应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2013,50(4):1141 - 1148. DOI:10.7679/j.issn.2095 - 1353.2013.157

溪蛉科研究进展*

赵 静[1] 王永杰[2] 刘志琦[1]**

(1.中国农业大学昆虫系 北京 100193;2.首都师范大学生命科学院 北京 100048)

摘 要 溪蛉是脉翅目中比较稀少的一个类群,可以作为天敌资源和研究昆虫演化的"活化石"材料,但历史上溪蛉科在脉翅目中的系统地位一直是个颇具争议难以解决的问题。本文综述了溪蛉科国内外分类研究简史,探讨了溪蛉科的地理分布,以及溪蛉科生物学、化石等其他方面的研究进展。最后提出了溪蛉科分类研究中亟须解决的几个问题并呼吁应该加强对其应用价值的研究。

关键词 溪蛉科,分类概况,地理分布,生物学,化石

Current knowledge of the family Osmylidae

ZHAO Jing[1] WANG Yong-Jie[2] LIU Zhi-Qi[1]**

(1. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;
2. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract Osmylids are a very rare ancient group of the Neuroptera which can serve as natural enemy resources and "living fossils" to explore insect evolution. However the systematic status of the Osmylidae has been controversial. This paper presents a review of the taxonomy of the Osmylidae, discusses their geographical distribution and summarizes current information on their biology and paleontology. The major obstacles hindering further progress in taxonomic research on this group are highlighted and discussed.

Key words Osmylidae, taxonomy, biogeography, biology, fossil

溪蛉科 Osmylidae 是脉翅目中最古老、最原始的类群之一,世界仅有两百多种,分布于除新北区外的各大动物区系;其幼虫半水生(或水边生活),一般认为其是脉翅目中由水生向陆生过渡的一个重要的类群(Aspöck and Aspöck,2007)。成虫体型中至大型,身体多呈褐色;触角细长、线状,短于翅长之半;前后翅大小相似,一般具有明显的深色斑纹,缘饰发达,停落时翅呈屋脊状,与周围环境融为一体。部分属种与褐蛉比较接近,但其体型比褐蛉大,且头部具有 3 个单眼,翅具有翅疤而易与脉翅目其他类群区分(蔡邦华,1973;杨集昆,1997)。溪蛉成虫捕食性,取食各种双翅目、鳞翅目等小昆虫,可作为一种生防资源(Withycombe,1925;Kokubu and Duelli,1986),且从翅形态上看,其现生类群与化石类群差异较小,绝大部分化石类群可归到现生类群,进化相对缓慢,因此它又是一种很好的昆虫"活化石"研究材料。虽然溪蛉科在脉翅目中的系统地位十分重要,但是由于该类标本较难获得,因此溪蛉科研究相对零散,缺少全面系统的总结。本文从世界范围内对溪蛉的研究历史以及现状进行综述。

1 溪蛉科分类研究简史

1.1 世界溪蛉科研究简史

自 1755 年,Rosenhof 在《Insectea-Belustigung》的第 3 卷首次对溪蛉进行描述,溪蛉的研究已有 250 多年的历史。1763 年,Scopoli 描述了溪蛉第 1 个种 *Osmylus fulvicephalus*(Scopoli),但是将其归入了褐蛉科中;Leach(1815)建立了溪蛉科 Osmylidae,此时只有一个种 *Osmylus maculatus*(后

* 资助项目:国家自然科学基金(21020301,2117155,31071962);中国博士后科学基金(20110490449)以及农业公益性行业科研专项经费项目(21171155);北京市博士后工作经费资助项目。

**通讯作者,E-mail:zhiqiliu@cau.edu.cn

收稿日期:2011-12-19,接受日期:2012-03-09

来被确定为 *Osmylus fulvicephalus*)。此后 McLachlan(1870—1899)、Weele(1907)、Navás(1910—1933)、Petersen(1914)、Banks(1913—1937)、Kimmins(1940—1942)、Adams(1969—1971)等分别对欧洲、亚洲、非洲、澳洲等地区的溪蛉进行了研究,但是他们仍然局限于新属种的描述。Krüger(1912,1913,1914,1915)根据成虫翅脉的特征对溪蛉科分类系统进行了全面修订,提出了8个亚科的分类体系:其中溪蛉亚科 Osmylinae、瑕溪蛉亚科 Spilosmylinae 和少脉溪蛉亚科 Protosmylinae 为古北区和东洋区分布,肯氏溪蛉亚科 Kempyninae、狭溪蛉亚科 Stenosmylinae、类斑溪蛉亚科 Eidoporismimae、斑溪蛉亚科 Porisminae 4个亚科分布在澳洲区和新热带区,伽溪蛉亚科 Gumillinae 为新热带区特有,该系统被后来学者广泛接受并沿用至今,为溪蛉科的研究奠定了基础。New(1983,1986a, 1986b, 1988, 1991)开始修订澳洲区以及新热带区的溪蛉,先后完成了 Kempyninae、Stenosmylinae、Eidoporismimae、Porisminae 4个亚科修订,成为继 Krüger 之后对溪蛉科研究最深入的昆虫学家。此后对现生的溪蛉科研究基本处于停滞阶段。Sekimoto 和 Yoshizawa(2011)对日本的溪蛉属 *Osmylus* 进行了修订,对所有在日本分布的溪蛉属种进行了重新描述,并将在中国分布的丰溪蛉属 *Plethosmylus* 归入溪蛉属 *Osmylus*,但是由于其研究的局限性,该结论仍需进一步验证。

