

基于防御腺的中国琵甲族 *Blaptini* 系统发育分析

(鞘翅目: 拟步甲科)

任国栋, 杨秀娟, 印 红

(河北大学生命科学学院, 保定 071002)

摘要: 根据琵甲族 *Blaptini* 11 属 58 种防御腺的着生位置、形状、长度、宽度、囊袋距离、表面花纹等特征归纳出属级和族级特征。每属选 1 代表种, 各选 6 个典型特征, 组成特征矩阵, 用 Hennig 86 (1.5 版) 软件初步确定了琵甲族各属的系统发育关系, 得出琵甲族属级进化趋势为: 宽琵甲属 *Blaptogonia* > 侧琵甲属 *Prosodes* > 异琵甲属 *Thaumatoablaps* > 琵甲属 *Blaps* > 亚琵甲属 *Asidoblaps* > 齿琵甲属 *Itagonia* > 贞琵甲属 *Agnaptoria* > 小琵甲属 *Gnaptorina* > 地琵甲属 *Dila* > 新琵甲属 *Neoblaps* > 乾琵甲属 *Coelocnemodes*。所有研究标本保存在河北大学博物馆。

关键词: 鞘翅目; 拟步甲科; 琵甲族; 防御腺; 系统发育; 中国

中图分类号: Q969 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296 (2002) 06-0805-07

Phylogenetic analysis of the tribe *Blaptini* (Coleoptera: Tenebrionidae) in China based on the defensive glands

REN Guo-Dong, YANG Xiu-Juan, YIN Hong (College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract: This paper deals with the phylogenetic systematics of 11 genera of the tribe *Blaptini* (Coleoptera: Tenebrionidae) from China based on defensive gland structure. We summarized the characteristics of the glands at the generic level according to position, shape, length, width, distance between the two glands and surface fingerprint whorl, and used this information to compile a key to genera. The phylogenetic relationship of the 11 genera has been established using the HENNIG 86 program (version 1.5). The result shows the evolutionary route should be as follows: *Blaptogonia* > *Prosodes* > *Thaumatoablaps* > *Blaps* > *Asidoblaps* > *Itagonia* > *Agnaptoria* > *Gnaptorina* > *Dila* > *Neoblaps* > *Coelocnemodes*. All specimens are deposited in the Museum of Hebei University.

Key words: Coleoptera; Tenebrionidae; *Blaptini*; defensive gland; phylogenetic systematics; China

拟步甲科昆虫除鼈甲族外, 其它族都有发达的防御腺, 其分泌物具有御敌、护窝和种间集结等特殊作用 (Tschinkel, 1975a, 1975b; Tschinkel and Doyen, 1980), 因种类不同, 该腺体差异分明, 因而具有重要分类价值。国际上对拟步甲科防御腺的研究已有系列报道 (Watt, 1974; Doyen and Lawrence, 1979; Doyen, 1982; 任国栋和毕秋香, 1996; 任国栋和于有志, 1999; 任国栋等, 1999; 任国栋等, 2000), 但涉及琵甲族的仅 1 亚种, 即分布于美国的亚脊琵甲亚种 *Blaps sulcata substriata* Gissler, 1889。Williston (1884) 报道了拟步甲科亮甲属 *Eleodes* 的防御行为, 即采取下列 3 种方式释放分泌物: (1) 腺体外翻; (2) 挤压腺体迫使流出;

(3) 直接向捕食者喷射。Gissler (1879) 记录了琵甲属的分泌物具有芳香味。Tschinkel (1975a) 初步讨论了拟步甲科防御腺形态从原始到进化的基本趋势。Doyen (1982) 根据防御腺的有无将拟步甲分为 2 科: 即具有防御腺的 *Tenebrionidae* 和缺少防御腺的 *Tentyriidae*, 但未得到公认。Doyen 和 Lawrence (1979) 进一步研究了拟步甲科高级分类单元的系统发育关系, 重新回到 1 科系统。Tschinkel 等 (Tschinkel, 1975a, 1975b; Tschinkel and Doyen, 1980) 研究了 115 种拟步甲防御腺的形态、防御行为、辅助特性和分泌物的化学组成, 讨论了腺体的起源和进化方向, 依据形态特征将该科的防御腺分为 8 个类型, 其中第 2 类型是 *Blaps*; 还进一步对

