

长壮蝎蝽假死行为的初步研究*

孟凡明^{1,2}, 梁醒财^{1**}

(1. 中国科学院昆明动物研究所, 云南昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 对长壮蝎蝽 (*Laccotrephes robustus* Stål) 成虫在水体内外的假死行为以及控制假死行为的关键部位进行了研究。结果表明: (1) 水体外假死时长明显高于水体中; (2) 对不同捕食压力的适应导致蝎蝽在水体内假死行为的差别, 并能够提高自身的适合度; (3) 蝎蝽的假死行为并不完全受脑或某一神经节控制, 胸部各体节均有独立完成假死动作的可能。

关键词: 长壮蝎蝽; 假死; 活动空间; 时长; 控制

中图分类号: Q 968.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X (2010) 02-0207-06

Thanatosis of *Laccotrephes robustus* Stål (Hemiptera: Nepidae)

MENG Fan-ming^{1,2}, LIANG Xing-cai¹

(1. Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

2. Graduate University of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: The present study dealt with the death-feigning behavior (thanatosis) of adults of *Laccotrephes robustus* Stål under different active space, and the controlling area of main body parts. The results indicated that: (1) The thanatosis duration outside water was obviously longer than that in water; (2) the adaptation to the different predation pressure possibly resulted in the behavioral difference in or outside water, which increased the fitness of *L. robustus*; (3) Thanatosis was not completely controlled by brain or one single ganglia, each segment of thorax may has ability to control death-feign.

Key words: *Laccotrephes robustus* Stål; death-feigning; thanatosis; active space; time length

假死 (拟死, death-feigning, thanatosis) 是动物在遭遇捕食者时所采取的一种防御性策略, 通常表现为突然发生的身体僵直不动。假死属于次级防御行为^[1], 这种行为广泛存在于脊椎动物^[2~4] 和无脊椎动物中。节肢动物中除蛛形纲^[5,6]、甲壳纲^[7] 有假死行为外, 昆虫纲的假死行为最为普遍, 如鞘翅目^[7~9]、鳞翅目^[10]、蜻蜓目^[11,12]、半翅目^[13,14]、直翅目^[15,16]、膜翅

目^[17,18]、竹节虫目^[19,20]等。

关于假死的行为学研究通常会考虑到两个问题, 即假死行为能否发生和发生后维持的时长。相关实验表明存在多种因素均可对这两者产生影响。日周期对甘薯小象虫 (*Cylas formicarius* Fabricius) 的影响, 表现为雄性个体的假死发生率和两性个体的假死时间在夜晚明显低于白昼^[21]。一种螳螂 (*Ranatra* sp. Fabricius) 在较高的温度和

收稿日期: 2009-04-08 修回日期: 2009-05-18

* 基金项目: “西部之光” 人才培养计划项目 (0802291081)。

作者简介: 孟凡明 (1984-), 男, 内蒙古人, 在读硕士研究生, 主要从事昆虫生态学研究。

E-mail: mengfanming1984@163.com

** 通讯作者 Corresponding author: 梁醒财 (1958-), 男, 广东人, 研究员, 主要从事昆虫学研究。

E-mail: liangxc@mail.kiz.ac.cn

光照条件下假死发生率显著下降,假死时间也缩短^[22]。生理方面,如考虑到身体大小这一因素时,绿豆象(*Callosobruchus chinensis* Linnaeus)雌性假死时间显著高于雄性^[9]。同种个体之间的假死行为也会由于遗传背景的不同而表现出明显差异^[23]。尽管国外已有学者研究过多种因素对假死行为的影响,但尚未有关于活动空间的变化与假死行为相关性的报道,而关于控制假死发生的具体部位或活动中心也没有定论。国内在假死行为方面的研究还处于空白状态。

蝎蝽科(Nepidae)昆虫,通称蝎蝽或水蝎子^[24],广泛分布于亚洲地区^[25]。该科中的很多种类既是渔业养殖中常见的害虫;同时又属于天敌昆虫,常以蚊子幼虫为食^[26,27];也常见于水体生态健康、生物多样性、水质评价等研究中^[28,29]。相对于其它种类的昆虫,蝎蝽成虫具有体型较大,假死行为发生时迅速而明显,便于实验操作和观察等优点,是研究假死行为的理想材料。HOLMES^[22]就曾观察过同科的一种螳蝽(*Ranatra* sp.)的假死行为。长壮蝎蝽(*Laccotrephes robustus* Stål)属蝎蝽科(Nepidae)壮蝎蝽属(*Laccotrephes* Stål)^[30],其成虫的活动空间包括水体外(outside water, OW)和水体中(in water, IW)两个部分。本文以长壮蝎蝽为材料,研究了不同活动空间下其假死行为的差异和造成差异的原因,以及控制假死发生的关键部位,以期今后的进一步研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