1.2 国内溪蛉科研究简史

中国对溪蛉科研究起步较晚,早期研究主要由国外学者开展的:Navás(1910)在中国四川、云南两地发现溪蛉属的一个种 *Osmylus oberthurinus*,为国内描述的第一个种;Krüger(1913)根据采自于台湾的标本建立了星溪蛉属 *Glenosmylus*;Banks(1947)对中国四川进行考察,记述了1个新种 *Osmylus posticatus*;Nakahara(1955)在研究东南亚的溪蛉时,记述了台湾的2种:*Thaumatosmylus ornatus* 和 *Heterosmylus primus*;Stange 和 Wang(1998)在《认识台湾的昆虫》中,记录台湾6个种,分别为溪蛉属 *Osmylus*、异溪蛉属 *Heterosmylus*、瑕溪蛉属 *Spilosmylus* 和虹溪蛉属 *Thaumatosmylus*,另外还记录了一个丰溪蛉属 *Plethosmylus* 的待定种,至此由国外学者在中国发现的溪蛉涉及有6属10种。

在中国大陆学者中,杨集昆先生首先开始了中国溪蛉科的系统分类研究。他在1986—2002年期间对西藏、贵州、福建、长江三峡库区、浙江、海南等地的溪蛉进行了全面系统研究工作,共发现1新属33新种,使中国溪蛉达到43种,丰富了中国溪蛉科的种类(杨集昆,1988,1995,1997,2002)。此后,一些作者在其研究基础上,对中国大陆地区的溪蛉进行了系统的研究,先后发现溪蛉科10新种,目前中国分布的溪蛉达到了3亚科9属53种(贾春枫和刘志琦,2005;Wang *et al.*,2008;Wang and Liu,2009,2010)。在这期间,Wang 等(2011a, 2011b)首次利用支序系统学方法重建了窗溪蛉属 *Thyridosmylus* 种间系统发育关系,证明了窗溪蛉属的单系性,并用支序分析的结果,对该属的离散式分布格局进行了探讨,提出了该属为冈瓦纳起源,而亚洲区系来源于印度次大陆的推断。

2 溪蛉科的系统分类地位

目前,现生脉翅目科级阶元已基本确定,但对于各科的系统地位及科间系统发育的研究才刚刚起步(刘星月等,2007)。而溪蛉科在脉翅目中的系统位置一直存在较大的争议:Withycome(1925)根据幼虫的水生习性及一龄幼虫外形的相似性,认为溪蛉科与水蛉科 Sisyridae 构成姐妹群(图1:A);Aspöck 等(2001)利用幼虫以及成虫的形态特征对脉翅总目 Neuropterida 的系统发育关系进行重建,将溪蛉科归入了褐蛉亚目 Hemerobiiformia 中,与草蛉科 Chrysopidae 构成姐妹群关系(图1:C左);而 Haring 和 Aspöck(2004)根据分子数据对脉翅总目系统发育关系进行重建,并与 Aspöck 等(2001)的形态结果做了比较,在其分子结果中溪蛉科、泽蛉科 Nevrorthidae 与水蛉科 Sisyridae 三者构成脉翅目干群,代表了脉翅目中最原始的类群(图1:C);Aspöck 和 Aspöck(2008)对脉翅目昆虫生殖器特征进行了详细的比对,认为溪蛉科雄虫殖弧叶(或第9生殖基节)外露呈附器状,代表了脉翅目中一个原始的特征,另外溪蛉科幼虫半水生,很可能为脉翅目由水生向陆生进化的一个过渡类群,得出溪蛉科、水蛉科以及泽蛉科的亲缘关系较近,处于脉翅目系统树的基部(图1:B);Beutel 等(2010)根据成虫头部特征对脉翅目进行了系统发育关系进行重建,其结果表明溪蛉科与草蛉科、褐蛉科共同构成姐妹群关系,但也提出它

