

蜻蜓分类学入门指导

A Preliminary Guide of Taxonomy of Odonata

于昕*, 陈雪伊, 张敏

重庆师范大学, 重庆

*通讯作者邮箱: lannysummer@163.com

引用格式: 于昕, 陈雪伊, 张敏. (2021). 蜻蜓分类学入门指导. *Bio-101* e1010677. Doi: 10.21769/BioProtoc. 1010677.

How to cite: Yu, X., Chen, X. Y. and Zhang, M. (2021). A Preliminary Guide of Taxonomy of Odonata. *Bio-101* e1010677. Doi: 10.21769/BioProtoc. 1010677. (in Chinese)

摘要: 本文系统介绍了蜻蜓学研究的背景知识, 并从分类学的角度详细论述了标本采集、保存、制作等基础知识, 提供了常见类群的形态学检索表, 及大量形态特征图片用于指示说明, 便于从事蜻蜓分类的初学者及研究生比较轻松的上手。此外, 基于蜻蜓分类研究的现状, 为了跟上时代的步伐, 本文着重介绍了分子辅助鉴定的常规流程, 以期为初始研究者的整合鉴定提供规范指导。

关键词: 研究背景, 标本采集与制作, 形态分类特征检索表, 分子鉴定

研究背景

蜻蜓目昆虫不仅进化历史悠长、地位独特, 还是良好的环境指示生物和著名的文化昆虫。目前, 全世界已知蜻蜓目现生种类 57 科 686 属 6316 种 (Paulson and Schorr, 2021), 除了南北两极以外, 几乎遍布全球各地。中国是世界上蜻蜓目昆虫多样性最丰富的国家之一, 已明确记录 20 科 170 属 687 种 (Yu, 2021), 阶段性研究结果显示还将有部分新种类待确定, 预计中国蜻蜓总数在 750 种左右。通常“蜻蜓”一词在中文里作为广义通称使用, 可泛指蜻蜓目的所有种类, 对应的英文名称为 *odonates*, 其下包括差翅亚目 *Anisoptera* (即狭义的“蜻蜓”*dragonflies*)、均翅亚目 *Zygoptera* (即“螳”或“豆娘”*damselflies*)、间翅亚目 *Anisozygoptera* (种类稀少, 我国虽有过报导, 但研究尚不深入)。为避免中文名称的混淆, 作者建议用“蜻蜓”泛指所有蜻蜓目种类, 用“差翅类”指代

所有差翅亚目种类，“均翅类”指代所有均翅亚目种类，而不再引入豆娘、螳等名称。

蜻蜓属于大、中型昆虫，成虫体长 20-135 mm，翅展 25-190 mm 不等。咀嚼式口器，下口式，上下颚均特别发达，末端有粗壮的尖齿；触角刚毛状；复眼发达；单眼 3 个；中胸与后胸紧密结合并向前倾斜，称合胸 **synthorax**；膜翅，通常有翅痣和翅结 **nodus**，翅脉十分复杂，翅室众多；足特化倾向于包围口前，适于空中捕食而基本丧失爬行能力，跗节 3 节，具爪；腹部可见 10 节，细长；雄虫具特化的次生交合器在第 2-3 腹节的腹面；尾须较短，不分节，结构多复杂，与同样特化的肛侧板或肛上板共同形成交配时的抱握结构，称为肛附器 **caudal appendage**。蜻蜓稚虫俗称水虿，生活在水中以直肠鳃或尾鳃呼吸。口器咀嚼式；下唇特化为折刀状能伸缩的捕食工具，平时可折叠罩在面部或头腹面，故称为“面罩”。蜻蜓是半变态类昆虫，幼体及成体均为捕食性，稚虫通常水生，成虫陆生，多数种类 1 年发生 1-3 代。蜻蜓稚虫捕食蜉蝣稚虫、蚊类幼虫、小虾、鱼及其他小型动物，包括同类。成虫在飞行中捕食其他飞行或静息的昆虫及小型无脊椎动物。蜻蜓的产卵方式主要分为刺入式（即以产卵器刺入植物组织）及冲刷式（即飞翔在水面点水产卵，所谓的“蜻蜓点水”）。卵通常会在一至数周内孵化，在除热带以外地区通常以稚虫越冬，次年春天进入末龄并开始羽化。刚羽化的成虫要经历一段明显的“亚成虫”阶段，此时它们大量进食以达到性成熟。此阶段的“亚成体”常具有不同于成熟个体的色斑类型和行为。蜻蜓的交配行为十分特别，须依靠次生交合器完成。通常，雄虫在交配前弯曲腹部，将精子通过第 9 腹节腹面的原生生殖器转移到次生交合器内。交配时，雄虫以腹末肛附器夹住雌虫颈部或前胸，雌虫弯曲腹部，将生殖器连接到雄虫的次生交合器上接收精子（图 1）。