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30170117); 河北省自然科学基金项目 (398137)

作者简介: 任国栋, 男, 1955 年 11 月生, 宁夏中宁人, 博士, 教授, 主要从事昆虫区系分类研究, E-mail: gdren@mail.hbu.edu.cn

收稿日期 Received: 2000-07-01; 接受日期 Accepted: 2001-06-23

178 属 247 种拟步甲的防御腺特征进行研究,推断其系统发育关系,认为原始的拟步甲无防御腺,进化类群的防御腺发展到现在至少经过了 4 个过程:腺体在形成初期短小,着生于第 8 和第 9 可见腹片之间;以后 3 次渐变粗、变长,位于第 7 和第 8 可见腹片之间,主要表现为贮液囊的体积及其分泌物含量的增大。国内外对毘甲族系统演化关系的研究尚无文献报道,本研究是一个初步尝试,旨在通过对我国毘甲族防御腺形态学的研究,对已有分类系统进行检验或验证,进而初步探讨其系统发育关系。

1 材料与方法

1.1 材料

研究所用的 58 种定名标本大部分为作者 10 余年的采集与积累,采集地包括西北、内蒙古、华北北部和西南东部地区;西藏标本由印象初院士提供;另外还借用了中国农业大学、西北农林科技大学昆虫馆的少量标本。除借用标本外,其它观察标本保存于河北大学博物馆。

1.2 方法

将干制标本用 75 % 酒精浸泡 2 小时以上,取出并用手术刀沿鞘翅缘折的外侧和基腹节的前缘割开,再用镊子将可见腹板连同防御腺及其附属物一起取下放入 5% 氢氧化钠溶液中煮沸 5 分钟,取出后再用清水冲洗几次,剥离出防御腺的两个囊袋,然后用剪刀将防御腺周围一切无关物质去掉;将处理干净的防御腺连同腹板投入 12% 品红酒精溶液中染色 5 分钟,取出并用清水冲洗;再依次放入 70% 乙醇 (10 分钟)、90% 乙醇 (10 分钟)、100% 乙醇 (3 分钟)、二甲苯 (2 分钟) 进行脱水脱色,并用中性树胶制片,待描述和绘图;依据 58 种毘甲的防御腺归纳出族级和属级特征。每属选一代表种,选取防御腺的 6 个典型特征,组成特征值矩阵,用 Hennig 86 (1.5 版) 软件来推算毘甲族各属的系统发育关系 (梁爱萍, 1993)。

2 结果

2.1 族级防御腺特征

防御腺由两个基本对称的贮液囊组成,着生于第 V 可见腹板 (不超过基部 1/2 处);囊袋长袋形、卵圆形或圆锥形,开口于囊体基部;长 1.2 ~ 11.3

mm, 粗 0.3 ~ 3.0 mm; 最长达第 II 可见腹板基部,最短达到第 V 可见腹板基部;囊间距宽窄不一;表面常有发达的皱褶或环状纹;同种防御腺的大小与虫体大小有关,一般个体大者腺体相对较大。

2.2 属级特征

2.2.1 宽毘甲属 *Blaptogonia* Koch, 1961 (图 1: 1 ~ 2): 贮液囊圆锥形,着生于第 V 可见腹板基部约 1/2 处;长 1.6 ~ 3.0 mm, 粗 1.9 ~ 2.7 mm, 长达第 V 可见腹板基部;囊表面有稀疏环状纹。

2.2.2 异毘甲属 *Thaumatoablaps* Kaszab et Medvedev, 1984 (图 1: 3): 贮液囊卵圆形,短粗,着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处;长 2.7 mm, 粗 2.2 mm, 长略超过第 IV 可见腹板基部;囊间距为 1.4 mm;囊表面透明,有纵皱褶。

2.2.3 侧毘甲属 *Prosodes* Eschscholtz, 1829 (图 1: 4 ~ 15): 贮液囊短卵圆形,囊端钝圆;大多数着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处,少数在 1/2 或 1/4 处;长 1.6 ~ 3.5 mm, 粗 1.0 ~ 2.6 mm, 最长达第 IV 可见腹板基部,最短达到第 V 可见腹板基部;囊表面有环状纹;囊间距在 1.5 ~ 3.5 mm 之间。