们的共有衍征也存在于其他类群中,因此它们之间的关系并不是非常可靠;Winterton 等(2010)结合分子以及形态数据对脉翅总目的系统发育关系进行重建,在他们的结果中,粉蛉科 Coniopterygidae、水蛉科、泽蛉科、溪蛉科构成了脉翅目的"干群"(图 1:D)。因此,根据目前形态特征和分子数据得出的结果,溪蛉的潜在姐妹群包括草蛉科 Chrysopidae、褐蛉科 Hemerobiidae、水蛉科 Sisyridae、泽蛉科 Nevrorthidae(图 1),还没有让多数学者接受的定论。

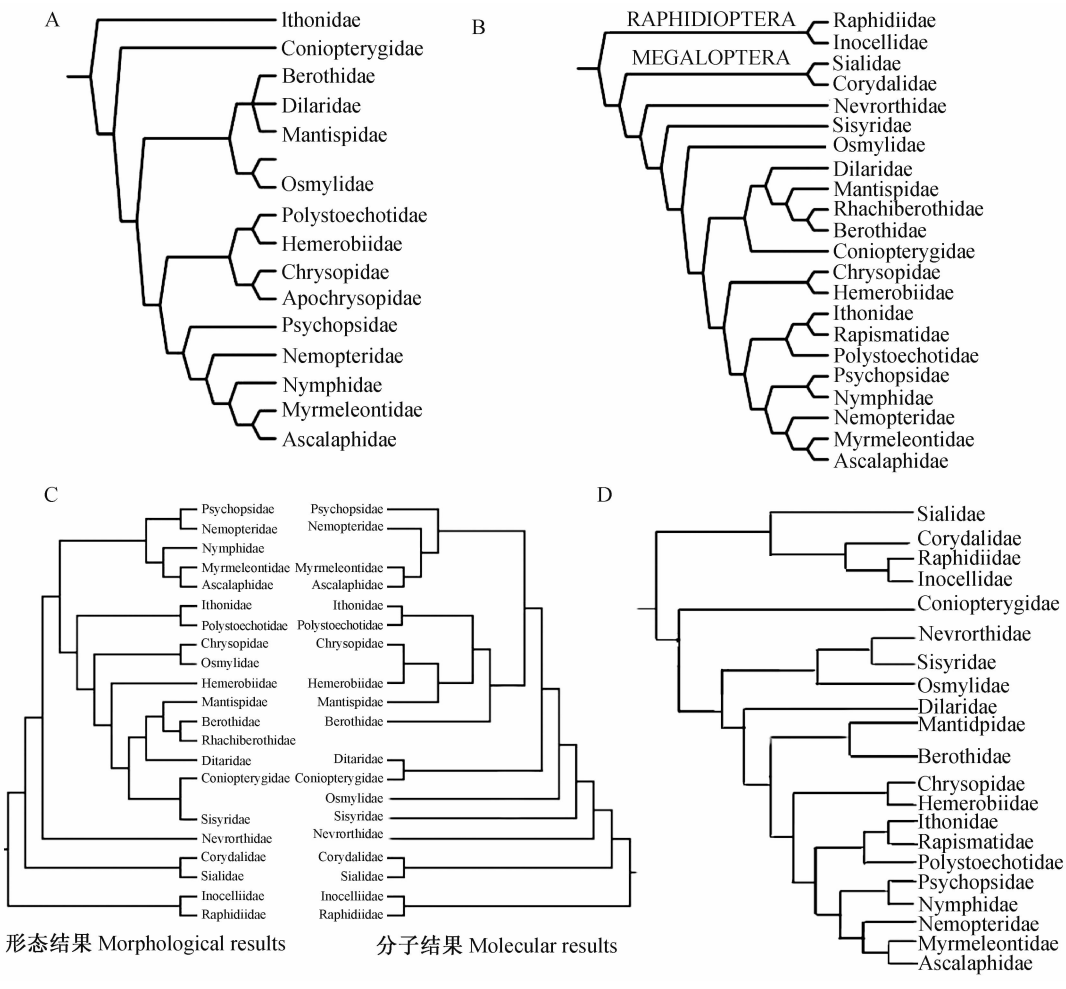

图 1　溪蛉科在脉翅目系统发育树中的位置

Fig. 1　The systematic affinities of Osmylidae in Neuroptera

注:脉翅目系统发育关系 phylogenetic relationships of Neuroptera. A:仿 Withycombe (1925) from Withycombe(1925); B:仿 Aspöck and Aspöck(2008) from Aspöck and Aspöck(2008);C:仿 Haring and Aspöck(2004) from Haring and Aspöck(2004);D:仿 Winterton 等(2010) from Winterton *et al.* (2010).