图 1. 蜻蜓交配姿态

蜻蜓是良好的水环境指示生物，因为其独特的水陆生活史、便于观察取样等诸多优点，已开发出一系列水环境评价体系和指标，是最早被国际自然保护联盟 IUCN 作为评价标准进行大地理尺度生物多样性评估及环境评价的昆虫。蜻蜓也是著名的文化昆虫，尤其在以华夏文明为代表的东方文明中，绘画、雕塑、工艺品、民俗、诗歌、散文、音乐、摄影等各种艺术形式中都能找到蜻蜓的印记，其影响远远超越了单纯的一类昆虫带给人类的愉悦。蜻蜓还是历史悠久的药食同源佳品，《本草纲目》记载了蜻蜓的多种药用价值，世界不少国家地区都有食用蜻蜓稚虫的习俗。虽然野生蜻蜓是应当绝对保护而禁止捕杀的，但是如果人工饲养部分种类还是有一定的市场前景的。

一、 标本的采集与制作

1. 工具和相关试剂

1.1 采集工具

扫网、水网、镊子、塑料盒、玻璃纸三角袋、报纸

1.2 制作工具

昆虫针、展翅板、硫酸纸、三级台、樟脑丸、95%乙醇、冻存管

2. 野外采集

2.1 成虫

- 1) 蜻蜓广泛分布于淡水环境，分为静水和流水习性种类，不同种类的蜻蜓生活环境各异，选择合适的采集生境至关重要 (图 2)。在中国，大部分地区每年 4-11 月是成虫的飞行期，但不同种类发生期及代数存在差异，很多发生期较早且一年一代的种类常被人们所忽视，故根据研究种类的实际情况来确定具体采集时间至关重要。除了季节选择，每天的采集时间段也很重要。对于大多数种类，如果不下雨，每天 10 点-17 点为最佳采集时间。但是某些大型种类，如蜓类多在早晨和傍晚活动。
- 2) 由于蜻蜓大都无趋光性，一般采用网捕法。蜻蜓大致可分成栖落型和巡飞型两类。栖落型活动能力相对弱，占到大多数蜻蜓种类，如均翅类、部分差翅类，可直接扫网采集。若因保护色较好而难以被发现时，可用网杆轻轻触碰其所停留处植被，令受惊飞起再捕捉。对于蜻蜓种类不建议象采集其他昆虫一样采用随机扫网的方式，一般要看到目标后再网捕。对于活动能力较强的巡飞类群，主要是差翅类中的大型种类，如蜓科等，通常选择口径大、网杆长的捕虫网，在了解其巡飞路线的前提下空中拦截捕捉。若条件允许，可多人分工，多方设伏，提高捕捉成功率。
- 3) 在条件允许的情况下，发现蜻蜓后应先拍生态照片再行捕捉。



图 2. 蜻蜓的生境图 A. 湖泊 B. 湿地 C. 缓流的小溪 D. 急流的河流

2.2 稚虫

- 1) 稚虫生活在水中，根据水环境的不同，一般需要用专门的水网进行采集。若在水较浅的山间溪流，可直接观察到稚虫时，一般先拍生态照片再采集。此时，也可以直接用手翻动石块进行抓捕，但速度要快，同时注意水环境状况，以防危险发生。
- 2) 在大河或湖沼等地，常无法观察到稚虫，多用长柄水网在近岸水底有植物或砂石的地方进行铲捞，起网后先在水面涤荡几下，滤掉细泥沙，便于观察网内的稚虫 (图 3)。
- 3) 对于生活环境比较特别的稚虫，例如岩壁湿生的种类，需要特别仔细搜索，只有锁定目标后，才能成功获取。