2.2.4 毘甲属 *Blaps* Fabricius, 1775 (图 16 ~ 19): 贮液囊长卵形或卵圆形,着生于第 V 可见腹板基部 1/2 处;长 1.2 ~ 6.0 mm, 粗 0.3 ~ 3.0 mm;最长达第 II 可见腹板端部,最短达到第 IV 可见腹板中部;囊表面大多有细环纹;雌性的腺体较雄性大。

2.2.5 亚毘甲属 *Asidoblaps* Fairmaire, 1886 (图 20): 贮液囊长袋形,中部内侧扩展,着生于第 V 可见腹板基部约 1/4 处;长 3.7 mm, 粗 1.4 mm, 长过第 IV 可见腹板基部;囊间距宽 1.0 mm;囊表面有稠密细环纹。

2.2.6 齿毘甲属 *Itagonia* Reitter, 1887 (图 21, 22): 贮液囊长袋形,基部外侧有 1 突,着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处;长 2.9 ~ 3.3 mm, 囊粗 1.1 ~ 1.4 mm, 端部长度达到第 III 可见腹板中部;囊间距宽 0.6 ~ 0.8 mm;囊表面有环状纹。

2.2.7 贞毘甲属 *Agnaptoria* Reitter, 1887 (图 23): 贮液囊长袋形,囊端稍尖,着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处;长 5.6 mm 左右,粗 2.4 mm;长达第 III 可见腹板基部;囊袋间距宽 1.3 mm;囊表面有不规则花纹,边缘波齿状。

2.2.8 小毘甲属 *Gnaptorina* Reitter, 1887 (图 24 ~ 27): 贮液囊长袋形,着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处;长 3.8 ~ 4.5 mm, 粗 1.2 ~ 1.5 mm;近于达到第 III 可见腹板基部;囊间距 0.2 ~ 0.7 mm;囊表

面有环状纹。

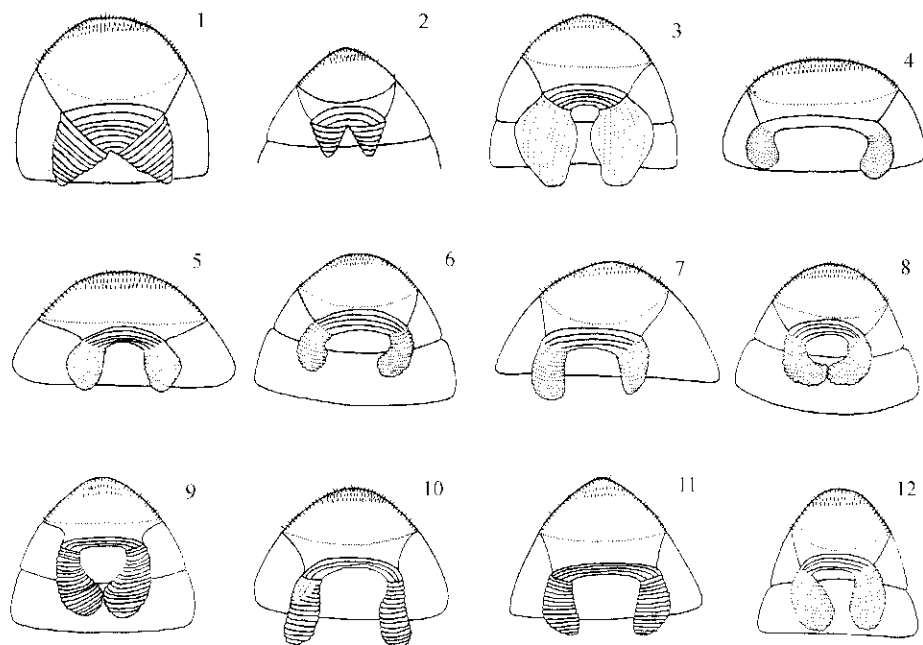


图 1~12 琵琶甲族 Blaptini 防御腺形态图 (I)

Figs. 1-12 The defensive glands of Blaptini (I)