3　溪蛉的地理分布

3.1　世界溪蛉的分布

现生溪蛉多发现于温暖湿润的环境,绝大多数类群分布于南北纬 30°之间;但是溪蛉在各大动物地理分布极不均衡,呈典型的区域性分布(表 1):其中,溪蛉亚科 Osmylinae 和少脉溪蛉亚科 Protosmylinae 主要分布于古北区和东洋区,属于北半球分布;而类斑溪蛉亚科 Eidoporisminae、斑溪蛉亚科 Porisminae、狭溪蛉亚科 Stenosmylinae、肯氏溪蛉亚 Kempyninae 和伽溪蛉亚科 Gumillinae 分布于新热带区和澳洲区,属于南半球分布;瑕溪蛉亚科 Spilosmylinae 分布于东洋区和非洲区,横跨南北半球,为溪蛉科中分布最广的一个亚科。

表 1 溪蛉各亚科在各大动物区系中分布

Table 1 The faunal distribution of every subfamilies of Osmylidae

	古北区 Palearctic region	新北区 Nearctic region	东洋区 Oriental region	非洲区 African region	新热带区 Neotroptical region	澳洲区 Australian region
溪蛉亚科 Osmylinae	+		+			
少脉溪蛉亚科 Protosmylinae	+		+		+	
瑕溪蛉亚科 Spilosmylinae	+		+	+		+
伽溪蛉亚科 Gumillinae					+	
狭溪蛉亚科 Stenosmylinae					+	+
肯氏溪蛉亚科 Kempyninae					+	+
类斑溪蛉亚科 Eidoporisminae						+
斑溪蛉亚科 Porisminae						+

3.2 中国溪蛉科的地理分布

溪蛉在中国的分布相当不平衡,古北区种类较少,而东洋区属种较为丰富,且跨区的属种较少,这可能是因为其飞行能力较弱,导致迁徙范围有限;而溪蛉的栖息环境一般在海拔较高的山区,且对环境依赖程度较高,因此溪蛉科各属在中国的地布(图 2)具有连续分布与区域分布相结合的特点。

中国古北界包括蒙新区、青藏区、东北区、华北区 4 个区(张荣祖,1999),分布有溪蛉 5 个属——溪蛉属 *Osmylus*、丰溪蛉属 *Plethosmylus*、离溪蛉属 *Lysmus*、近溪蛉属 *Parosmylus* 和窗溪蛉属 *Thyridosmylus*,主要分布于河北、陕西、宁夏、甘肃、西藏 5 个省份。而内蒙古、新疆、青海至今没有标本记录,这与溪蛉幼虫半水生、喜阴湿的环境有关,而蒙新区则气候比较干旱,不适合溪蛉的生存。除胜利离溪蛉 *Lysmus victus* Yang 在河北有零星标本记录外,东北地区、华北的大部分地区等地目前也几乎没有标本记录。

中国的东洋界在中国分为 3 个区:西南区、华中区和华南区(张荣祖,1999)。该界内溪蛉资源丰富,种类约占中国溪蛉总数 97.2%,其中特有种居多。西南区北起青海与甘肃南缘,南抵云南北部,即横断山脉部分,再向西包括喜马拉雅南坡针叶林带以下的山地。该区地形起伏大,气候垂直变化明显,是唯一一个溪蛉各属种均有分布的地区。而中国特有属——华溪蛉属 *Sinosmylus* 目前仅在云南北部横断山区发现横断华溪蛉 *Sinosmylus hengduanus* Yang 一种,此种前缘横脉分叉,符合溪蛉亚科 Osmylinae 的特征,但径分横脉 RS(radial sectorial cross-vein)各分支间和翅基部的大多数横脉退化,又不同于此亚科的其他属,因此推测其很可能是溪蛉演化中的过渡类群。

溪蛉在华中区分布的属主要有异溪蛉属 *Heterosmylus*、窗溪蛉属 *Thyridosmylus*、虹溪蛉属 *Thaumatosmylus*、离溪蛉属 *Lysmus*,形成两个分布中心:福建武夷山向北——浙江天目山形成一个连续的分布中心;湖北、重庆以及河南的南部形成另一个连续的分布中心。由于江苏、江西、安徽以及湖南标本记录较少,以上两个分布中心呈地理隔离;但是部分属种在两地均有分布,因此推断这两个分布中心可能存在着一定的种类渗透。

华南区包括云南与广东、广西的大部分、福建东南沿海以及台湾、海南和南海诸岛,为热带-亚热带气候。华南区主要分布有离溪蛉属 *Lysmus*、瑕溪蛉属 *Spilosmylus*、窗溪蛉属 *Thyridosmylus*、虹溪蛉属 *Thaumatosmylus*;其中种类数目最多的为瑕溪蛉属 *Spilosmylus*、分布于云南、广西以及海南等地,多为特有种,且分布较为集中;台湾、海南两岛与大陆间形成明显的地理隔离,但是由于其与大陆分离的时间较晚,该地区的特有种较少,大部分的属种与大陆比较接近。