所用长壮蝎蝽取自云南省红河州绿春县,海拔 1 775 ~ 1 873 m,蝎蝽多栖息在当地农田里。捕捉到的蝎蝽放置于一个直径 130 mm,高 80 mm 的圆形容器中,容器中装入取自田里的水和淤泥。所有蝎蝽均保存于室内,温度在 22 ~ 25℃ 之间,投喂当地的一种蜜蜂作为食物。

1.2 方法

1.2.1 不同活动空间下长壮蝎蝽的假死行为

全部蝎蝽共分为两组,第 1 组用于观察水体外蝎蝽的假死行为;第 2 组用于观察蝎蝽在水中的假死行为。每组各 30 个蝎蝽,共 60 个。假死行为是通过使蝎蝽腹面朝上,用手指敲击其胸节 3 次来触发。当蝎蝽中、后足明显平伸向身体后

方并保持不动时,即可视为发生假死。假死后,立刻用秒表开始计时。假死蝎蝽的足或呼吸管偶尔会有缓慢而微小的移动,但整个身体并不恢复正常活动,则仍视为假死。只有当蝎蝽的足明显恢复活动时,可认为其已经觉醒,停止计时,记录下假死时长 T (s)。如反复多次刺激后仍不能使其假死,则记为 0 s。水体中实验部分是在直径 400 mm,高约 350 mm 的容器中进行,水体高度约为 150 mm。环境温度和水体温度在 22 ~ 25℃ 之间,实验在 11:00 ~ 15:00 之间进行。

所得原始数据用 SPSS13.0 版的 One-way ANOVA 程序计算两组结果之间的差异。

1.2.2 观察不同活动空间下鸡对长壮蝎蝽的捕食情况

以家鸡为捕食者,长壮蝎蝽为被捕食者,分别观察和记录水体内外蝎蝽被捕食的情况。温度和时间同上。

水体外试验部分:在室内随机撒上 10 粒玉米粒,将假死的蝎蝽放在玉米粒旁,然后放入家鸡,任其自由取食。如蝎蝽被吃掉,则更换另一只家鸡。如家鸡在所有玉米粒都吃完时,蝎蝽仍未被吃掉,则更换另一只家鸡和蝎蝽,并继续投喂玉米粒。共有 10 只家鸡可供更换。

水体中试验部分:将假死的蝎蝽置于一个直径 180 mm,高约 40 mm 的容器中。容器装水,水体高约 35 mm,容器底部铺有水田中的泥沙。将容器放进一个深度与容器高度相当的小坑中,使容器边沿与地面持平。在容器周围随机撒上 7 粒玉米,另外 3 粒玉米撒在该容器内。蝎蝽和家鸡的更换方式同上。

1.2.3 对假死长壮蝎蝽的切除操作

通过切除假死长壮蝎蝽身体的相关部位,来验证身体各部分对蝎蝽假死行为可能起到的控制作用。先用手指敲击蝎蝽背部,刺激其发生假死。后用锋利的剪刀,快速剪断假死中的蝎蝽。主要切除方式有 4 种,剪断处分别位于:头和前胸之间;前胸和中胸之间;中胸和后胸之间;后胸节和腹部之间。

对处理产生的前后两部分的活动情况进行详细描述。对觉醒的部分再次以手指敲击来施予机械刺激;对保持假死的部分先将其唤醒后再施予机械刺激,观察并描述其是否还能假死和动作的强度、快慢等。唤醒是通过用镊子轻捏蝎蝽的呼

吸管来进行的。主要切除部位完成后可视情况对剩下的部分进行额外的切除, 以观察该部分对假死可能起到的作用。每次进行主要切除处理前均更换新的蝎蝽, 重复 5 次, 共 20 个。