1~2. 印氏宽琵琶甲 *Blaptogonia yini* (1. ♀; 2. ♂); 3. 郑氏异琵琶甲 *Thaumatooblaps zhengi* (♀); 4. 北京侧琵琶甲 *Prosodes pekinsis* (♂); 5. 埃氏侧琵琶甲 *Prosodes emmundi* (♀); 6. 侧琵琶甲 *Prosodes sp.* (♀); 7. 细长侧琵琶甲 *Prosodes gracilis* (♂); 8. 显肋侧琵琶甲 *Prosodes costifera* (♂); 9. 皱纹侧琵琶甲 *Prosodes rugulosa* (♀); 10~11. 克氏侧琵琶甲 *Prosodes kreitneri* (10. ♂; 11. ♀); 12. 条纹侧琵琶甲 *Prosodes (Prosodila) strigiventris* (♂)

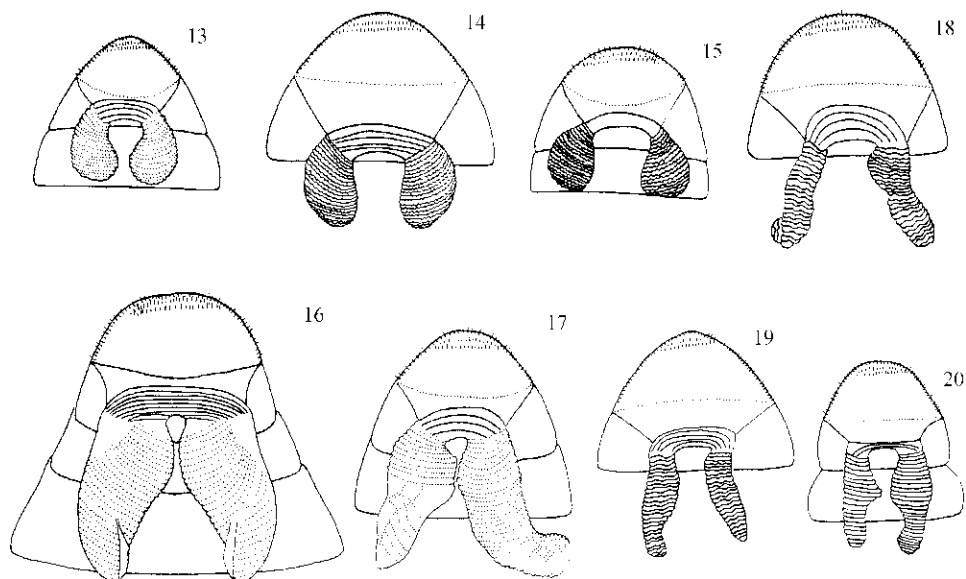


图 13~20 琵琶甲族 Blaptini 防御腺形态图 (II)

Figs. 13-20 The defensive glands of Blaptini (II)

13. 条纹侧琵琶甲 *Prosodes (Prosodila) strigiventris* (♀); 14~15. 中亚侧琵琶甲 *Prosodes zarudnyi* (14. ♂; 15. ♀); 16~17. 钝齿琵琶甲 *Blaps medusula* (16. ♀; 17. ♂); 18~19. 弯齿琵琶甲 *Blaps femoralis* (18. ♂; 19. ♀); 20. 雕翅亚琵琶甲 *Asidoblaps glyptoptera* (♂)

2.2.2.9 地琵琶甲属 *Dila* Fishcher-Waldheim, 1844 (图 28): 贮液囊长袋形, 基部略细, 向端部渐变粗,

着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处; 长约 8.3 mm, 粗 2.1 mm; 长到第 III 可见腹板基部; 囊间距 3.2

mm; 囊表面有环状纹。

2.2.10 新琵琶甲属 *Neoblaps* Ren et Li, 2001 (图 29): 贮液囊长袋形, 囊袋粗长, 着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处; 长 11.1 mm, 粗 3.0 mm, 端部长度达到第 II 可见腹板中部; 囊间距为 1.6 mm; 囊表面无环状纹。

2.2.11 乾琵琶甲属 *Coelocnemodes* Bates, 1879 (图 30): 贮液囊长袋形, 粗大, 着生于第 V 可见腹板基部约 1/3 处; 长 11.3 mm, 粗 2.8 mm, 端部长度达到第 II 可见腹板基部; 囊间距 1.8 mm; 囊表面无环状纹。