图 3. 稚虫采集

3. 标本的野外保存

- 3.1 野外采集到的蜻蜓成虫暂时放在玻璃纸三角袋里饥饿处理，直至其死亡，以利于排空粪便，一般情况下 2-5 天内自然死亡。饥饿处理过程中每个三角袋尽量只装 1 头标本，防止相互撕咬破坏标本。每天应尽可能多的铺开三角袋透气，并及时清理粪便，尽量延长其存活时间。平时三角袋要放在专门的塑料标本盒里，以防压坏标本。不推荐用丙酮处死保色的方法，因为丙酮对人体有毒副作用，而且后期可能影响 DNA 的提取。
- 3.2 饥饿处理死亡后的标本应立即做长期保存准备。如果需要做分子研究应即刻放入 95%乙醇的样品管中，欲干制保存的标本放入报纸三角袋中，若采集未结束要注意时常晾晒报纸三角袋，防止发霉变质。采集途中要把报纸三角袋放入能密封的硬塑料盒中，以防受潮及压损。
- 3.3 野外得到的稚虫标本应即刻放入 80%乙醇的样品管中，尽量做到一管一头，以免脱落的尾鳃、足等部分不能与虫体一一对应，采集过程中发现乙醇混浊后应及时更换。
- 3.4 特殊用途的标本需要特别处理。比如要测转录组或定量 PCR 检测的应该用专

门的试剂保存并尽快转移到实验室。

4. 标本制作及永久保存

- 4.1 成虫干制标本的制作可分为袋装标本和针插标本。袋装标本制作、保存方便，更便于形态学研究，是目前国际主流的蜻蜓标本保存方式，也被越来越多的研究者和研究机构所采纳。制作步骤是将野外采集的，饥饿处理死亡后并放入报纸三角袋的干标本，在实验室条件下风干，做必要的防虫处理，之后根据标本大小选择标准的自封袋保存，自封袋内加大小合适的硬卡纸片衬纸，并将采集标签等信息同时放入袋内的另一面。
- 4.2 成虫针插标本虽然是经典的昆虫标本制作方法，但在蜻蜓中不推荐作为主要保存方式，因为这种方式易遭虫害、占空间、不便于形态学研究、易损坏标本。必须要做少量的展示标本时应挑部分特殊类群进行制作，制作步骤与鳞翅目、直翅目等昆虫类似，需要用展翅板进行展翅。但蜻蜓属于古翅类，翅基部的骨片较少，展翅时应以其自然停息状态时为准，不易过分强调角度以免损坏翅基。为保证翅的水平展，应该用成对的压制纸带固定翅平面。同时由于蜻蜓大多腹部细长，制作过程中应多用昆虫针做支架，保持腹部的平直并避免折断。制作过程中还要特别留意整好足的姿态，以各足抱握于头下为宜。
- 4.3 成虫浸制标本的制作相对容易，无特殊要求，通常以 95%乙醇溶液-20 °C 冰箱保存。推荐单管单头保存。
- 4.4 稚虫标本通常浸制保存，考虑到日后可能要做形态和分子分析，可用 80%的乙醇溶液保存于-20 °C 冰箱，确保单管单只存放，并投放配套采集信息标签。

5. 注意事项

- 5.1 由于蜻蜓多在水边活动，采集过程中要随时注意水情，尤其在雨季，山洪随时可能来临，非常危险。
- 5.2 水边的蚊虫、蚂蟥、蜉蝣、蛇等危险动物较多，还有荨麻等有毒植物也较多，采集时需格外注意周围环境的安全，建议随身携带风油精、创可贴、季德胜蛇药和纱布等。
- 5.3 采集信息记录是野外采集很重要的一部分，包括采集地的环境照片、地理信息等，推荐使用手机“GPS 工具箱”等软件记录。

二、形态学研究

蜻蜓成虫分类鉴定常用到的特征包括翅脉、雄性的次生生殖器、生殖钩片、及肛附器结构、雌性的前胸背板、生殖板形状等特征、体色斑纹等 (图 4)。稚虫分类通常根据触角节数、头型、上下颚齿式、前颌特征、腹部刺突、尾鳃结构形状等特征 (图 5)。