4 溪蛉生物学研究概况

溪蛉科昆虫属于完全变态昆虫,经历了卵、幼虫、蛹和成虫 4 个时期。历史上对溪蛉的生物学研究一直较少,只有少数常见种类 *Osmylus fulvicephalus*(Scopoli)、*Osmylus chrysops* Linnaeus、

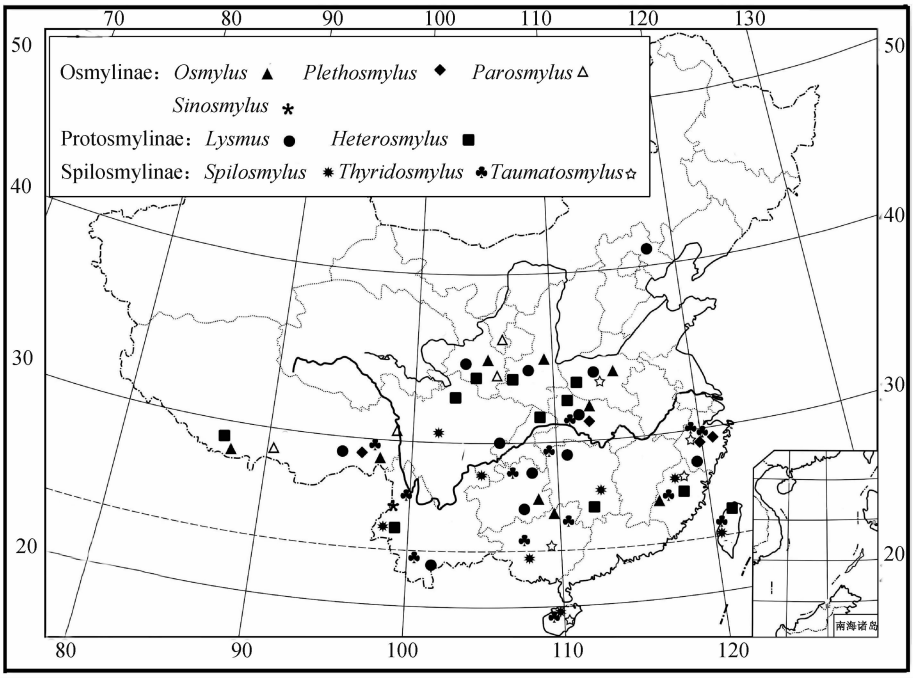

图 2　中国溪蛉各个属的地理分布

Fig. 2　Geographical distributions of genera of Osmylidae in China

Spilosmylus flavicornis(McLachlan)的生物学有外国学者详细研究过,代表学者有 Hagen、Withycombe、Kitlington、Kawashima、New 等。*Osmylus fulvicephalus*(Scopoli)是欧洲分布的唯一的一种溪蛉,同时也是生物学研究最为深入的一个种,先后被 Kitlington(1936)、Brauer(1851)、Hagen(1852)研究过;Hagen(1852)对其生活史进行了详细的解剖研究,并绘制了其各个时期的形态图。Withycombe(1922)详细描述了 *Osmylus chrysops* Linnaeus 的幼虫和成虫的生物学,并发现溪蛉的求偶方式在脉翅目极为特殊,将其称为"呼唤"现象。雄性溪蛉的腹部第 8 背板下生有一对长度大约为 4 mm 的深色囊状的臭腺,在其羽化后第 2 天的黄昏,会将自己悬挂到树叶或者其它地方,腹末的臭腺从背板伸出;臭腺通常变得白色透明,略微弯曲;雄虫会一直保持这个姿势几天或一周,直到有雌虫出现。Kawashima(1957)对一种在日本比较常见的溪蛉 *Spilosmylus flavicornis*(McLachlan)进行了生物学研究,并首次将幼虫特征用于分类中。幼虫通常生活在溪边的苔藓或者湿润的石头下,以蚜虫及毛蚊幼虫等小型昆虫为食。老熟幼虫通常结茧化蛹于水边的泥沼上、石块下或其他物体中,特别是苔藓中,蛹期持续 17 d 左右,成虫出现的时间一般从 5 月持续到 10 月。New(1983)对肯氏溪蛉亚科 Kempyninae 的一类幼虫解剖,在肠道发现了各种食物残渣(小型昆虫、花粉、真菌类),认为溪蛉可能是脉翅目中食性最广的一类昆虫。