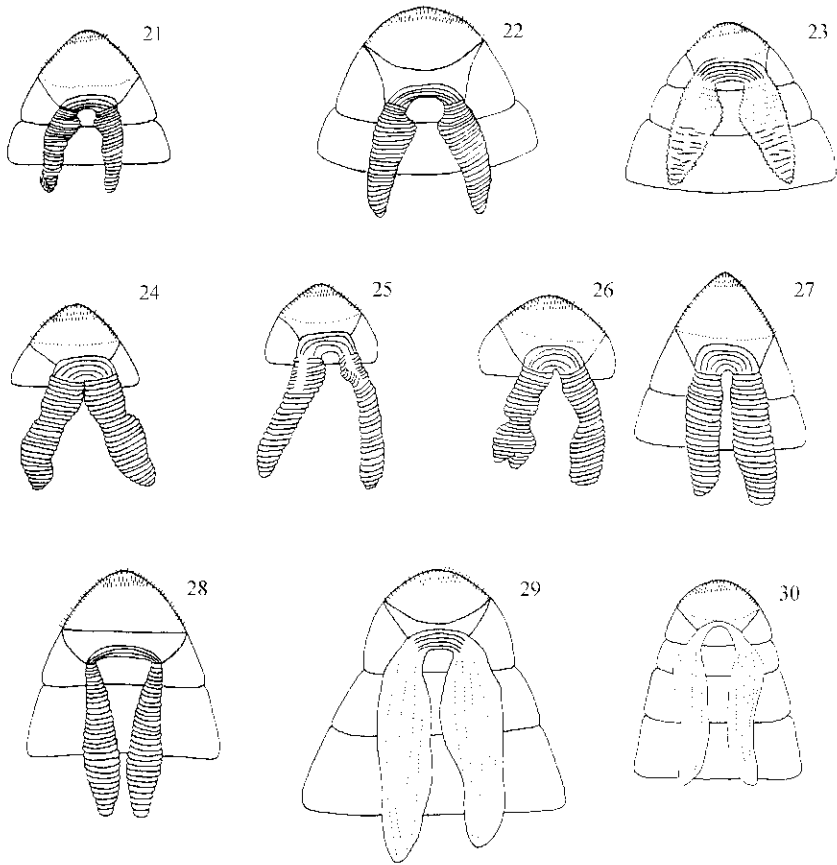


图 21~30 琵琶甲族 Blaptini 防御腺形态图 (III)

Figs. 21–30 The defensive glands of Blaptini (III)

21. 谢氏齿琵琶甲 *Itagonia semenowi* (♂); 22. 冈氏齿琵琶甲 *Itagonia ganglbaueri* (♂); 23. 贞琵琶甲 *Agnaptoria rubripes* (♀); 24~25. 圆小琵琶甲 *Gnaptorina cylindricolis* (24. ♂; 25. ♀); 26. 费小琵琶甲 *Gnaptorina felicitana* (♂); 27. 波小琵琶甲 *Gnaptorina potanini* (♂); 28. 波密地琵琶甲 *Dila bomina* (♀); 29. 会泽新琵琶甲 *Neoblaps huizensis* (♂); 30. 粒背乾琵琶甲 *Coelocnemodes aspericollis* (♂)

分属检索表

- 1 贮液囊圆锥形..... 宽琵琶甲属 *Blaptogonia*
贮液囊非圆锥形 2
- 2 贮液囊卵圆形或长圆形 3
贮液囊长袋形 5
- 3 囊透明, 仅有少量纵褶; 长度超过第 IV 可见腹板基部, 囊间距较小 异琵琶甲属 *Thaumatoablaps*
囊不透明 4
- 4 贮液囊长 1.6~3.5 mm, 达到第 IV 可见腹板基部或第 V 可见腹板基部, 囊间距较大, 囊表面有环状纹 侧琵琶甲属 *Prosodes*
贮液囊卵圆形或长卵形, 长 1.2~6.0 mm, 囊表面有环状纹, 囊间距较小 琵琶甲属 *Blaps*
- 5 贮液囊为特殊的长袋形, 内侧扩展 6