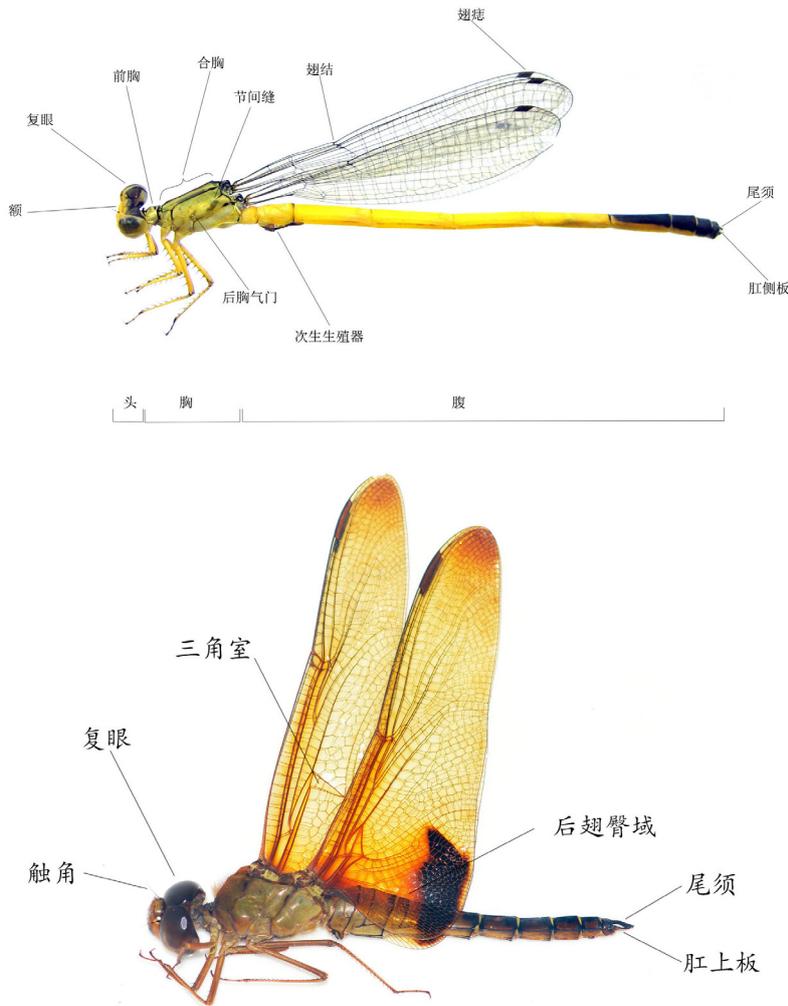


图 4. 蜻蜓目成虫形态特征，均翅类 (上) 与差翅类 (下)

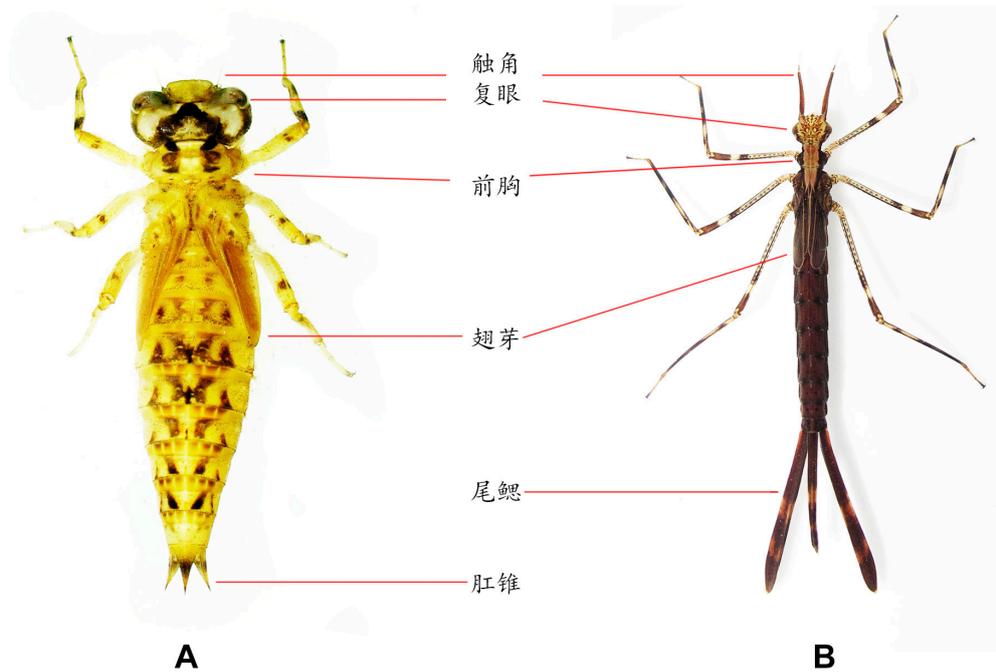


图 5. 蜻蜓目稚虫形态特征，差翅类 (A) 与均翅类 (B)

1. 常见蜻蜓目成虫分科检索表

- 1 前后翅形状及翅脉基本一致 (图6a); 复眼间距较大, 腹部大多修长纤细 (均翅亚目) 2
- 前后翅形状及翅脉不同, 后翅相对宽阔, 有发达的臀域 (图6b); 复眼间距小, 停栖时翅平展于胸背面 (差翅亚目) 6