国内对溪蛉生物学的研究基本属于空白的阶段,而我国又是溪蛉资源比较丰富的国家,应加强对其生物学的研究,开发一些常见种的室内养殖技术,发挥它的生物防治作用。

5　溪蛉化石研究进展

溪蛉科化石主要发现于中生代,其最古老的的化石被发现于晚三叠世,距今约有 2 亿年,自晚三叠世开始,各个时期均有溪蛉化石记录,是脉翅目中化石记录最为完整的一个类群,目前已知溪蛉化石有 21 属 27 种。1856 年,Hagen 以波罗的海琥珀建立了第一个溪蛉科化石种 *Osmylus pictus*,揭开了溪蛉化石研究序幕;Scudder、Cockerell(1908)、Carpenter(1929)等学者在 1890—1943 年间对北美的溪蛉化石进行了研究,证明了溪蛉在该地区曾经生活过,至此各大动物区系均有溪蛉分布;Martynova(1958)在中亚发现了溪蛉科最古老的化石记录,将溪蛉的起源时间推进至晚三叠世;俄罗斯古昆虫学家 Makarkin

(1990—2009)是对溪蛉研究最为深入的一位学者,对溪蛉化石进行了全面的研究,发现了 4 个化石属,并在 2005 年对大量化石异名以及重名进行了修订,为溪蛉化石研究做出了巨大的贡献。

国内溪蛉化石研究主要由任东教授开展,其在 1996—2007 年在中国内蒙古道虎沟的中侏罗世地层发现了溪蛉化石 4 属 5 种 Ren and Gao, 1996; Ren, 2002; 任东和严继才,2002;(Ren and Jin, 2002, 2003; 任东,2003; Ren *et al.*, 2007);王永杰(2005—2010)对辽西中生代溪蛉科化石进行了全面系统的研究,发现了 5 新属 10 新种。中生代是个弱肉强食的恐龙时代,体型微小的昆虫如何在这样的残酷世界生存下来,一直是生物学家积极探寻的进化之谜。Wang 等(2010)在《美国科学院报》发表了溪蛉科中世界上最古老的叶状拟态昆虫——叶形美翼蛉 *Bellinympha filicifolia*,该化石前翅具有明显的羽叶状翅斑,整个翅脉与中生代蕨类植物的叶片十分相似,这个发现证明了中生代已经进化出了叶形拟态,将叶形拟态的历史向前推进了一亿两千万年。

古生物化石为生命的起源和演化研究提供直接的证据,是认识古生物世界的窗口。相信随着更多溪蛉化石的发现,能揭开越来越多的生物演化之谜。

6 问题与展望

世界溪蛉的研究已有两百多年的历史,但是从整体看,溪蛉科的分类研究仍处于相对滞后的水平。在溪蛉科分类研究中亟须解决的问题主要有几点:(1)溪蛉科分类体系的修订:自 Krüger 在 1912—1914 年间根据翅脉特征提出了 8 个亚科的分类体系后,目前溪蛉科内的高级阶元分类系统基本统一,但是亚科以下属间的分类系统仍然相对混乱,缺少全面系统的修订,特别是早期建立的一些属种,由于描述简单,对其分类位置需要重新审视。2)区系研究有待加强:目前现代溪蛉的分布格局表现为明显的地域性和间断不连续性,发现的种类多为特有种。通过更广泛的区系调查和补充采集,有可能将不连续的分布地连接起来,对研究溪蛉的扩散具有重要意义。(3)溪蛉科内系统发育关系重建仍然处于起步阶段,亚科间、属间以及种间的系统关系仍然不明了,因此需要支序系统学、分子生物学并结合古生物学证据开展科内各级阶元的系统发育关系重建。

另外溪蛉作为一种生物防治资源和珍贵"活化石"研究材料,我们应该在做好系统分类研究工作的基础上,全面研究它的生物学,深入开发其科学研究和实际应用的价值,使其在环境保护和害虫防治中充分发挥作用。

参考文献(References)

Aspöck U, Aspöck H, 2007. Verbliebene vielfalt vergangener blüte. Zur evolution, phylogenie und biodiversität der Neuropterida (Insecta: Endopterygota). *Denisia*, 20: 451 – 516.

Aspöck U, Aspöck H, 2008. Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). *Syst. Ent.*, 33(1):97 – 127.

Aspöck U, Plant JD, Nemeschkal HL, 2001. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuroptera). *Syst. Ent.*, 26(1):73 – 86.

Banks N, 1947. Zoology. Vol. 31. Some neuropterous insects from Szechwan, China. Chicago: Chicago Natural History Museum Press. 97 – 107.

Barnard PC, 1981. The Rapismatidae (Neuroptera): montane lacewings of the Oriental Region. *Syst. Ent.*, 6:121 – 136.