- 贮液囊为一般长袋形, 内侧不扩展 7
- 6 贮液囊内侧中部向外扩展 亚琵琶甲属 *Asidoblaps*
贮液囊内侧基部向外扩展 齿琵琶甲属 *Itagonia*
- 7 囊表面有花纹 8
囊表面无花纹 9
- 8 囊表面有不规则花纹, 边缘明显波齿状 ... 贞琵琶甲属 *Agnaptoria*
囊表面有环状纹 10
- 9 囊端达到第 II 可见腹板中部 新琵琶甲属 *Neoblaps*
囊端达到第 II 可见腹板基部 乾琵琶甲属 *Coelocnemodes*
- 10 囊袋细长, 达 4.0 mm 左右; 囊间距不超过 1.0 mm
..... 小琵琶甲属 *Gnaptorina*
囊袋细长, 8.0 mm 左右; 囊间距约 3.2 mm ... 地琵琶甲属 *Dila*

3 系统发育关系探讨

普遍认为，防御腺的出现是拟步甲科昆虫进化的标志，该腺体发达与否是衡量其进化程度的重要依据。本研究以无防御腺的假设祖先作为外群，有防御腺的琵甲族 11 属作为内群，每属选取 1 个代表种，分别是钝齿琵甲 *Blaps medusula* Skopin, 1964、圆小琵甲 *Gnaptorina cylindricollis* Reitter, 1889、克氏侧琵甲 *Prosodes kreitneri* Frivaldszky, 1889、印氏宽琵甲 *Blaptogonia yini* Ren, 2000、会泽新琵甲

Neoblaps huizensis Ren et Li, 2001、红色贞琵甲 *Agnaptorina rubripes* Reitter, 1887、波密地琵甲 *Dila bomina* Ren et Li, 2001、郑氏异琵甲 *Thaumatoablaps zhengi* Ren et Luo, 1995、雕翅亚琵甲 *Asidoblaps glyptoptera* Fairmaire, 1886、冈氏齿琵甲 *Itagonia ganglbaueri* Schuster, 1914、粒背乾琵甲 *Coelocmemodes aspericollis* Fairmaire, 1886。每属选取 6 个典型特征（表 1），根据 Tschinkel（1975b）确定的极化方向，组成特征矩阵（表 2）。通过 Hennig 86 软件的 ie 指令运算得出 11 个属的简约支序图（图 31）。相似性系数 CI = 57，保留系数 RI = 66，步长 19。

表 1 用于支序分类的防御腺特征及其状态
Table 1 Characters and states of the defensive gland used in the cladistics analysis

特征编号 Character no.	特征 Characters	特征状态编码 Coding of character states	极化方向 Polarity
1	贮液囊着生位置 Reservoir position	0 = 第 V 节可见腹板 1/2 处 Reach half of the sternite of 5th segment; 1 = 第 V 节可见腹板 1/3 处及 1/3 以内处 Reach 1/3 and near 1/3 of the sternite of 5th segment;	0→1
2	贮液囊形状 Reservoir shape	0 = 圆锥形 Conical; 1 = 卵圆形 Oval; 2 = 长袋形 Vesicular;	0→1→2
3	贮液囊长度 （相对于可见腹板） Reservoir length	0 = 到达第 V 腹节基部 Reach the base of 5th segment; 1 = 到达第 IV 腹节 Reach the 4th segment; 2 = 到达第 III 腹节 Reach the 3rd segment; 3 = 到达第 II 腹节 Reach the 2nd segment;	0→1→2→3
4	贮液囊表面特征 Surface character of reservoir	0 = 薄而光滑 Thin and smooth; 1 = 适度褶皱 Moderately wrinkled; 2 = 高度皱褶或有环形花纹 Deeply wrinkled;	0→1→2
5	贮液囊间距 Distance between two reservoirs	0 = 较宽（1.5 mm 以上）Wider; 1 = 中度宽 1.0~1.5 mm 之间 Moderately wide; 2 = 较窄，1.0 mm 以下 Narrower;	0→1→2
6	贮液囊其它特征 Other characters of reservoir	0 = 囊袋内侧不扩大 Not extended at reservoir interior 1 = 囊袋内侧扩大 Exist	0→1