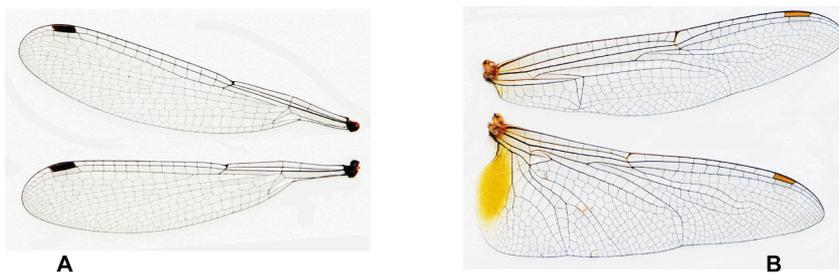


图6. 蜻蜓目翅形图，均翅类(A) 与差翅类(B)

- 2 前翅结前横脉多于5条(图7a), 翅脉密集, 翅室较多 3
- 前翅结前横脉2条(图7b), 翅脉稀疏, 翅室较少 4



图7. 结前横脉

- 3 唇基显著突出如鼻；腹长短于翅长.....隼螽科Chlorocyphidae
- 唇基正常，腹部长度大于翅长.....色螽科Calopterygidae
- 4 翅端纵脉间有闰脉插入
(图8.a)，体表常具金属光泽，停栖时翅常展开..... 丝螽科Lestidae
- 翅端纵脉间没有闰脉 (图8.b)，体表少有金属光泽.....5



图8. 蜻蜓翅端图示

- 5 足胫节刺长，其长度大于其间距的2倍；复眼间距接近单个复眼直径的2倍.....扇螽科Platycnemididae
- 足胫节刺长度远小于其间距的2倍，一般小于或相当于其间距；复眼间距不到单个复眼直径的1.5倍.....螽 科Coenagrionidae
- 6 翅前缘的原始结前横脉缺失，后翅具发达的臀套；复眼紧密接触成一线.....蜻科Libellulidae
- 翅前缘具两条明显粗壮的原始结前横脉
(图9)，后翅无臀套或不很发达；多为大型种类.....7

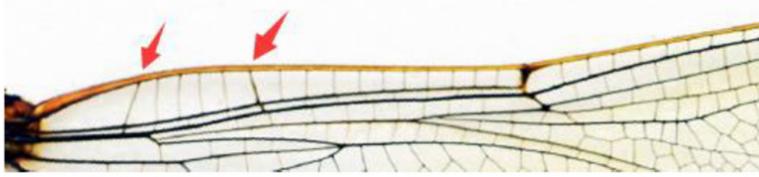


图9. 结前横脉，箭头指示原始结前横脉

- 7 两复眼紧密接触呈一线；翅发达，后翅臀域大.....蜓科Aeshnidae
- 两复眼互相远离或仅接触在一点.....8
- 8 两复眼相距较远；下唇中叶完整，不沿中线分裂.....春蜓科Gomphnidae
- 两复眼接触于一点；下唇中叶沿中线纵裂.....大蜓科Cordulagasteridae

2. 常见蜻蜓目稚虫分科检索表

- 1 腹部末端具尾鳃，体形细长 (均翅亚目)2
- 腹部末端具三枚尖利的肛刺形成的肛锥，体形相对短粗 (差翅亚目)6
- 2 腹部末端具有两尾鳃，横切面呈三角形，有纵脊，脊上有刺.....隼鳃科 Chlorocyphidae
- 腹部末端具三尾鳃，叶片状或囊状.....3
- 3 触角第一节甚长(图 10)，前颌前缘分裂深.....色鳃科 Calopterygidae



图10. 色鳃类触角

- 触角第一节正常(图11)，前颌前缘中央不分裂，或分裂甚短.....4



图11. 非色鳃类触角

- 4 前颌明显呈长柄状，末端呈匙状.....丝螽科 *Lestidae*
- 前颌非柄状，末端三角形或四边形.....5
- 5 前颌刚毛 1 根或多根，若多根则左右两侧刚毛成锐角排列(图 12).....螽科 *Coenagrionidae*

