeWalt *et al.*，2020）（表 1），约占世界已记录种类的 17.8%。在已记录的中国种类中，由中国学者定名的种类有 492 种，其中 45 种与国外学者合作定名；中国学者定名的种类占中国记录种类的 74.7%。此外，在我国 1949 年建国后的 70 年间，共发表定名襀翅目昆虫 443 种，占全国总记录的 67.4%。此外，我国目前还记录襀翅目化石昆虫 10 科、23 属、31 种（刘玉双和任东，2006；DeWalt *et al.*，2020），其中我国学者（部分种类与外国学者合作）定名的种类 30 种，除了秉志教授 20 世纪 20-30 年代发表的 5 种外（Ping，1928，1935），其余的 25 种均为 1949 年建国以后所发表。以上这些研究成就与我国襀翅目昆虫分类研究工作者的努力工作和国家的支持密不可分。

2.2 地理分布研究

长期以来，我国襀翅目昆虫的地理分布及生物地理学研究一直无人问津，直到 20 世纪末，杜予州等人才涉足这一领域的研究。他们在襀翅目区系调查的基础上，根据所掌握的相关资料，对中国襀翅目各科的地理分布特征进行了初步分析和探讨，提出我国是襀科昆虫的起源及分化中心这一假说（杜予州，1999b；杜予州等，1999；Du and He，2001；杜予州和周培，2007），并对典型全北区分布的黑襀科及卷襀科中的卷襀属（*Leuctra*）的某些种类分布向我国东南沿海延伸的特征进行了探讨（钱昱含，2012；Du and Chen，2016）；同时还对襀翅目的起源与演化进行了初步探讨（杜予州，1999b；陈志腾，2018）。

3 我国襀翅目的系统发育研究现状

3.1 襀翅目昆虫全线粒体基因组的测序

随着分子生物学技术的发展，特别是测序技术的不断进步，许多分子标记被用于昆虫的系统发育研究。在这些分子标记中，全线粒体基因组具有分子量小、进化速率快、几乎都遵循母性遗传和重组水平较低等特点，被广泛用于昆虫的系统学研究。

加拿大学者 Stewart 和 Beckenbach（2006）测序并发表了第一个襀翅目昆虫 *Pteronarcys princeps* 的全线粒体基因组（序列于 2016 年公布）。德国的 Elbrecht 等（2015）公布了第二个襀翅目昆虫的全线粒体基因组；2014 年，杜予州团队首次发表了 2 种中国的襀翅目昆虫全线粒体基因组（Qian *et al.*，2014；Wu *et al.*，2014）。之后，中国、德国、美国、新西兰等学者测定了

表 1　中国襀翅目各科种类数量及定名人

Table 1　Describers and number of Chinese species described in each families of Plecoptera

定名人 Describer	科 Family										
	黑襀科 Capniidae	带襀科 Taeniopterygidae	叉襀科 Nemouridae	卷襀科 Leuctridae	大襀科 Pteronarcyidae	扁襀科 Peltoperlidae	刺襀科 Styloperlidae	襀科 Perlidae	网襀科 Perlodidae	绿襀科 Chloroperlidae	合计 Total
Klapálek	1		2+(2)	(1)	1	(1)	(2)	19+(7)	10		46
Navás			1					11+(2)	6	2	22
Banks			(1)			1		11+(5)			18
Sivec & Harper				9							9
Kimmins	4	1							2		7
Okamoto	1		1	(1)		(1)		1+(2)			7
Sivec & Stark				2+(1)				2			5
Stark & Sivec								5			5
Zwick			(1)					1	1		3
Shimizu			(3)								3
Sivec			1			2					3
Stark								3			3
Nelson & Hanson				1						2	3
Sivec & Shimizu				2+（1）							3
Stark & Sivec							1			2	3
Aubert			2								2
Enderlein								2			2
Mclachlan								1	1*		2
Šámal		1								1	2
Zhiltzova				1						1	2
Claassen								1			1
Illies								1			1
Kawai			(1)								1
Linnaeus				1							1
Martynov			1								1
Needham									1		1
Picte	1										1
Teslenko									1		1
Uéno			1								1
Zapekina-Dulkeit									1		1
Fochetti & Sezzi			1								1

（续表 1）（**Table 1 continued**）

定名人 Describer	科 Family										
	黑襀科 Capniidae	带襀科 Taeniopterygidae	叉襀科 Nemouridae	卷襀科 Leuctridae	大襀科 Pteronarcyidae	扁襀科 Peltoperlidae	刺襀科 Styloperlidae	襀科 Perlidae	网襀科 Perlodidae	绿襀科 Chloroperlidae	合计 Total
Sivec & Zhiltzova								1			1
Sivec & Zwick								(1)			1
Zhiltzova & Baumann	1										1
Zhiltzova & Levanidova										1	1
Zhiltzova & Zwick										1	1
Tierno de Figueroa & Fochetti										1	1
Wu (胡经甫)			44	6		4	3	64	7	3	131
Wu(胡经甫)&Claassen						1		10	4		15
Chu (朱元鼎)			1	1		1		5			8
Chao (赵修复)							2				2
Yang (杨集昆) & Yang (杨定)			1	11			2	19	2		35
Du (杜予州) & Chou (周尧)								6			6
Du (杜予州), Wang (王志杰), Qian (钱昱含), Chen (陈志腾)等人	8	2	32	12		5	1	40	8	6	114
Du (杜予州) & Sivec								5			5
Yang (杨定), Li (李卫海), Zhu (祝芳) 等人	2		84	15			1	43	1	5	151
Li (李卫海), Yang (杨定) & Murányi	1		11	2		2		8			24
Li (李卫海) & DeWalt								1			1
合计 Total	19	4	191	67	1	18	12	277	45	25	659

表中的物种数主要依据 Wu, 1938; Claassen, 1940; Illies, 1966; Zwick, 1973; Sivec *et al*., 1997; 杜予州, 1999c; Du *et al*., 1999; 杨定和李卫海, 2018; 杨定等, 2015; DeWalt *et al*., 2020 以及有关学者发表的论文所统计；统计时间截止 2020 年 2 月底。括号内的数字为台湾地区的种类数。

The number of the species in table is mainly based on the statistics of Wu, 1938; Claassen, 1940; Illies, 1966; Zwick, 1973; Sivec *et al*., 1997; Du, 1999c; Du *et al*., 1999; Yang and Li, 2018; Yang *et al*., 2015; DeWalt *et al*., 2020 and the papers published by the relevant scholars. The statistical time ended at the end of February 2020. The numbers in brackets are the number of the species in Taiwan of China.