由图 31 看出，琵甲族的假设祖先分出两个主干分支：一是最原始的宽琵甲属 *Blaptogonia*，表现在贮液囊为圆锥形，极为短小，囊端仅达第 V 可见腹板基部；第 16 结点下有 4 个分支，共同获得的特征是贮液囊体积逐渐增大，囊袋由短卵圆形到粗长袋形，表现为囊袋的逐步增大。侧琵甲属 *Prosodes* 是该主干中最原始者，它的囊袋短小，一般不超过第 IV 可见腹板基部，而且囊袋间距较大也是原始的特征。异琵甲属 *Thaumatoablaps* 和侧琵甲属亲缘关系较近，贮液囊形状都是卵圆形，但异琵

甲属的体积较大，较进化。15 节点下分支共同特征为贮液囊多数长袋形，琵甲属 *Blaps* 是琵甲族组成的主体，在我国已知的 100 余种琵甲中，它占了至少 70 种，贮液囊形状较复杂，从卵圆形到长袋形不等，可看成是琵甲族的一个中间类群。14 节点下分为 5 个近缘类群，齿琵甲属 *Itagonia* 和亚琵甲属 *Asidoblaps* 囊袋内侧均向外扩展，囊表面均有环形花纹，但前者的防御腺体积相对于可见腹板来说要比后者大，故齿琵甲属比亚琵甲属进化。贞琵甲属 *Agnaptorina* 和小琵甲属 *Gnaptorina* 的囊端都达

表 2 琵琶甲族 11 属特征编码反特征值

Table 2 Character coding and values of 11 genera of the Blaptini in cladistic analysis

属 名 Genera	特征编码与特征值 Coding of character & character value					
	1	2	3	4	5	6
假设祖先 Ancestor	0	0	0	0	0	0
琵琶甲属 Blaps	1	2	1	2	1	0
侧琵琶甲属 Prosodes	1	1	1	2	0	0
宽琵琶甲属 Blaptogonia	0	0	0	2	2	0
齿琵琶甲属 Itagonia	1	2	2	2	2	1
贞琵琶甲属 Agnaptoria	1	2	2	2	1	0
地琵琶甲属 Dila	1	2	2	2	0	0
乾琵琶甲属 Coelocnemodes	1	2	3	0	0	0
新琵琶甲属 Neoblaps	1	2	3	0	0	0
小琵琶甲属 Gnaptorina	1	2	2	2	2	0
异琵琶甲属 Thaumatoablaps	1	1	1	0	1	0
亚琵琶甲属 Asidoblaps	1	2	2	2	1	1

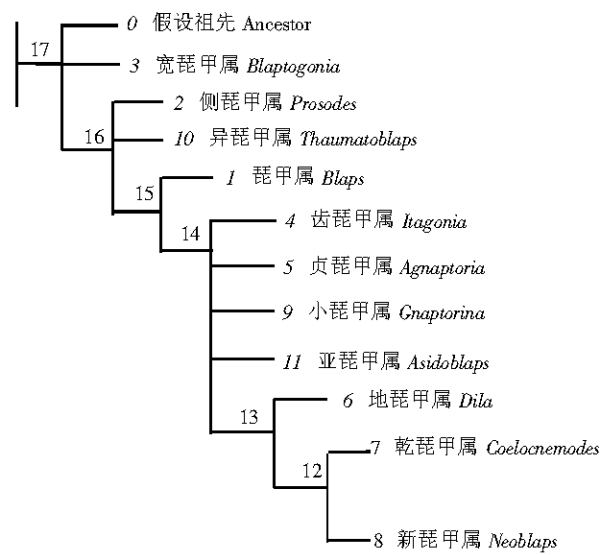


图 31 琵琶甲族 Blaptini 的支序图

Fig. 31 Cladogram of the tribe Blaptini

到第Ⅲ可见腹节基部，但小琵琶甲属 *Gnaptorina* 的囊表面有环形纹，比贞琵琶甲属进化。13 节点为贮液囊十分发达的 3 个类群所拥有，其下又分为两个分支，一为囊袋长度达到 8 mm 多的地琵琶甲属 *Dila*，它的贮液囊基部细，端部粗；二为囊袋长度达到 10 mm 以上的乾琵琶甲属 *Coelocnemodes* 和新琵琶甲属 *Neoblaps*，共同组成第 12 结点，乾琵琶甲属的囊袋的长度较新琵琶甲属为长，可看做琵琶甲族最进化类群。上述被推断的琵琶甲族 11 属的系统发育关系由原始到进化依次为：宽琵琶甲属 *Blaptogonia* > 侧琵琶甲属