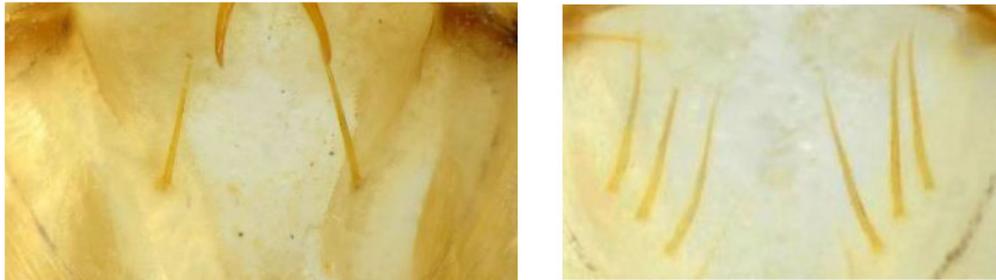


图12. 螽科稚虫前颌刚毛

- 前颌刚毛多根，左右两侧刚毛成直线或钝角排列(图 13).....扇螽科 *Platycnemididae*



图13. 扇螽科稚虫前颌刚毛

- 6 前颌和下唇须叶平坦，前颌通常无刚毛.....7
- 前颌和下唇须叶呈匙状，前颌有刚毛.....8
- 7 触角4节，前、中足跗节2节，前颌前缘无中裂.....春蜓科 *Gomphidae*
- 触角6节或7节，前、中足跗节3节，前颌前缘具中裂..... 蜓科 *Aeshnidae*
- 8 下唇须叶端缘具深缺刻，形成若干不规则形齿，前颌端缘中央具一对齿状突，中央呈 V 形分裂(图 14).....大蜓科 *Cordulegastridae*



图14. 大蜓类稚虫下唇

- 下唇须叶端缘具若干形状一样的小圆齿，每圆齿生有1根或几根刚毛，前颌端缘中央不如上述(图15).....蜻科Libellulidae



图15. 蜻科稚虫下唇

需要指出的是，上面给出的是蜻蜓里一些常见的、系统发育地位没有争议的类群的基本形态特征及检索表。但世界蜻蜓目多样性研究还没有尽善尽美，无论高级阶元的系统发育关系，还是低级阶元的分类鉴定上都还存在一些问题，现阶段的局限性导致目前仍无法给出一个毫无争议的形态分类框架，高级阶元中尤其如此。当前，蜻蜓分类学家们正在大量应用分子生物学、生态学、行为学等辅助证据，深入了解蜻蜓目昆虫的进化历程，并对当前的分类系统及形态证据进行逐步的校正，希望能找到更具有进化连续性的重要新特征，在这方面有所突破并逐步完善。

三、分子数据分析

形态分类常会受到蜻蜓复杂生活史、多型、性二型、种内变异与种间趋同进化等多种因素的影响而产生偏差，尤其体现在一些从事过蜻蜓分类工作的研究者，过于追求发

表新物种, 过度倚重变化不定的色斑型, 导致大量错误及可疑的分类阶元产生 (Yu *et al.*, 2019; Yu and Xue, 2020)。这几十年来随着分子生物学技术及相关多样性分析方法的成熟, 分子辅助鉴定, 因其能避免上述诸多干扰因素的优势而在蜻蜓分类研究中越来越广泛的应用, 逐渐成为行业标准 (Yu *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017)。本实验室经多年的研究经验积累加上与国际同行的广泛合作与探讨, 完善出一套简单高效的蜻蜓分子辅助鉴定流程, 并已有大量应用 (Yu, 2016; Ning *et al.*, 2016; Yu and Xue, 2020)。简单的说, 该流程就是应用线粒体基因 COI 片段和核基因 ITS 片段作为标准的分子标记, 以构建支序图的方法实现精准的鉴定分析。

1. 分子鉴定流程如下:

- 1.1 提取基因组及扩增目的片段: 通常取标本的 1 个足或少许胸部肌肉为材料提取基因组, 推荐采用试剂盒法提取。提取的基因组-20 °C 保存, 避免反复冻融。根据所需的基因片段使用通用引物, 必要时设计特异性引物, 以提取的基因组为模板, 进行 PCR 扩增, 后送公司测序。通常采用桑格测序, 虽然成本高些, 但是可以准确的与样本一一对应, 做到分子与形态特征精准统一, 有利于建立高可信度的物种分子多样性数据库。对于比较有把握的类群, 当需要大批量鉴定时也可以采用高通量测序的方法, 以便后续进行快速鉴定。
- 1.2 序列数据处理: 测序结果需要进行常规的检查, 比如 NCBI 中进行 Blast 比对排除外源干扰。再用 BioEdit、Mega 等软件等进行裁剪、拼接, 然后将多条序列组合在一起用 PhyloSuite 进行比对, 优化, 剪切。
- 1.3 分子鉴定方法: 时下分子鉴定方法很多, 包括传统的依据遗传距离阈值的方法, 除了直接计算样本间遗传距离外, 目前 ABGD 最为流行; 基于遗传聚类思想的鉴定方法也比较多, 其中 MOTUs 比较常用; 基于似然算法理论的方法如 GMYC; 还有基于碱基替换模型的 PTP 方法及融入了贝叶斯算法的 bPTP 方法等 (Zhang *et al.*, 2021)。此处推荐采用支序分析方法来进行分类鉴定。这是一类比较经典且实用高效的分子鉴定方法, 而且能与系统发育和种群遗传学等研究无缝链接 (Yu, 2016; 宁馨, 2018; Yu and Xue, 2020; 张敏, 2021; 陈雪伊, 2021)。具体思路是用分子序列数据为基础, 以已知分类单元为参考, 以构建支序图的方法确定未知样本的种类及其他相关信息。对于蜻蜓, 根据本实验室的经验, 应用 COI 和 ITS 序列分别单独进行支序分析, 构建最大似然 (ML) 树和