另外取 5 个蝎蝽, 依次切除口器、足部各节及呼吸管, 对其反应情况进行描述。若蝎蝽觉醒, 则再施予机械刺激, 观察其是否能假死。

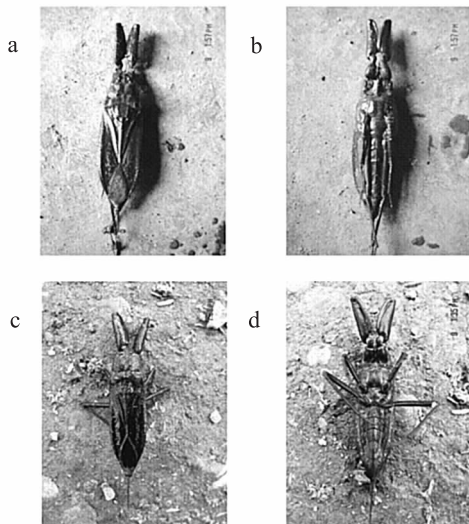
试验温度和时间同上。

2 结果与分析

2.1 长壮蝎蝽的习性及其假死行为

长壮蝎蝽成虫有时会爬上陆地, 并可做短距离飞行。但觅食、求偶、繁殖等行为都是在水体中进行。在水中时蝎蝽背面常覆盖有泥沙或苔藓, 可以起到一定的隐蔽和伪装作用。水中的蝎蝽在感受到危险时会迅速游走, 或将身体埋入泥沙中, 只露出复眼。

长壮蝎蝽的假死行为较明显, 当受到攻击时, 前足折叠平伸向前方, 中、后足平伸向后方, 肌紧张明显, 整个身体像一个小木棍 (见图 1a, b)。其姿态明显区别于死亡个体, 死亡蝎蝽肢体半松弛, 各个足的胫节微屈于腹面 (见图 1. c, d)。假死的时长 T 值存在个体差异, 从几分钟到几十分钟不等。



a,b: 假死蝎蝽背、腹面观; c,d: 死亡蝎蝽背腹面观
a, b: Dorsal and ventral views of death-feigning
c, d: Dorsal and ventral views of dead

图 1 蝎蝽的假死及死亡姿态

Fig. 1 Death-feigning and dead postures of *L. robustus*

假死的蝎蝽在无进一步刺激的情况下, 过一

段时间会觉醒, 恢复活动。也可通过轻捏呼吸管引起其觉醒。觉醒时, 通常足部先缓慢移动或弯曲, 随后全身恢复活动。如果假死时蝎蝽腹面朝上, 则觉醒后会立刻出现翻身反射。

2.2 不同活动空间下的假死

图 2 的结果显示, 蝎蝽在水体外假死 T 值明显高于水体中, 有多于 70% 个体的 T 值均超过 200 s, 最长可达 2 480. 53 s。而在水体中假死 T 值极少超过 200 s, 并且 60 个试验用蝎蝽中有 7 个个体不能进入假死状态。水体外和水体中 T 值 One-way ANOVA 分析的结果 (表 1) 表明蝎蝽在水体外和水体中两种处理下, 假死时长 T 值存在极显著差异 ($P < 0.01$)。

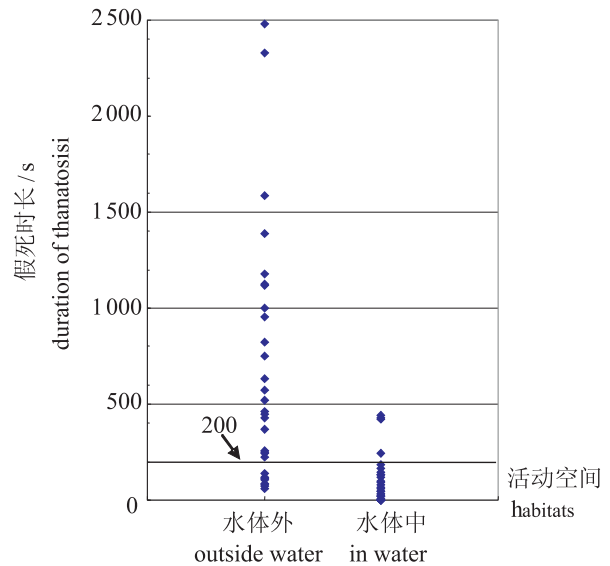


图 2 水体内外蝎蝽假死时长 T 值

Fig. 2 The effects of different habitats (OW, IW) on the thanatosis duration (T) of *L. robustus*

表 1 水体内外假死时长 T 值的一维方差分析

Tab. 1 ANOVA analysis of thanatosis duration T (OW and IW)