Beutel RG, Zimmermann D, Krauß M, Randolf S, Wipfler E, 2010. Head morphology of *Osmylus fulvicephalus* (Osmylidae, Neuroptera) and its phylogenetic implications. *Org. Divers. Evol.*, 10(4):311 – 329.

Brauer F, 1851. Verwandlungsgeschichte des *Osmylus maculatus*. *Arch. Naturgesch.*, 17: 255 – 258.

Carpenter FM, 1929. A Jurassic Neuropteran from the Lithographic Limestone of Bavaria. *Psyche*, 36:190 – 194.

Cockerell TDA, 1908. Fossil Osmylidae (Neuroptera) in America. *Can. Entomol.*, 40:341 – 342.

Hagen H, 1852. Linnaea Entomologica. Vol. 7. Montana: Nabu Press. 368 – 418.

Hagen HA, 1856. Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der vorwelt bearbeitet//Von Pictet-Baraban FJ, Berendt G (eds.). Verbindung mit mehreren bearb. Berlin: Nicholaischen Press. 41 – 125.

Haring E, Aspöck U, 2004. Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach. *Syst. Ent.*, 29(3):415 – 430.

Kawashima K, 1957. Bionomics and earlier stages of some Japanese Neuroptera (Ⅰ) *Spilosmylus flavicornis* (MacLachlan) (Osmylidae). *Mushi*, 30:67 – 70.

Kitlington FJ, 1936. A Monograh of the British Neuroptera.

Vol. 1. London: Royal Society Press. 179 – 182.

Kokubu H, Duelli P, 1986. Adult food of Osmylidae: intestinal contents of *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli) // Gepp J, Aspöck H, Hölzel H (eds.). Recent Research in Neuropterology. Proceedings of the 1st Tnternational Symposium on Neuropterology in Graz, Austria. 151 – 155.

Krüger L, 1912. Osmylidae: Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren-Familie der Osmyliden. I. *Osmylus chrysops* L. *Stettin. Ent. Zeit.*, 73:1319 – 1373.

Krüger L, 1913. Osmylidae: Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren-Familie der Osmyliden. II. Charakteristik der Familie, Unterfamilien und Gattungen auf Grund des Geäders. *Stettin. Ent. Zeit.*, 74:3 – 294.

Krüger L, 1914. Osmylidae. Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren-Familie der Osmyliden. Va. *Stettin. Ent. Zeit.*, 75:9 – 113.

Krüger L, 1915. Osmylidae. Beiträge zu einer Monographie der Neuropteren-Familie der Osmyliden. *Stettin. Ent. Zeit.*, 76:60 – 87.

Leach WE, 1815. Entomology // Inbrewster D (eds.). The Edinburgh Encyclopaedia 9. 57 – 172.

Makarkin VN, Archibald SB, 2005. Substitute names for three genera of fossil Neuroptera, with taxonomic notes. *Zootaxa*, 1054:15 – 23.

Martynova OM, 1958. New insects from the Permian and Mesozoic deposits of the USSR. *Mat. K. Osn. Pal.*, 2:64 – 69.

Nakahara W, 1955. Formosan Neuroptera collected by the Late Dr. T. Kan. *The Entomol. Soc. Japan*, 23: 6 – 13.

Navás L, 1910. Osmylides exotiques (insects névroptères) nouveaux. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles*, 34(1): 188 – 195.

New TR, 1983. A revision of the Australian Osmylidae: Kempyninae (Insect: Neuroptera). *Aust. J. Zool.*, 31(3):763 – 770.

New TR, 1986a. Osmylidae (Insecta: Neuroptera) from New Guinea. *Aust. J. Zool.*, 34:855 – 884.

New TR, 1986b. A new Australian genus of *Stenosmylinae* (Neuroptera: Osmylidae). *Syst. Ent.*, 11(4):447 – 452.

New TR, 1988. Osmylidae (Insecta: Neuroptera) from Irian Jaya. *Invert. Taxon.*, 2(6):805 – 839.

New TR, 1991. Osmylidae (Insecta: Neuroptera) from the Oriental region. *Invert. Taxon.*, 5(1):1 – 32.

Ren D, 2002. A new lacewings family from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Neuoptera). *Ent. Sin.*, 9(12):53 – 67.

Ren D, Engel MS, 2007. A splited-footed lacewing and two epiosmylines from the Jurassic of China (Neuroptera). *Annal. Zool.*, 57(2):211 – 219.

Ren D, Guo ZG, 1996. On the new fossil genera and species of Neuroptera (Insecta) from the Late Jurassic of Northeast China. *Act. Zoot. Sin.*, 21(4):461 – 478.