襀翅目 16 科、66 种的全线粒体基因组，其中我国学者（主要是杨定和李卫海团队及杜予州团队）测序 60 种（9 种与国外学者合作）、德国和美国学者各测序 2 种，加拿大和新西兰学者各测定了 1 种（表 2）。中国学者在襀翅目昆虫的全线粒体基因组数据积累中做出了重要贡献，也为更好地开展襀翅目的分子系统学研究奠定了基础。

3.2　襀翅目在昆虫纲的系统地位

襀翅目隶属六足总纲、昆虫纲、复新翅类（Polyneoptera），是新翅类昆虫中较早分化出来的一个相对原始的目，而且该目的单系性也得到几个共同衍征的支持（(Zwick，2000，2009)。早期基于形态学的襀翅目系统地位的研究较多，多数学者认为襀翅目与直翅类或纺足目的亲缘关系最近（Crampton，1938；Martynov，1938；Henning，1953，1981；Bitsch and Ramond，1970；Kristensen，1981），也有少数学者认为与蛩蠊目最近（Rasnitsyn，1976；Rodendorf and Rasnitsyn，1980）。随着分子数据的应用，基于分子标记和形态数据的襀翅目系统地位的研究报道也日益增多，但得出的结果仍有较大分歧（Liu and Beckenbach，1992；Burmester *et al.*，1998；Flook and Rowell，1998；Wheeler *et al.*，2001；Rasmus *et al.*，2002；Terry and Whiting，2005；Yoshizawa and Johnson，2005；Trautwein *et al.*，2012；Cameron，2014；Misof *et al.*，2014)。

近年来，我国学者应用分子标记及全线粒体基因组数据进行襀翅目系统地位的探讨（Zhang and Zhou，2008；Xie *et al.*，2009；Qian *et al.*，2014；Wu *et al.*，2014；Song *et al.*，2016），如 Wu 等（2014）和 Song 等（2016）研究的结果与其他多数学者研究的结果基本一致，即襀翅目与革翅目的亲缘关系最近。总之，襀翅目的系统地位仍然存在较大的争议，有必要继续发掘可靠的形态和分子数据进行更深层次的研究。

3.3　襀翅目的系统发育研究

基于形态特征的襀翅目高级阶元系统发育与进化国外已有较多的研究报道（Tillyard，1921；Ricker，1950；Illies，1965；Kawai，1967；Zwick，1973，1980，2000，2009；Nelson，1984，1988；Uchida and Isobe，1989）。在国内，杜予州（1995，1999a）应用支序分析法对襀亚科 18 个属的系统发育关系进行了初步研究，分析了各属之间的系统发育关系。这也是国内仅有的 1 篇基于形态学的襀翅目系统发育研究报道。这方面的研究仍是国内襀翅目研究的薄弱环节，有待进一步加强。

近年来，应用分子标记，特别是应用全线粒体基因组进行昆虫的系统发育研究越来越多（Cameron，2014）。基于形态和分子数据的襀翅目高级阶元系统发育已有一些研究报道（Thomas *et al.*，2000；Terry，2004；Weiss *et al.*，2012；Mynott *et al.*，2011；Davis，2013；McCulloch *et al.*，2016），这些研究对了解襀翅目高级阶元的亲缘关系有了进一步认识。我国学者在测序襀翅目昆虫全线粒体基因组的基础上，也对襀翅目的分子系统发育及进化做了大量研究工作，在探讨襀翅目的科级系统发育关系方面取得了较好的研究成果（Chen and Du，2017a，2017b，2018；Chen *et al.*，2018；Wang *et al.*，2017，2018，2019；Cao *et al.*，2019a，2019b；Ding *et al.*，2019；Shen and Du，2020）。

4　展望

通过多年的调查发现，我国的襀翅目昆虫多样性极为丰富。但由于襀翅目不同类群的区系分布特点不同，加之调查采集的地区不平衡，如我国东北地区、青藏高原、横断山脉以及台湾等地区的调查较为薄弱，因此各类群记录的种类数量也不平衡，如襀科已记录 23 属、275 种，叉襀科 7 属、191 种，而大襀科和带襀科仅记录 1 种和 2 种；我国台湾也仅记录由外国人定名的 31 种（表 1）。此外，由于襀翅目昆虫不同类群的生物学特性，特别是成虫的羽化时间的不同（Harper，1976；Hynes，1976），需要调查采集的时间也不同，如黑襀科和带襀科的种类成虫主要在冬季羽化（夏季在高海拔雪山和冷凉地区也可羽化），故又称冬襀（Winter stonefly），