	水体外 OW	水体中 IW
平均值/s mean	663. 16	100. 18
差异显著性 significance test	<0. 01	

2.3 不同活动空间下蝎蝽被捕食的情况

蝎蝽在水体外: 鸡会在撒有玉米粒的区域内搜索食物, 当发现假死的蝎蝽后, 便很快将其吃掉, 然后继续寻找食物。更换新的蝎蝽和鸡后情况基本相同。10 个蝎蝽无一例外全部被鸡发现并

吃掉（见表 2）。

蝎蝽在水体内：假死的蝎蝽在被放入容器后多数会迅速觉醒，然后潜伏到水底。个别个体会用淤泥掩盖身体。鸡同样是在有玉米粒的区域内搜索食物，但始终不能发现水体中静伏的蝎蝽。甚至在鸡啄食容器中放置的玉米粒时仍然不能发现蝎蝽。更换新的蝎蝽和鸡后情况与此基本相同。10 个蝎蝽中有 7 个没有被鸡发现，另外 3 个被吃掉的蝎蝽是因为其在水体中游动，或爬到容器边缘露出水面后才被发现并吃掉。观察中发现，这 3 个个体在受到攻击时也会发生假死，但没能阻止鸡的捕食，可见鸡不是专食活食的捕食者。

表 2 水体外与水体中蝎蝽被鸡捕食的情况

Tab. 2 the results of chicken predation on *L. robustus* (OW and IW)

序号 order	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
捕食结果 水体外 OW	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
predation result 水体中 IW	○	●	○	○	○	○	●	●	○	○

注：● 蝎蝽被鸡捕食；○ 蝎蝽未被鸡捕食

Note: ● *L. robustus* was eaten by chick; ○ wasn't eaten

2.4 切除处理的结果

按剪断部位（参见表 3）：

2.4.1 剪断头部和前胸之间

蝎蝽被切下的头部无明显活动。3 个个体的后半部分仍保持假死，其它恢复活动的个体其活动失去准确性和协调性。当继续敲击胸节后全部 5 个个体仍能再次假死，但维持时间较正常时缩短，足部收缩略显松弛。额外的切除他们腹部后再次施予刺激时，胸部各足仍能表现出假死行为。

2.4.2 剪断前胸和中胸之间

有 2 个个体前半部分很快恢复活动；其它个体保持假死。当额外去除假死个体的头部后，其前足也恢复活动。全部 5 个个体后半部都觉醒，但恢复速度稍慢，活动能力有明显降低。再次受到刺激时仍表现有假死行为，但动作很慢，维持时间很短。

2.4.3 剪断中胸和后胸之间

有 4 个个体前面部分恢复活动，再施予刺激

时仍能假死，动作变缓慢，维持时间为较短；另 1 个始终保持假死。5 个个体后足均松弛弯曲，再次施予刺激时无明显反应。这可能是由于损伤过重和失去主要神经节的调控共同造成的。

2.4.4 剪断后胸和腹部之间

有 4 个个体前面部分兴奋性显著提高，各个足的摆动速度较快。另 1 个体保持假死。再施予刺激后有 3 个个体能再次假死，另 2 个始终保持较高的兴奋性，不发生假死，可能是由于脑对切除操作的刺激做出的反应过强造成的。腹部由于没有足，无法检验其是否假死，遂不再施予刺激。

另外 5 个假死中的蝎蝽无论切除口器、各个足和呼吸管都不能引起其觉醒，甚至将这些器官全部切除后仍不能引起觉醒。相反，切除部分器官后的蝎蝽仍能再次假死。

表 3 切除处理后前后两半部分的假死情况

Tab. 3 thanatosis of fore half and hind half after cutting operation

切除部位 cutting part	前半部 fore half		后半部 hind half	
	假死/个 thanatosis number	觉醒/个 arousal number	假死/个 thanatosis number	觉醒/个 arousal number
头部和前胸之间 head to prothorax	-	-	3	2
前胸和中胸之间 prothorax to mesothorax	3	2	0	5
中胸和后胸之间 mesothorax to metathorax	1	4	-	-
后胸和腹部之间 metathorax to abdomen	1	4	-	-

3 讨论

在被捕食者行为的形成过程中，捕食压力是其重要选择压力^[31]，被捕食者可以通过调节自身行为来降低捕食压力。LIMA 和 DILL^[31]认为长叶异痣螳 (*Ischnura elegans* Vanderl) 在有鱼和无鱼的水池中假死时长的显著差异具有适应性价值，与两种条件下的捕食压力相一致。BRÖNMARK 等^[14]也认为 *Velia caprai* Tamanini 在水体外和水体中假死的姿态不同可以更有效的