贝叶斯 (BI) 树，通常可得到满意的鉴定结果 (图 16)。建树一般直接用软件 Mega、MrBayes，或用软件平台 PhyloSuite。通常 ML 树就能得到满意鉴定结果，少数情况需要 BI 树进行印证，如果两个分子标记的拓扑结构分歧严重 (很少发生，除非原有的分类观念有重大偏差) 需要结合多基因分析及形态学的进一步研究。

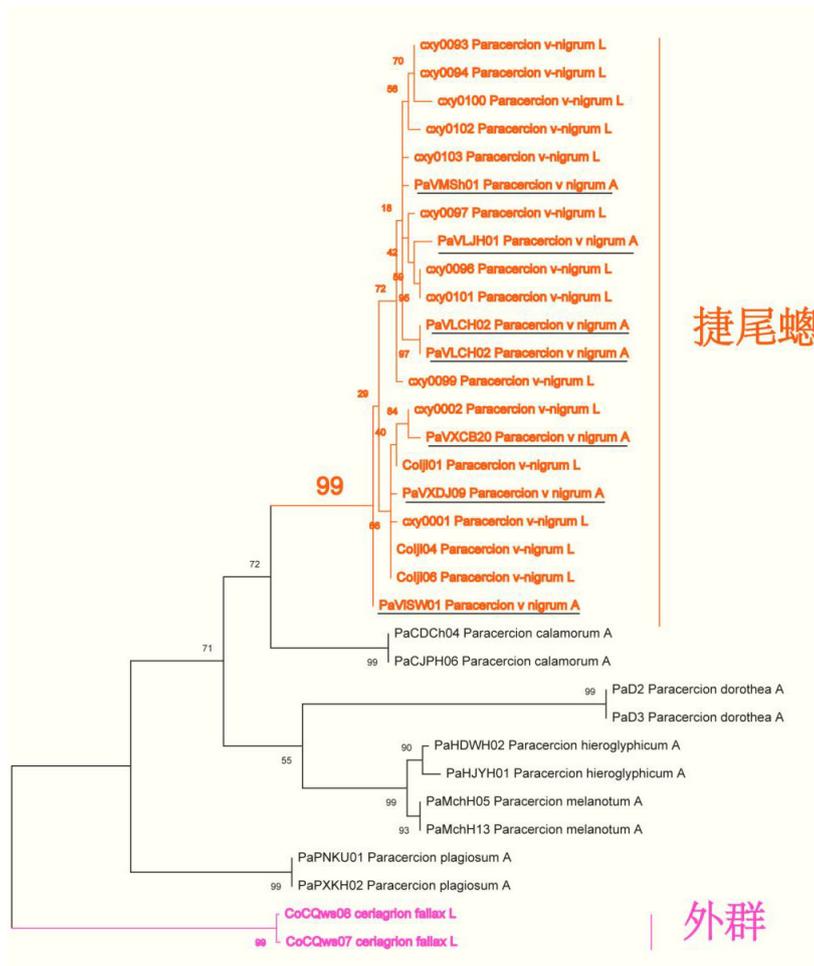


图 16. 基于 COI 和 ITS 数据构建的 ML 树清晰指出待鉴定稚虫 (下划线指示) 为捷尾螽

2. 常用分析软件

2.1 BLAST: <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>

2.2 BioEdit: <https://www.bioedit.com/>

2.3 MEGA7.0: <https://www.megasoftware.net>

- 2.4 PhyloSuite: <http://phylosuite.jushengwu.com/> (整合了大量软件的良好分析平台, 支持单基因、多基因分析)
- 2.5 IQ-TREE: <https://github.com/iqtree/iqtree2>
- 2.6 Illustrator: <https://www.adobe.com/products/illustrator.html>