表 2　已测序全线粒体基因组的襀翅目昆虫种类

Table 2　Species of the complete mitochondrial genome sequenced in Plecoptera

科 Family	种 Species	序列登录号 Sequence accession number	序列公布时间 Sequence release time	登录国家 Login sequence country	论文作者 Author of paper	论文发表杂志 Journal of publication
襀科 Perlidae	*Dinocras cephalotes*	KF484757	2013.12.6	德国	Elbrecht V, Poettker L, John U, Leese F	Mitochondrial DNA Part A, 2015, 26: 469–470.
	Kamimuria wangi	KC894944	2014.4.25	中国	Qian YH, Wu HY, Ji XY, Du YZ	PLoS ONE, 2014, 9(1): e86328.
	Togoperla sp.	KM409708	2014.10.26	中国	Wang K, Wang Y, Yang D	Mitochondrial DNA Part A, 2016, 27: 1703–1704.
	Kamimuria chungnanshana	KT186102	2015.9.29	中国	Wang K, Ding S, Yang D	Mitochondrial DNA Part A, 2016, 27: 3810–3811.
	Acroneuria hainana	KM199685	2015.2.12	中国	Huang M, Wang Y, Liu X, Li W, Kang Z, Wang K, Li X, Yang D	Gene, 2015, 557(1): 52–60.
	Claassenia sp.	MN419914	2020.1.15	中国	Chen M, Cao J, Li W, Wang Y	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 3790–3791.
	Flavoperla sp.	MN419916	2020.1.15	中国	Wang Y, Cao J, Chen M, Li W	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 3902–3903.
	Neoperlops gressitti	MN400756	2020.1.15	中国	Zhang G, Wang Y, Cao J	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 3324–3325.
	Kamimuria klapaleki	MN400755	2020.1.15	中国	Chen J, Cao J, Li W, Wang Y	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 3416–3417.
	Etrocorema hochii	MK905888	2020.1.15	中国	Liu Z, Wang Y, Li W, Cao J	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 2690–2691.
	Niponiella limbatella	MK686067	2020.1.15	中国	Li J, Cao J, Wang Y, Kong F	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(1): 1666–1667.
	Sinacroneuria dabieshana	MK492253	2020.1.15	中国	Cao J, Li W, Wang Y	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(1): 1327–1328.
	Calineuria stigmatica	MG677941	2020.1.15	中国	Cao J, Wang Y, Li N, Li W, Chen X	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(1): 553–554.
	Caroperla siveci	MG677942	2019.8.31	中国	Cao J, Wang Y, Li N, Li W, Chen X	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(1): 553–554.
	Neoperla sp.	KX091859	2020.1.1	中国	Song F, Liu Y, Jiang P, Li H, Cai W	Unpublished
	Neoperla ignacsiveci	KX091858	2020.1.1	中国	Song F, Liu Y, Jiang P, Li H, Cai W	Unpublished
	Flavoperla biocellata	MK905206	2020.3.9	中国	Shen Y, Du YZ	Peer J., 2020, 8: e8762.
网襀科 Perlodidae	*Isoperla bilineata*	MF716959	2018.7.16	中国	Chen ZT, Zhao MY, Xu C, Du YZ	Int. J. Boil. Macromol., 2018, 111: 542–547.
	Isoperla eximia	MG910457	2018.7.31	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Gene, 2018, 675: 254–264.
	Perlodes sp.	MF197377	2018.7.25	中国	Chen ZT, Zhao MY, Xu C, Du YZ	Int. J. Boil. Macromol., 2018, 111: 542–547.
	Pseudomegarcys japonica	MG910458	2018.7.31	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
绿襀科 Chloroperlidae	*Suwallia teleckojensis*	MF198253	2018.4.23	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Int. J. Mol. Sci., 2018, 19(3): 680.
	Suwallia bimaculata	KX091865	2020.1.1	中国	Cao J, Wang Y, Chen M, Yuan M, Li W	Unpublished
	Suwallia bimaculata	MN121757	2020.1.15	中国	Cao J, Wang Y, Chen M, Yuan M, Li W	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 2828–2829.
	Sweltsa longistyla	KM216826	2015.2.12	中国	Chen ZT, Du YZ	Gene, 2015, 558(1): 82–87.

（续表 2）（**Table 2 continued**）

科 Family	种 Species	序列登录号 Sequence accession number	序列公布时间 Sequence release time	登录国家 Login sequence country	论文作者 Author of paper	论文发表杂志 Journal of publication
大襀科 Pteronarcyidae	*Pteronarcys princeps*	AY687866	2016.7.26	加拿大	Stewart JB, Beckenbach AT	Genome, 2006, 49(7): 815–824.
	Pteronarcella badia	KU182360	2015.12.27	美国	Sproul JS, Houston DD, Nelson CR, Evans RP, Crandall KA, Shiozawa DK	BMC Evolutionary Biology, 2015, 15(1): 279.
刺襀科 Styloperlidae	*Styloperla spinicercia*	KX845569	2017.5.22	中国	Wang Y, Cao J, Li W	Zootaxa, 2017, 4243 (1): 125–138.
	Cerconychia sapa	MF100783	2019.12.12	中国	Wang Y, Cao J, Lei B, Li W	Conservation Genetics Resources, 2018, 10(2): 145–148.
	Styloperla sp.	KR088971	2015.9.26	中国	Chen ZT, Wu HY, Du YZ	Mitochondrial DNA, 2015, 27(4): 1–2.
扁襀科 Peltoperlidae	*Soliperla* sp.	MF716958	2018.7.16	中国	Chen ZT, Zhao MY, Xu C, Du YZ	Int. J Boil. Macromol., 2017, 111: 542–547.
	Peltoperlopsis cebuano	MK387068	2020.1.15	中国	Cao J, Li W, Yan F, Wang Y	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4 (1): 1103–1104.
	Microperla geei	MN096323	2019.12.21	中国	Cao J, Wang Y, Wei X, Chen S, Li W	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4 (2): 2679–2680.
	Cryptoperla sp.	KC952026	2014.3.24	中国	Wu HY, Ji XY, Yu WW, Du YZ	Gene, 2014, 537(2): 177–183.
黑襀科 Capniidae	*Apteroperla tikumana*	KR604721	2015.8.1	中国	Zhou C, Tan M, Du S, Zhang R, Machida R, Zhou X	Mitochondrial DNA Part A, 2016, 27(4): 1940–1744.
	Capnia zijinshana	KX094942	2017.4.12	中国	Chen ZT, Du YZ	Journal of Asia-Pacific Entomology, 2017, 20(2): 305–312.
	Mesocapnia daxingana	KY568983	2019.12.12	中国	Wang Y, Cao J, Li W, Chen X	Conservation Genetics Resources, 2017, 9(4): 639–642.
	Mesocapnia arizonensis	KP642637	2015.3.24	德国	Elbrecht V, Leese F	Mitochondrial DNA Part A, 2016, 27(5): 3365–3366.
带襀科 Taeniopterygidae	*Taeniopteryx ugola*	MG589786	2018.7.12	中国	Chen ZT, Du YZ	Int. J. Boil. Macromol., 2018, 111: 70–76.
	Doddsia occidentalis	MG589787	2018.5.12	中国	Chen ZT, Du YZ	Int. J. Boil. Macromol., 2018, 111: 70–76.
叉襀科 Nemouridae	*Nemoura nankinensis*	KY940360	2018.3.27	中国	Chen ZT, Du YZ	Int. J. Mol. Sci., 2018, 18(5): 996.
	Amphinemura longispina	MH085446	2019.9.1	中国	Cao JJ, Wang Y, Li WH	Int. J. Boil. Macromol., 2019, 138: 292–301.
	Amphinemura yao	MH085447	2019.9.1	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
	Indonemoura jacobsoni	MH085448	2019.9.1	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
	Indonemoura nohirae	MH085449	2019.9.1	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
	Mesonemoura metafiligera	MH085450	2019.8.31	中国	Cao JJ, Wang Y, Huang YR, Li WH	Zookeys, 2019, 835: 43–63.
	Mesonemoura tritaenia	MH085451	2019.8.31	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
	Protonemura kohnoae	MH085452	2019.9.1	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
	Protonemura orbiculata	MH085453	2019.9.1	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished

（续表 2）（**Table 2 continued**）

科 Family	种 Species	序列登录号 Sequence accession number	序列公布时间 Sequence release time	登录国家 Login sequence country	论文作者 Author of paper	论文发表杂志 Journal of publication
叉襀科 Nemouridae	*Sphaeronemoura grandicauda*	MH085454	2019.9.1	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
	Sphaeronemoura hamistyla	MH085455	2019.9.1	中国	Wang Y, Cao JJ, Li WH	Unpublished
	Lednia tumana	MH374046	2019.4.30	美国	Hotaling S, Kelley JL, Weisrock DW	Aquatic Insects, 2019, 40(4): 362–369.
	Indonemoura auriformis	MN419915	2020.1.15	中国	Chen M, Wang Y, Chen J, Cao J	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(2): 3392–3393.
	Nemoura papilla	MK290826	2020.1.15	中国	Cao J, Wang Y, Ma G, Li W	Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(1): 806–807.
	Sphaeronemoura hainana	MK111420	2019.12.21	中国	Ding SM, Li WH, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.
	Amphinemura sp.	KX091847	2020.1.1	中国	Song F, Liu YQ, Jiang P, Li H, Cai WZ	Unpublished
背襀科 Notonemouridae	*Neonemura barrosi*	MK111418	2019.4.7	中国	Ding S, Li W, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.
卷襀科 Leuctridae	*Rhopalopsole bulbifera*	MK111419	2019.4.7	中国	Ding S, Li W, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.
	Leuctra sp.	MK568475	2019.11.25	中国	Shen Y, Du YZ	Zootaxa, 2019, 4671(4): 571–580.
裸襀科 Scopuridae	*Scopura longa*	MH510071	2019.1.28	中国	Wang Y, Cao JJ, Li N, Ma GY, Li WH	Int. J. Boil. Macromol., 2019, 122: 893–902.
纬襀科 Gripopterygidae	*Zelandoperla fenestrata*	KY522907	2017.5.27	新西兰	Veale AJ, Deaden PK, Waters JM	Unpublished
	Antarctoperla michaelseni	MK111413	2019.3.27	中国	Ding S, Li W, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang,D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.
始襀科 Diamphipnoidae	*Diamphipnoa annulata*	MK111416	2019.4.7	中国	Ding S, Li W, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang, D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.
	Diamphipnopsis sp.	MK111417	2019.4.7	中国	Ding S, Li W, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang, D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.
原襀科 Eustheniidae	*Neuroperla schedingi*	MK111415	2019.3.27	中国	Ding S, Li W, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang, D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.
澳襀科 Austroperlidae	*Klapopteryx armillata*	MK111414	2019.3.27	中国	Ding S, Li W, Wang Y, Cameron SL, Muranyi D, Yang D	Mol. Phylogenet. Evol., 2019, 135: 123–135.

由于该类襀翅虫羽化的特殊性，对这类昆虫的调查采集极为困难，这也是我国黑襀科和带襀科昆虫种类记录较少的原因。因此，今后一段时间需要加强对过去调查较少的地区进行系统调查采集，同时还要根据不同襀翅虫类群的羽化特性在不同的时间和季节进行采集调查，这样才能完整地了解我国襀翅目昆虫物种多样性及地理分布特征。

虽然我国学者积累了大量襀翅昆虫的全线粒体基因组数据，并根据这些数据对襀翅目科级分子系统发育进行了分析，取得了较好的研究成果，但是基于形态特征和分子数据结合的襀翅目高级阶元和科级以下分类阶元的系统发育研究至今未见报道；此外，在襀翅目昆虫的生物地理学和系统演化方面我国也缺乏研究，因此加强这些方面的深入研究是我国襀翅目分类学者今后努力的方向。

早期我国的襀翅目昆虫分类研究主要是由外国人做的，所有模式标本分散存放在国外有关单位、私人收藏或下落不明。此外，我国学者胡经甫教授早期定名的绝大多数襀翅目昆虫模式标本已因战争丢失（胡经甫，1962），即使在 1962 年和 1973 年发表定名的新种模式标本也因“文革”时期管理不善而损坏或丢失（杜予州于 1994 和 1998 年两次对存放在中国科学院动物研究所的襀翅目昆虫模式标本作过检查）；朱元鼎（1928a，1928b，1928c，1929）和赵修复描述定名的模式标本为私人收藏，现在也下落不明（Chao，1947）。此外，早期的襀翅目分类学者所描述定名的种类，主要描述及绘图依据的是干标本，而襀翅虫身体较软，标本干后容易变形，并且在鉴定时未进行阳茎解剖，描述和绘制的特征图也很简单，加之模式标本丢失或保存在国外，因此给这些早期定名的种类鉴定造成了很大困难。因此，需要对现在仍然保存的襀翅目昆虫的模式标本，特别是还保存在科学院动物所和国外的模式标本重新进行整理和补充描述，同时尽可能在已丢失模式标本的模式产地采集到相同种类的标本，重新指定新模，以提高其科学研究价值。

致谢：霍庆波博士、沈玥硕士及赵梦媛硕士帮助收集整理部分资料和数据，对他们的辛勤工作表示衷心的感谢！

参考文献 (References)

Banks N, 1937. Perlidae. In: Neuropteroid insects from Formosa. *Philippine Journal of Science*, 62: 269–275.