对付捕食者。

研究表明, 活动空间的不同对长壮蝎蝽假死时长 T 值存在显著影响, 表现为水体外的 T 值明显高于水体中。进一步分析, 两种生境中除介质本身的差别外, 当温度、光周期、光照强度等外界条件相同时, 捕食压力应该是引起长壮蝎蝽在两种生境下的假死行为出现差异的主要因素。水体外和水体中蝎蝽被捕食的结果也证明, 两种条件下的捕食压力有很大差别。在水体外, 蝎蝽突兀的外形和体色使蝎蝽容易被捕食者发现, 捕食压力较大。蝎蝽选择长时间假死, 欺骗偏好活食的捕食者, 以降低捕食压力, 提高生存几率。在水中, 蝎蝽背面覆盖的泥沙或苔藓可以起到隐蔽和伪装作用, 水面的反光和水体的折射作用也使蝎蝽不易被捕食者发现, 降低了捕食风险。所以蝎蝽缩短假死时长, 选择更有效的方式逃避捕食者。

基于以上观点, 笔者认为蝎蝽在水体内外假死行为的差别是对不同捕食压力的适应, 能够提高自身的适合度。试验所用的鸡虽然不是偏好活食的捕食者, 但从蝎蝽被攻击后会假死可以推断: 如果捕食者偏好活食, 那么脱离水体后蝎蝽的长时间假死应该可以提高其生存几率。

以前曾有学者认为脑神经节可能是双斑蟋 (*Gryllus bimaculatus*) 维持假死状态所必须的, 因为假死状态下双斑蟋在头部被冰冻后会发生迅速觉醒^[32]。但 GODDEN^[33]则认为维持假死状态的作用中心可能在胸部神经节。本实验中切除头部的长壮蝎蝽仍能假死, 说明假死行为不是完全由脑控制的, 但在正常情况下, 脑部神经节可能对假死的时长以及觉醒后的行为进行主动调节。胸部各节切除操作的结果进一步说明, 假死行为的发生也不是受某一神经节完全控制的, 胸部各体节均有独立完成假死动作的可能。头部与胸部的切除处理中也导致个别蝎蝽的觉醒, 这可能是由于处理造成的强烈刺激引起的。切除口器、足、呼吸管都不能引起蝎蝽觉醒一方面说明这些部位不是蝎蝽维持假死所必须的, 同时也说明蝎蝽可以忍受这种处理造成的刺激, 而处理意味着危险依然存在, 所以蝎蝽仍然保持假死。

关于昆虫假死行为, 今后的研究重点应该放在对假死行为相关神经的解剖学通路及其活动情

况的进一步探索, 深入了解中枢神经系统的主动调节作用。另外, 关于能量的消耗和假死行为之间的关系问题, 也值得研究。

[参考文献]

- [1] CLOUDSLEY-THOMPSON J L. Multiple factors in the evolution of animal coloration [J]. *Naturwissenschaften*, 1999, 86: 123 - 132.
- [2] ERHARD H W, MENDEL M, CHRISTIANSEN S B. Individual differences in tonic immobility may reflect behavioural strategies [J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 1999, 64: 31 - 46.
- [3] TOBLER M. Feigning death in the Central American cichlid *Parachromis friedrichsthalii* [J]. *Journal of Fish Biology*, 2005, 66: 877 - 881.
- [4] GERALD W G. Feign versus fight: influences of temperature, body size and Locomotor abilities on death feigning in neonate snakes [J]. *Animal Behaviour*, 2008, 75: 647 - 654.
- [5] BILDE T, TUNI C, ELSAYED R, et al. Death feigning in the face of sexual cannibalism [J]. *Biology Letters*, 2006, (2): 23 - 25.
- [6] WALTER D E, PROCTOR H C. Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative Acari [J]. *Experimental & Applied Acarology*, 1998, 22: 39 - 50.
- [7] BERGEY L, WEIS J S. Immobility in five species of fiddler crabs, genus *Uca* [J]. *Journal of crustacean biology*, 2006, 26 (1): 82 - 84.
- [8] CHEMSAK J A, LINSLEY E G. Death-feigning among North American Cerambycidae (Coleoptera) [J]. *The Pan-pacific Entomologist*, 1970, 46 (4): 305 - 307.
- [9] HOZUMI N, MIYATAKE T. Body-size dependent difference in death-feigning behavior of adult *Callosobruchus chinensis* [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2005, 18 (4): 557 - 566.
- [10] LARSEN T B. The art of feigning death-thanatosis in *Euploea* (Danainae) and other aposematic butterflies [J]. *Entomologist's Record*, 1991, 103: 263 - 266.
- [11] ABBOT C E. Death feigning in *Anax junius* and *Aeschna* sp. [J]. *Psyche*, 1926, 33: 8 - 10.
- [12] GYSSELS F G M, STOKS R. Threat-sensitive responses to predator attacks in a damselfly [J]. *Ethology*, 2005, 111: 411 - 423.
- [13] MALIPATLL M B, KUMAR R. Biology and immature stages of some Queensland Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera) [J]. *Journal of the Australian Entomological Society*, 1975, 14: 113 - 128.