Ren D, Yin JC, 2002. A new genus and new species of lacewings in the Jurassic of China (Neuroptera: Myrmeleontoidea). *Act. Zoot. Sin.*, 27: 269 – 273.

Ren D, Yin JC, 2003. New 'osmylid-like' fossil Neuroptera from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. J. NY. *Entmol. Soc.*, 111(1):1 – 11.

Scopoli JA, 1763. Entomologia Carniolica, exhibens insecta Carnioliae indigena et distributa in ordines, genera, species, varietates, methodo Linneana. Madrid: Typis Ioannis Thomae Trattner Press. 1 – 415.

Scudder SH, 1895. Revision of the American fossil cockroaches with descriptions of new forms. *Bul. US. Geol. Sur.*, 124: 1 – 176.

Sekimoto S, Yoshizawa K, 2011. Revison of the genus *Osmylus* (Neuroptera: Osmylidae: Osmylinae) of Japan. *Ins. Mats.*, 67:1 – 22.

Stange LA, Wang XY, 1998. Guide book to insects in Taiwan. Vol. 18. Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera. Taibei: Hsu Hsin Books Ltd. Co. Press. 1 – 278.

Wang YJ, Du XG, Liu ZQ, 2008. Two new species of *Thyridosmylus* Krüger (Neuroptera: Osmylidae) from China. *Zootaxa*, 1793:65 – 68.

Wang YJ, Liu ZQ, 2009. Two new species of *Parosmylus* Needham (Neuroptera: Osmylidae) from China, with a key to Chinese species. *Zootaxa*, 1985:57 – 62.

Wang YJ, Liu ZQ, 2010. New species of *Osmylus* Latreille from Henan, China (Neuroptera: Osmylidae). *Zootaxa*, 2363:60 – 68.

Wang YJ, Liu ZQ, Ren D, 2009. A new fossil lacewing genus from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Neuroptera: Osmylidae). *Zootaxa*, 2034:65 – 68.

Wang YJ, Liu ZQ, Ren D, Shih CK, 2011a. New Middle Jurassic kempynin osmylid lacewings from China. *Acta Palaeontol. Pol.*, 56(4):865 – 869.

Wang YJ, Liu ZQ, Wang X, Shih CK, Zhao YY, Engel MS, Ren D, 2010. Ancient pinnate leaf mimesis among lacewings. *PNAS*, 107(37):16212 – 16215.

Wang YJ, Winterton SL, Liu ZQ, 2011b. Phylogeny and biogeography of *Thyridosmylus* (Neuroptera: Osmylidae). *Syst. Ent.*, 36(2):330 – 339.

Winteron SL, Hardy NB, Wiegmann BM, 2010. On wings of

lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. *Syst. Ent.*, 35(3): 349 – 378.

Withycombe CL, 1922. Notes on the biology of some British Neuroptrra (Planipennia). *Trans. Ent. Soc. London*, 70: 501 – 594.

Withycombe CL, 1925. Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera with special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. *Trans. Ent. Soc. London*, 72(3/4): 303 – 411.

蔡邦华, 1973. 昆虫分类学 (中册). 北京: 科学出版社. 128 – 139.

贾春枫, 刘志琦, 2005. 脉翅目: 溪蛉科//杨茂发, 金道超主编. 贵州大沙河昆虫. 贵阳: 贵州人民出版社. 194 – 195.

刘星月, 李文亮, 杨定, 2007. 脉翅总目系统发育研究. 昆虫知识, 44(5): 626 – 631.

任东, 2003. 中国东北侏罗纪蛇蛉目和脉翅目昆虫化石研究. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学.

任东, 尹继才, 2002. 内蒙古自治区中侏罗世表翼蛉化石一新种 (脉翅目: 翼蛉科). 动物分类学报, 27(2): 274 – 277.

王永杰, 2010. 中国现生溪蛉以及中生代溪蛉类化石系统分类研究 (昆虫纲: 脉翅目). 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.

杨集昆, 1988. 脉翅目: 溪蛉科 // 章士美主编. 西藏农业病虫及杂草. 西藏: 西藏人民出版社. 191 – 196.

杨集昆, 1995. 脉翅目: 溪蛉科 // 吴鸿主编. 华东百山祖昆虫. 北京: 中国林业出版社. 279 – 282.

杨集昆, 1997. 脉翅目: 溪蛉科 // 杨星科主编. 长江三峡库区昆虫. 重庆: 重庆出版社. 580 – 583.

杨集昆, 2002. 脉翅目: 溪蛉科 // 黄复生主编. 海南森林昆虫. 北京: 科学出版社. 282 – 283.

张荣祖, 1999. 中国动物地理. 北京: 科学出版社. 257 – 302.