Banks N, 1940. Perlidae. In: Report on certain groups of Neuropteroid insects from Szechwan, China. *Proceedings of the United States National Museum*, 88: 173–220.

Banks N, 1947. Some Neuropterous insects from Szechwan, China. *Fieldiana: Zoology*, 31: 97–107.

Bitsch J, Ramond S, 1970. Étude du squelette et de la musculature prothoraciques d'Embia ramburi R.-K. (Insecta Embioptera). *Zoologische Jahrbücher*, 87: 63–93.

Burmester T, Jr. Massey HC, Zakharkin SO, Benes H, 1998. The evolution of hexamerins and the phylogeny of insects. *Journal of Molecular Evolution*, 47: 93–108.

Cameron SL, 2014. Insect mitochondrial genomics: Implications for evolution and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 59: 95–117.

Cao JJ, Wang Y, Li WH, 2019a. Comparative mitogenomic analysis of species in the subfamily Amphinemurinae (Plecoptera: Nemouridae) reveal conserved mitochondrial genome organization. *International Journal of Biological Macromolecules*, 138: 292–301.

Cao JJ, Wang Y, Huang YR, Li WH, 2019b. Mitochondrial genomes of the stoneflies *Mesonemoura metafiligera* and *Mesonemoura tritaenia* (Plecoptera, Nemouridae), with a phylogenetic analysis of Nemouroidea. *Zookeys*, 835: 43–63.

Chao HF, 1947. Two new species of stoneflies of the genus *Styloperla* Wu (Plecoptera: Perlidae). *Biological Bulletin Fukien Christian University*, 5: 93–96.

Che SMR, Salman AAS, Madziatul RM, Abu HA, 2013. Local effects of forest fragmentation on diversity of aquatic insects in tropical forest streams: Implications for biological conservation. *Aquatic Ecology*, 47: 75–85.

Chen ZT, Du YZ, 2017a. Complete mitochondrial genome of *Capnia zijinshana* (Plecoptera: Capniidae) and phylogenetic analysis among stoneflies. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20(2): 305–312.

Chen ZT, Du YZ, 2017b. First mitochondrial genome from Nemouridae (Plecoptera) reveals novel features of the elongated control region and phylogenetic implications. *International Journal of Molecular Sciences*, 18(996): 1–12.

Chen ZT, Zhao MY, Xu C, Du YZ, 2018. Molecular phylogeny of Systellognatha (Plecoptera: Arctoperlaria) inferred from mitochondrial genome sequences. *International Journal of Biological Macromolecule*, 111：542–547.

Chen ZT, 2018. Molecular phylogeny of Plecoptera and taxonomy of Euholognatha (Plecoptera: Arctoperlaria) from China. Doctoral dissertation. Yangzhou: Yangzhou University. [陈志腾, 2018. 中国襀翅目分子系统学及真颚组系统分类研究. 博士学位论文. 扬州: 扬州大学.]

Chen ZT, Du YZ, 2018. The first two mitochondrial genomes from Taeniopterygidae (Insecta: Plecoptera): Structural features and phylogenetic implications. *International Journal of Biological Macromolecule*, 111: 70–76.

Chu YT, 1928a. Description of a new nemourid stonefly from Hangchow. *China Journal*, 8(6): 332–333.

Chu YT, 1928b. Description of a new species of *Leuctra* and notes on *Nemoura* sinensis from Hangchow. *China Journal*, 9(2): 87–89.

Chu YT, 1928c. Description of a new genus and three new species of stoneflies from Hangchow. *China Journal*, 9(4): 194–198.

Chu YT, 1929. Description of four new species and one new genus of stoneflies in the family Perlidae from Hangchow. *China Journal*, 10(2): 89–92.

Claassen PW, 1940. A catalogue of the Plecoptera of the world. *Memoir: Cornell University Agricultural Experiment Station*, 232: 1–235.

Crampton GC, 1938. The interrelationships and lines of descent of living insects. *Psyche*, 45(4): 165–181.

Davis NG, 2013. Application of next-generation transcriptomic tools for non-model organisms: Gene discovery and marker development within Plecoptera (Insecta). Master dissertation. Provo: Brigham Young University.

DeWalt RE, Maehr MD, Neu-Becker U, Stueber G, 2020. Plecoptera Species File Online. Version 5.0/5.0. http://plecoptera.speciesfile.org/HomePage/Plecoptera/HomePage.aspx.

Ding SM, Li WH, Wang Y, Cameron SL, Murányi D, Yang D, 2019. The phylogeny and evolutionary timescale of stoneflies (Insecta: Plecoptera) inferred from mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 135:123–135.

Du YZ, 2005. A taxonomic study on the family Perlidae from China (Plecoptera: Perloidea). Doctoral dissertation. Yangling: Northwestern Agricultural University. [杜予州, 1995. 中国襀科分类研究(襀翅目: 襀总科). 博士学位论文. 杨陵: 西北农业大学.]

Du YZ, Chou I, 1998. Taxonomic study of the genus *Agnetina* Klapálek (Plecoptera: Perlidae: Perlinae) from China. *Entomotaxonomia*, 20(2): 100–110. [杜予州, 周尧, 1998. 中国剑襀属分类研究 (襀翅目:襀科: 襀亚科). 昆虫分类学报, 20(2): 100–110.]

Du YZ, 1999a. A preliminary study on the generic level phylogeny of the subfamily Perlinae (Plecoptera: Perlidae). *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 25(2): 170–174. [杜予州, 1999a. 襀亚科属级系统发育研究初报. 浙江农业大学学报, 25 (2): 170–174.]

Du YZ, 1999b. Plecoptera//Zheng LY, Gui H(eds.). Insects Classification. Nanjing: Nanjing Normal University Press. 146–168. [杜予州, 1999b. 襀翅目. 郑乐怡, 归鸿(主编). 昆虫分类学. 南京: 南京师范大学出版社. 146–168.]

Du YZ, 1999c. A taxonomic study on Plecoptera from China. Post doctor report. Hangzhou: Zhejiang University. [杜予州, 1999c. 中国襀翅目分类研究. 博士后研究报告. 杭州: 浙江大学.]