- [14] BRÖNMARK C, MALMQVIST B, OTTO C. Anti-predator adaptations in a neustonic insect (*Velia caprai*) [J]. *Oecologia* (Berlin), 1984, 61: 189 – 191.
- [15] BURROWS M, WOLF H. Jumping and kicking in the false stick insect *Prosarthria teretirostris*: kinematics and motor control [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2002, 205: 1519 – 1530.
- [16] NISHINO H. Motor output characterizing thanatosis in the cricket *Gryllus bimaculatus* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2004, 207: 3899 – 3915.
- [17] WENSELEERS T, HART A G, RATNIEKS F L W, et al. Queen execution and caste conflict in the stingless bee *Melipona beecheii* [J]. *Ethology*, 2004, 110: 725 – 736.
- [18] KING B H, LEAICH H R. Variation in propensity to exhibit thanatosis in *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera; Pteromalidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2006, 19 (2): 241 – 249.
- [19] KREBS J R, DAVIES N B. An introduction to behavioural ecology [M]. Osney Mead, Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1981, 5.
- [20] CARLBERG U. Thanatosis and autotomy as defence in *Baculum* sp. 1 (Insecta: Phasmida) [J]. *Zoologischer Anzeiger*, 1986 (1/2), 217: 39 – 53.
- [21] MIYATAKE T. Diurnal periodicity of death-feigning in *Cylas formicarius* (Coleoptera: Brentidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2001b, 14: 421 – 431.
- [22] HOLMES S J. Death feigning in *Ranatra* [J]. *The Journal of comparative neurology and psychology*, 1906, 14: 294 – 295.
- [23] MIYATAKE T, KATAYAMAY K, TAKEDA Y, et al. Is death-feigning adaptive? Heritable variation in fitness difference of death-feigning behaviour [J]. *Proceedings of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2004, 271: 2293 – 2296.
- [24] 郑乐怡, 归鸿. 昆虫分类 [M]. 南京: 南京师范大学出版社, 1999: 486.
- [25] POLHEMUS J T, POLHEMUS D A. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater [J]. *Hydrobiologia*, 2008, 595: 379 – 391.
- [26] 路亚北. 江苏常州宜溧低山丘陵地区天敌昆虫调查初报 [J]. *四川动物*, 2004, 23 (2): 117 – 119.
- [27] 姜礼燾, 吴万夫. 水产养殖病害的综合防治技术 [J]. *农村养殖技术*, 2003, (20): 30 – 31.
- [28] 蓝宗辉. 韩江下游底栖动物的分布及其对水质的评价 [J]. *生态学杂志*, 1997, 16 (4): 24 – 28.
- [29] 罗新正, 张晓龙, 郭献军, 等. 大沽夹河生态健康的生物学评价 [J]. *环境科学研究*, 2008, 21 (4): 88 – 93.
- [30] 刘国卿, 丁建华. 中国蝎蝽总科 (半翅目: 异翅亚目) 分类研究 [C] // 李典谟. 当代昆虫学研究 – 中国昆虫学会成立 60 周年纪念大会暨学术讨论会论文集. 北京: 中国农业科技出版社, 2004: 56 – 61.
- [31] LIMA S L, DILL L M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus [J]. *Journal of Zoology*, 1990, 68: 619 – 640.
- [32] NISHINO H, SAKAI M. Behaviorally significant immobile state of so-called thanatosis in the cricket *Gryllus bimaculatus* DeGeer: its characterization, sensory mechanism and function [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 1996, 179: 613 – 624.
- [33] GODDEN D H. The motor innervation of the leg musculature and motor output during thanatosis in the stick insect *Carausius morosus* Br [J]. *Journal of Comparative Physiology*, 1972, 80: 201 – 225.