总结与讨论

当面临分类鉴定存在疑问或困难时, 现代蜻蜓分类学日益趋向应用整合分类学的理念加以解决。最简单、最常见的整合分类学思路就是应用形态和分子两方面的证据进行综合考量, 进而得到更为可信的分类结果 (Yu and Xue, 2020; Zhang *et al.*, 2021)。由于蜻蜓是人类最为熟知也最为喜爱的昆虫类群之一, 其研究历史从全世界的角度看都异常悠长和复杂, 参与研究的人的科研水平也参差不齐, 不可避免遗留了大量分类鉴定上的错误和问题。这些错误和问题正随着时间的推移产生越来越多, 也越来越复杂的新问题。是时候用规范的研究方法逐步澄清蜻蜓分类学中产生的大量遗留问题, 使蜻蜓学能健康稳步向前发展了。作者希望通过本篇精简的入门指导, 为后来的蜻蜓分类工作者指明方向, 掌握正规科学的研究方法。也希望让他们意识到, 自己有责任不再给这一美丽昆虫类群的多样性研究制造更多的混乱。

致谢

感谢重庆师范大学生命科学学院蜻蜓研究实验室和南开大学生命科学学院蜻蛉研究室的技术支持。

参考文献

1. 陈雪伊. (2021). 螳总科稚虫分类学初步研究 (蜻蜓目: 均翅亚目). 硕士学位论文. 重庆师范大学.
2. 川合禎次, 谷田一三. (2005). *日本水生昆虫*. 东京大学出版. 东京. 1-108.
3. 宁馨. (2018). 捷尾螳种团及黄纹长腹扇螳种团的整合分类研究 (蜻蜓目: 均翅亚目). 博士学位论文. 南开大学.
4. 于昕. (2008). 中国蜻蜓目螳总科, 丝螳总科分类学研究 (蜻蜓目: 均翅亚目). 博士学位论文. 南开大学.

5. 于昕, 卜文俊, 朱琳. (2012). [应用蜻蜓目昆虫进行生态环境评价的研究进展](#). *生态学杂志* 31(6): 1585-1590.
6. 张敏. (2021). 中国黄螳属分类学及该属系统发育 (蜻蜓目: 螳科). *硕士学位论文*. 重庆师范大学.
7. 赵修复. (1995). [福建省蜻蜓幼虫分属检索\(蜻蜓目\)](#). *武夷科学* 51-79.
8. Ning, X., Kompier, T., Yu, X. and Bu, W. (2016). [Paracercion ambiguum sp. nov. from Lang Son, Vietnam \(Zygoptera: Coenagrionidae\)](#). *Zootaxa* 4144(2): 263-275.
9. Paulson, D. and Schorr, M. (2021). World Odonata list. Last revision 17 March 2021. Online on the internet, URL(17iii2021): <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/worldodonata-list2/>
10. Wang, R., Yu, X., Xue, J. and Ning, X. (2017). [Descriptions of larvae of Vestalaria venusta \(Hämäläinen, 2004\) and Matriona basilaris Selys, 1853 \(Odonata: Calopterygidae\)](#). *Zootaxa* 4306(4): 580-592.
11. Yu, X. (2010). (last update 2021). Odonata Research. Online on the internet, URL (2-xii--2021)
12. Yu, X., Xue, J., Hämäläinen, M., Liu, Y. and Bu, W. (2015). [A revised classification of the genus Matriona Selys, 1853 using molecular and morphological methods\(Odonata: Calopterygidae\)](#). *Zool J Linn Soc-Lond* 174: 473-486.
13. Yu, X. (2016). [A description of the larva of Mesopodagrion tibetanum australe \(Odonata: "Megapodagrionidae"\)](#). *Int J Odonatol* 19(4): 275-282.
14. Yu, X., Zhang, M. and Ning, X. (2019). [A study of Coeliccia cyanomelas Ris, 1912 \(Odonata: Platycnemididae\)](#). *Int J Odonatol* 22(3-4): 155-165.
15. Yu, X. and Xue, J. (2020). [A review of the damselfly genus Megalestes Selys, 1862 \(Insecta: Odonata: Zygoptera: Synlestidae\) using integrative taxonomic methods](#). *Zootaxa* 4851(2): 245-270.
16. Zhang, H., Ning, X., Yu, X. and Bu, W. J. (2021). [Integrative species delimitation based on COI, ITS, and morphological evidence illustrates a unique evolutionary history of the genus Paracercion \(Odonata: Coenagrionidae\)](#). *PeerJ* 9: e11459.