Du YZ, Chou I, 1999. Notes on Chinese species of the genus *Togoperla* Klapálek (Plecoptera: Perlidae: Perlinae). *Entomotaxonomia*, 21(1): 1–7. [杜予州, 周尧, 1999. 中国襟襀属种类记述 (襀翅目：襀科：襀亚科). 昆虫分类学报, 21(1): 1–7.]

Du YZ, He JH, Ma Y, 1999. A preliminary study on the distribution of the family Perlidae (Plecoptera: Perloidea). *Zoological Research*, 20(2): 134–142. [杜予州, 何俊华, 马云, 1999. 襀科昆虫地理分布研究初探. 动物学研究, 20(2): 134–142.]

Du YZ, Sivec I, He JH, 1999. A checklist of Chinese species of the family Perlidae (Plecoptera: Perloidea). *Acta Entomol. Slovenica*, 7(1): 28–33.

Du YZ, 2000a. Two new species of the genus *Neoperla* Needham (Plecoptera: Perlidae: Perlinae) from Guizhou, China. *Entomotaxonomia*, 22(1): 1–5. [杜予州，2000a. 贵州新襀属二新种记述 (襀翅目: 襀科:襀亚科). 昆虫分类学报，22(1): 1–5.]

Du YZ, 2000b. Notes on Chinese species of the genus *Acroneuria* Pictet (Plecoptera: Perlidae: Acroneuriinae). *Entomotaxonomia*, 22(2): 79–84. [杜予州, 2000b. 中国钮襀属种类记述(襀翅目: 襀科:钮襀亚科). 昆虫分类学报, 22(2): 79–84.]

Du YZ, He JH, 2001. Progress on taxonomic study of the family Perlidae from China//Domiguiz E (ed.). Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera. New York: Kluwer Academic/ Plenum Publishers. 369–376.

Du YZ, Zhou P, 2007. Diversity and distribution of Plecoptera in China. *Scientific Research Monthly*, (7): 85–90. [杜予州, 周培, 2007. 襀翅目昆虫多样性及地理分布. 科学研究月刊, (7): 143–144.

Du YZ, Chen ZT, 2016. A remarkable new species of winter stonefly (Plecoptera: Capniidae) from Southeast China. *Zootaxa*, 4170(1): 187–193.

Elbrecht V, Poettker L, John U, Leese F, 2015. The complete mitochondrial genome of the stonefly *Dinocras cephalotes* (Plecoptera, Perlidae). *Mitochondrial DNA*, 26(3): 469–470.

Flook PK, Rowell CHF, 1998. Inferences about orthopteroid phylogeny and molecular evolution from small subunit nuclear ribosomal DNA sequences. *Insect Molecular Biology*, 7(2): 163–178.

Harper PP, 1976. Emergence patterns in Plecoptera. In a report on the Fifth International Symposium on Plecoptera. *Proceedings of the Biological Society of Washington,* 88 (38) 414–415.

Hennig W, 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Contributions to Entomology*, 3: 1–85.

Hennig W, 1981. Insect Phylogeny. New York: John Wiley & Sons. 1–414.

Hynes HBN, Hynes ME, 1975. The life histories of many of the stoneflies (Plecoptera) of south-eastern mainland Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 26(2): 113–153.

Hynes HBN, 1976. Biology of Plecoptera. *Annual Review of Entomology*, 21: 135–153.

Illies J, 1965. Phylogeny and zoogeography of the Plecoptera. *Annual Review of Entomology*, 10:117–140.

Illies J, 1966. Katalog der Rezenten Plecoptera, Tierreich, Volume 82. Berlin: Walter de Gruyter & Co. 1–632.

Kawai T, 1967. Plecoptera (Insecta): Fauna Japonica. Tokyo: Biogeographical Society of Japan. 1–112.

Klapálek Fr, 1901. Plecopterologische studien. *Ceská Akad. Císaře Františka Josefa Bul. Internatl.*, 6: 68–72.

Klapálek Fr, 1907. Plecoptera: Filchner exploration China-Tibet 1903-05. *Wiss Zool-boot Ergebnisse*, 10: 59–64.

Klapálek Fr, 1912. Plecoptera//Sauter's Formosa-Ausbeute H (ed.). *Entomologische Mitteilungen*, 1: 342–351.

Klapálek Fr, 1913. Plecoptera Ⅱ//Sauter's Formosa-Ausbeute H (ed.). *Supplementa Entomologica*, 2: 112–123.

Klapálek Fr, 1916. Subfamilia Acroneuriinae Klp. *Casopis Ceské Spolec Entomologica*, 13: 45–84.

Klapálek Fr, 1923. Plécoptères Ⅱ. Fam. Perlidae. *Colls. Zool. Baron Edm. de Selys. Longchamps*, 4: 1–193.

Kristensen NP, 1981. Phylogeny of Insect Orders. *Annual Review of Entomology*, 26: 135–157.

Liu H, Beckenbach AT, 1992. Evolution of the mitochondrial cytochrome oxidase Ⅱ gene among 10 orders of insects. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1(1): 41–52.

Liu YS , Ren D, 2006. Progress in the study of Plecoptera fossils. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 31(4): 758–768. [刘玉双, 任东, 2006. 襀翅目化石的研究进展. 动物分类学报, 31(4): 758–768.]

Martynov AV, 1938. An essay on the geological history and phylogeny of the insect orders (Pterygota). 1. Palaeoptera and Neoptera-Polyneoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, *Akademiya Nauk SSSR*, 7: 1–150.

McCulloch GA, Wallis GP, Waters JM, 2016. A time-calibrated phylogeny of southern hemisphere stoneflies: Testing for Gondwanan origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 96: 150–160.