Prosodes > 异琵琶甲属 *Thaumatoablaps* > 琵琶甲属 *Blaps* > 亚琵琶甲属 *Asidoblaps* > 齿琵琶甲属 *Itagonia* > 贞琵琶甲属 *Agnaptoria* > 小琵琶甲属 *Gnaptorina* > 地琵琶甲属 *Dila* > 新琵琶甲属 *Neoblaps* > 乾琵琶甲属 *Coelocnemodes*。

目前全球琵琶甲族共有 18 属组成，其中分布我国的 11 属被证实它们的防御腺有较明显差异，其分类系统基本是正确的。从地理分布看，琵琶甲族较进化类群均分布在青藏高原及其毗邻地区，较原始类群分布在蒙新区和华北区等区域。本研究结论也与这一分布事实相一致。

致谢 河北大学印象初院士提供青藏高原有关标本、西北农林科技大学张雅林教授惠借标本、河北大学宋大祥院士提出宝贵意见。

参 考 文 献 (References)

Doyen J T, 1982. Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera). *J. Syst. Entomol.*, 7 (2): 127–183.

Doyen J T, Lawrence J F, 1979. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera). *J. Syst. Entomol.*, 4 (4): 333–377.

Gissler G F, 1879. On the repugnatorial glands in *Eleodes*. *Psyche*, 2: 209–210.

Gissler G F, 1889. Les glands ororiferes du *Blaps mortisaga*. *La Cellule*, 5: 3–20.

Liang A P, 1993. On the phylogram Hennig 86 (Version 1.5). *J. Acta*

- Zootaxonomica Sinica.*, 18 (4): 499–502. [梁爱萍, 1993. 介绍系统发育分析计算机程序 HENNIG86 (1.5 版). 动物分类学报, 18 (4): 499–502]
- Ren G D, Bi Q X, 1996. A survey of classification research of Tenebrionidae from the world (Coleoptera). *Jour. Ningxia Agr. Coll.*, 17 (10): 71–78. [任国栋, 毕秋香. 世界拟步甲科的分类研究概况. 宁夏农学院学报, 1996, 17 (1): 71–78]
- Ren G D, Yu Y Z, 1999. The darkling beetles from deserts and semideserts of China (Coleoptera: Tenebrionidae). Baoding: Hebei University Publishing House. [任国栋, 于有志, 1999. 中国荒漠半荒漠的拟步甲科昆虫. 保定: 河北大学出版社, 1–395]
- Ren G D, Yu Y Z, Hou W J, 1999. Faunal composition distributional characters of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in desert and semidesert of China. *Journal of Hebei University* (N. S.), 19 (2): 176–183. [任国栋, 于有志, 侯文君. 中国荒漠半荒漠地区拟步甲科的区系组成和分布特点. 河北大学学报 (自然科学版), 1999, 19 (2): 176–183]
- Ren G D, Dong S H, Peng D Y, 2000. Study on the defensive glands of the genus *Blaps* Fabricius (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Hebei University* (N. S.), 20 (Suppl.): 37–45. [任国栋, 董赛红, 彭东颜, 2000. 中国琵甲属防御腺研究 (鞘翅目: 拟步甲科). 河北大学学报 (自然科学版), 20 (增刊): 37–45]
- Ren G D, Li Z, 2001. A new genus and two new species of the tribe Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) in China. *Zoological Research*, 22 (3): 310–314.
- Tschinkel W R, 1975a. A comparative study of the chemical defensive system of Tenebrionid Beetles I. Morphology of the glands. *J. Foun. Morph.*, 45: 355–370.
- Tschinkel W R, 1975b. A comparative study of the chemical defensive system of Tenebrionid Beetles: chemistry of the secretions II. *J. Insect Physiol.*, 21: 753–783.
- Tschinkel W R, Doyen J T, 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 9: 321–386.
- Watt J C, 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Jour. Zool.*, 1: 381–452.
- Williston S W, 1884. Protective secretions of species of *Eleodes*. *J. Psyche*, 4: 168.