Misof B, Liu SL, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, Frandwen PB, Ware J, Flouri T, Beutel R, Niehuis O, Petersen M, Izquierdo-Carrasco F, Wappler T, Rust J, Aberer AJ, Aspöck U, Aspöck H, Bartel D, Blanke A, Berger S, Böhm A, Buckley TR, Calcott B, Chen JQ, Friedrich F, Fukui M, Fujita M, Greve C, Grobe P, Gu SC, Huang Y, Jermiin LS, Kawahara AY, Krogmann L, Kubiak M, Lanfear R, Letsch H, Li YY, Li ZY, Li JG, Lu HR, Machida R, Mashimo Y, Kapli P, McKenna DD, Meng GL, Nakagaki Y, Navarrete-Heredia JL, Ott M, Ou YX, Pass G, Podsiadlowski L, Pohl H, von Reumont BM, Schütte K, Sekiya K, Shimizu S, Slipinski A, Stamatakis, A, Song WH, Su X, Szucsich NU, Tan MH, Tan XM, Tang M, Tang JB, Timelthaler G, Tomizuka S, Trautwein M, Tong XL, Uchifune T, Walzl MG, Wiegmann BM, Wilbrandt J, Wipfler B, Wong TKF, Wu Q, Wu GX, Xie YL, Yang SZ, Yang Q, Yeates DK, Yoshizawa K, Zhang Q, Zhang R, Zhang WW, Zhang YH, Zhao J, Zhou LL, Ziesmann T, Zou SJ, Li YR, Xu X, Zhang Y, Yang HM, Wang J, Wang J, Kjer KM, Zhou X, 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346(6210): 763–767.

Morse JC, Yang LF, Tian LX, 1994. Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality. Nanjing: Hohai University Press. 1–570.

Mynott JH, Webb JM, Suter PJ, 2011. Adult and larval associations of the alpine stonefly genus Riekoperla McLellan (Plecoptera: Gripopterygidae) using mitochondrial DNA. *Invertebrate Systematics*, 25(1): 11–21.

Navás RPL, 1911. Fam. Perlidae. In: Névroptères nouveaux de l' extrème Orient. *Review of Entomology URSS*, 11: 111–112.

Navás RPL, 1919. Plecoptera. In: Névroptères de l' lndo-Chine. *Insecta*, 9: 186–189.

Navás RPL, 1930. Entomologische Ergebnisse der schwedischen Kamtehatka-Expedition 1920-1922. Plecoptera. *Arkiv. Zoologi.*, 21(7): 1–8.

Navás RPL, 1934. Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestlichen Provinzen Chinas Plecotera. *Arkiv. Zoologi.*, 27(15): 1–11.

Nelson CH, 1984. Numerical cladistic analysis of phylogenetic relationship in Plecoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 77(4): 466–473.

Nelson CH, 1988. Note on the phylogenetic systematics of the family Pteronarcyidae (Plecoptera), with a description of the eggs and nymphs of the Asian species. *Annals of the Entomological Society of America*, 81(4): 560–576.

Ping C, 1928. Study of the Cretaceous fossil insects of China. *Palaeont Sinica*, 13: 1247.

Ping C, 1935. On four fossil insects from Sinkiang. *China Journal of Zoology*, 1: 107–115.

Qian YH, 2012. A taxonomic stduy on Leuctridae (Insata: Plecoptera) from China and sequence analysis of complete mitochondrial genome of *Kamimuria wangi*. Doctoral dissertation. Yangzhou: Yangzhou University. [钱昱含, 2012. 中国襀翅目卷襀科分类和王氏钩襀全线粒体基因组的测序及分析. 博士学位论文. 扬州: 扬州大学.]

Qian YH, Wu HY, Ji XY, Du YZ, 2014. Mitochondrial genome of the stonefly *Kamimuria wangi* (Plecoptera: Perlidae) and phylogenetic position of Plecoptera based on mitogenomes. *PLoS ONE*, 9(1): e86328.

Rasmus H, Thomas P, Mari K, 2002. The Palaeoptera problem: Basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. *Cladistics*, 18: 313–323.

Rasnitsyn AP, 1976. Grylloblattide is the recent representatives of the order Protoblattodea (Insecta). *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 228(2): 502–504.

Ricker WE, 1950. Some evolutionary trends in Plecoptera. *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 59: 197–209.

Rodendorf BB, Rasnitsyn AP, 1980. The historical development of the class Insecta. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSS*R, 175: 1–269.

Rosenberg DM, Resh VH, King RS, 2009. An Introduction to the Aquatic Insects of North America (4th edition). Chicago: The University of Chicago Press. 1–267.

Shen Y, Du YZ, 2020. The complete mitochondrial genome of *Flavoperla biocellata* Chu, 1929 (Plecoptera: Perlidae) and the phylogenetic analyses of Plecoptera. *Peer J.*, 8: e8762.

Sivec I, Yang PS, Lee CF, 1997. Name lists of insects in Taiwan-Plecoptera. *Chinese Journal of Entomology*, 17(3): 188–193. [Sivec I, 杨平世, 李奇峰, 1997. 台湾昆虫名录-襀翅目. 中华昆虫, 17(3): 188–193.]

Song N, Li H, Song F, Cai W, 2016. Molecular phylogeny of Polyneoptera (Insecta) inferred from expanded mitogenomic data. *Scientific Reports*, 6: 36175.

Stewart JB, Beckenbach AT, 2006. The complete mitochondrial genome sequence of a giant stonefly, *Pteronarcys princeps*, asymmetric directional mutation bias, and conserved plecopteran A+T-region elements. *Genome*, 49 (7): 815–824.

Terry MD, 2004. Phylogeny of the polyneopterous insects with emphasis on Plecoptera: Molecular and morpological evidence. Doctoral dissertation. Provo: Brigham Young University.

Terry MD, Whiting MF, 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, 21(3): 240–257.

Thomas MA, Walsh KA, Wolf MR, McPheron BA, Marden JH, 2000. Molecular phylogenetic analysis of evolutionary trends in stonefly wing structure and locomotor behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(24): 13178–13183.

Tillyard RJ, 1921. A new classification of the order Perlaria. *Canadian Entomologist*, 53(2): 35–43.

Trautwein MD, Wiegmann BM, Beute R, Kjer KM, Yeates DK, 2012. Advances in insect phylogeny at the dawn of the postgenomic era. *Annual Review of Entomology*, 57: 449–468.

Uchida S, Isobe Y, 1989. Styloperlidae, stat. nov. and Microperlinae, subfam. nov. with a revised system of the family group Systellognatha (Plecoptera). *Spixana*, 12(2): 145–182.

Wang Y, Cao J, Li W, 2017. The complete mitochondrial genome of the styloperlid stonefly species *Styloperla spinicercia* Wu (Insecta: Plecoptera) with family-level phylogenetic analyses of the Pteronarcyoidea. *Zootaxa*, 4243 (1): 125–138.

Wang Y, Cao JJ, Li WH, 2018. Complete mitochondrial genome of *Suwallia teleckojensis* (Plecoptera: Chloroperlidae) and implications for the higher phylogeny of stoneflies. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(3): 680.

Wang Y, Cao JJ, Li N, Ma GY, Li WH, 2019. The first mitochondrial genome from Scopuridae (Insecta: Plecoptera) reveals structural features and phylogenetic. *International Journal of Biological Macromolecules*, 122: 893–902.

Ward JV, 1992. Aquatic Insect Ecology. Volume 1. Ecology and Habitat. New York: John Wiley & Sons. 1–438.

Weiss S, Stradner D, Graf W, 2012. Molecular systematics, evolution and zoogeography of the stonefly genus *Siphonoperla* (Insecta: Plecoptera, Chloroperlidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 50(1): 19–29.

Wheeler WC, Whiting M, Wheeler QD, Carpenter JM, 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17: 113–169.

Wu HY, Ji XY, Yu WW, Du YZ, 2014. Complete mitochondrial genome of the stonefly *Cryptoperla stilifera* Sivec (Plecoptera: Peltoperlidae) and the phylogeny of polyneopteran insects. *Gene*, 537(2): 177–183.

Wu CF, 1926. Two new species of stoneflies from Nanking. *China Journal of Science and Arts*, 5: 331–332.

Wu CF, 1935. Order IX. Plecoptera// Catalogus Insectorum Sinensium. 1: 299–315.

Wu CF, 1938. *Plecopterorum sinensium*: A Monograph of Stoneflies

of China (Order Plecopera). Peiping: Yenching University. 1–225.

Wu CF, 1939-1940. First Supplement to the stoneflies of China (Order Plecoptera). *Peking Natural History Bulletin*, 14(2): 153–157.

Wu CF, 1940-1941. Second Supplement to the stoneflies of China (Order Plecoptera). *Peking Natural History Bulletin*, 14(4): 331–333.

Wu CF, 1947-1948. Third Supplement to the stoneflies of China (Order Plecoptera). *Peking Natural History Bulletin*, 16(3/4): 265–272.

Wu CF, 1948-1949. Fourth Supplement to the stoneflies of China (Order Plecoptera). *Peking Natural History Bulletin*, 17(1): 75–80.

Wu CF, 1948-1949. Fifth Supplement to the stoneflies of China (Order Plecoptera). *Peking Natural History Bulletin*, 17(2): 145–150.

Wu CF, 1949. Sixth Supplement to the stoneflies of China (Order Plecoptera). *Peking Natural History Bulletin*, 17(4): 251–256.

Wu CF, 1962. Rsults of the zoologio-botanical expedition to southwest China, 1955–1957 (Plecoptera). *Acta Entomologica Sinica*, 11(Suppl.): 139–153. [胡经甫, 1962. 云南生物考察报告: 襀翅目. 昆虫学报, 11(增刊): 139–153.]

Wu CF, 1973. New species of Chinese stoneflies (order Plecotera). *Acta Entomologica Sinica*, 16(2): 97–118. [胡经甫, 1973. 中国襀翅目新种. 昆虫学报, 16(2): 97–118.]

Wu CF, Claassen PW, 1934. New species of China stoneflies. *Peking Natural History Bulletin*, 9: 111–129.

Xie Q, Tian XX, Qin Y, Bu WJ, 2009. Phylogenetic comparison of local length plasticity of the small subunit of nuclear rDNAs among all hexapoda orders and the impact of hyper-length-variation on alignment. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(2): 310–316.

Yang CK, Yang D, 1990a. New and little known species of Plecoptera from Guizhou province(I). *Guizhou Science*, 8(4): 1–4. [杨集昆, 杨定, 1990a. 贵州省襀翅目昆虫之一. 贵州科学, 8(4): 1–4.]

Yang CK, Yang D, 1990b. One new species of the genus *Styloperla* from Jiangxi (Plecoptera, Styloperlidae). *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 12(2): 45–46. [杨集昆, 杨定, 1990b. 江西刺襀属一新种记述 (襀翅目：刺襀科). 江西农业大学学报, 12(2): 45–46.]

Yang CK, Yang D, 1994. A new genus and new species of Plecoptera from East China (Perlidae: Acroneuriinae). *Entomological Journal of East China*, 4(1): 1–2. [杨集昆, 杨定, 1994. 华东襀翅目昆虫一新属种 (襀科：钮襀亚科). 华东昆虫学报, 4(1): 1–2.]

Yang D, Li WH, Zhu F, 2015. Fauna Sinica, Insecta vol. 58, Plecoptera: Nemouroidea. Beijing: Science Press. 1–503. [杨定, 李卫海, 祝芳, 2015. 中国动物志, 昆虫纲第五十八卷, 襀翅目: 叉襀总科. 北京: 科学出版社. 1–503.]

Yang D, Li WH, 2018. Species Catalogue of China, Animals vol. 2, Insecta (III), Plecoptera. Beijing: Science Press. 1–49. [杨定, 李卫海, 2018. 中国生物物种名录, 第二卷动物, 昆虫(III), 襀翅目. 北京: 科学出版社. 1–49.]

Yoshizawa K, Johnson KP, 2005. Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): Phylogenetic position and molecular evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(2): 572–580.

Zhang JY, Zhou CF, 2008. The complete mitochondrial genome of *Parafronurus youi* (Insecta: Ephenmeroptera) and phylogenetic positon of the Ephemeroptera. *Gene*, 424(1/2): 18–24.

Zwick P, 1973. Insecta: Plecoptera Phylogenetisches System und Katalog. Volume 94. Berlin: Das Tierreich. 1–465.

Zwick P, 1980. Plecoptera (Steinfliegen). *Handbook of Zoology*, 4(2): 1–115.

Zwick P, 2000. Phylogenetic system and zoogeography of the Plecoptera. *Annual Review of Entomology*, 45: 709–746.

Zwick P, 2009. The Plecoptera–who are they? The problematic placement of stoneflies in the phylogenetic system of insects. *Aquatic Insects*, 31(Suppl.1): 181–194.