



李会娟, 杨开朗, 王倩, 温俊宝. 昆虫假死行为研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (1): 79-92.

昆虫假死行为研究进展

李会娟, 杨开朗, 王倩, 温俊宝*

(北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘要: 假死是昆虫重要的防御行为, 与生存策略密切相关。昆虫受到天敌或类似天敌的外部物理刺激时, 足、触角等附肢收缩, 强直静止, 自发进入假死状态。近年来, 昆虫假死行为相关的研究逐渐增多, 进展明显, 明确了多种昆虫假死的发生时间、发生频率、刺激方式和诱发因素等特征, 涉及臭椿沟眶象 *Eucryptorrhynchus brandti*、赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*、绿豆象 *Callosobruchus chinensis*、马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*、甘薯象甲 *Cylas formicarius*、毛健夜蛾 *Brithys crini*、长壮蝟螬 *Laccotrephes robustus* 等 40 种昆虫; 但昆虫假死行为的发生机制仍未明确。随着技术的发展, 从昆虫生理学 (生物胺)、神经生物学甚至分子生物学角度研究昆虫假死行为机制成为可能。本文总结了近年来国内外关于昆虫假死行为的研究成果, 重点介绍了昆虫假死行为发生机制方面的进展, 指出了存在的问题和今后需要进一步研究的方向。

关键词: 假死; 昆虫; 防御行为; 生物胺; 神经生物学; 机制

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 01-0079-14

Research progress in the death-feigning (thanatosis) of insect

LI Hui-Juan, YANG Kai-Lang, WANG Qian, WEN Jun-Bao* (The College of Forestry of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: The behavior of death-feigning is closely related to defense and survival strategy. Insects with death-feigning will shrink appendages and spontaneously enter a state of tonic immobility when stimulated by external physical stimuli or enemies. At present, the related research gradually increases, and the progress is great. We have a preliminary understandings of the characteristics, including duration, frequency, stimulation mode and other influencing factors. And the main research populations include *Eucryptorrhynchus brandti*, *Tribolium castaneum*, *Callosobruchus chinensis*, *Leptinotarsa decemlineata*, *Cylas formicarius*, *Brithys crini*, etc. Although the research on death-feigning has made great progress, there are still many problems to be solved, such as mechanism of death-feigning. Moreover, with the development of new technologies, we can provide new ideas for the study of death-feigning from the perspective of physiology (Biogenic amine), neurobiology and even molecular biology. This paper reviews the research progress of insect death-feigning behavior from the aspects of death-feigning characteristics, influencing factors and mechanism, and analyzing future research directions and trends, in order to provide reference for the study of death-feigning behavior.

Key words: Death-feigning; insect; defensive behavior; biogenic amine; neurobiology; mechanism

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (32071774)

作者简介: 李会娟, 女, 1993 年生, 山东菏泽人, 博士研究生, 主要从事森林昆虫学研究, E-mail: lihuij@bjfu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence: 温俊宝, 男, 博士, 教授, 主要研究方向为植物检疫、森林害虫生态调控与林木种实害虫综合管理, E-mail: wenjb@bjfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-12-11; 接受日期 Accepted: 2020-04-10

动物受到外界刺激如天敌刺激时, 会自发进入强直静止状态, 身体蜷缩静止不动呈“死亡”状, 或从原停留处落下 (Miyatake, 2001a; Ruxton, 2006), 这一现象被称为假死 (Death-feigning、Thanatosis、Tonic immobility、Animal hypnosis、Playing dead、Immobilization catatonia、Play possum) (Humphreys and Ruxton, 2018), 属于次级防御行为 (Matthews and Matthews, 2010; Ruxton *et al.*, 2018), 是先天性的, 是长期进化中保留下的适应特征 (Edmunds, 1975)。

假死行为广泛存在于动物界各个门类, 包括节肢动物门, 脊索动物门中哺乳纲、两栖纲、鱼纲、爬行纲等, 软体动物门等, 有文献记载的共 71 个物种 (见表 1)。节肢动物门中除蛛形纲和软甲纲有假死行为外, 昆虫纲中最为普遍 (Alonsozarazaga and Lyal, 1999), 有 40 种昆虫被明确报道具有假死行为, 其中鞘翅目有 22 种, 而象甲科最多, 包括甘薯象甲 *Cylas formicarius* (Acheampong and Mitchell, 2010)、松树象甲 *Hylobius abietis* (Sibul *et al.*, 2013)、臭椿沟眶象 *Eucryptorrhynchus brandti* (Li *et al.*, 2019)、沟眶象 *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* (张艳, 2015)、女贞粗腿象 *Ochyromera ligustri* (侯冬梅和涂小云,

2014)、车轴草籽象 *Tychius picirostris* (Duporte and Melville, 1916) 等。

昆虫的假死行为对提高逃逸率和存活率等有着十分重要的作用, 近年来, 逐渐受到国内外研究者的重视。本文拟综述昆虫假死行为的研究现状, 重点探讨假死行为的发生机制, 分析现存问题, 展望今后研究方向。

1 昆虫假死行为研究概况

1.1 相关文献资源和机构

从 1906 年开始, 到 2019 年 10 月, 以“假死” (Death-feigning、Thanatosis、Tonic immobility) 为关键词, 通过谷歌学术 (英文)、中国知网 (中文) 数据库共检索出 1 350 篇相关文献。深入筛选发现其中仅 279 篇涉及昆虫, 2000 年后发表的有 229 篇。进一步统计 2000 - 2019 年国内外涉及昆虫假死行为的论文 (图 1), 20 年间有 46 篇是明确研究昆虫假死行为的, 其中国内 6 篇。涉及昆虫假死行为的文献呈逐年递增趋势, 但深入研究昆虫假死行为的论文增加趋势不明显 (图 1 - a)。37 篇文章探究昆虫假死行为特征, 探索假死行为发生机制的仅 9 篇, 每年发表数量见图 1 - b。

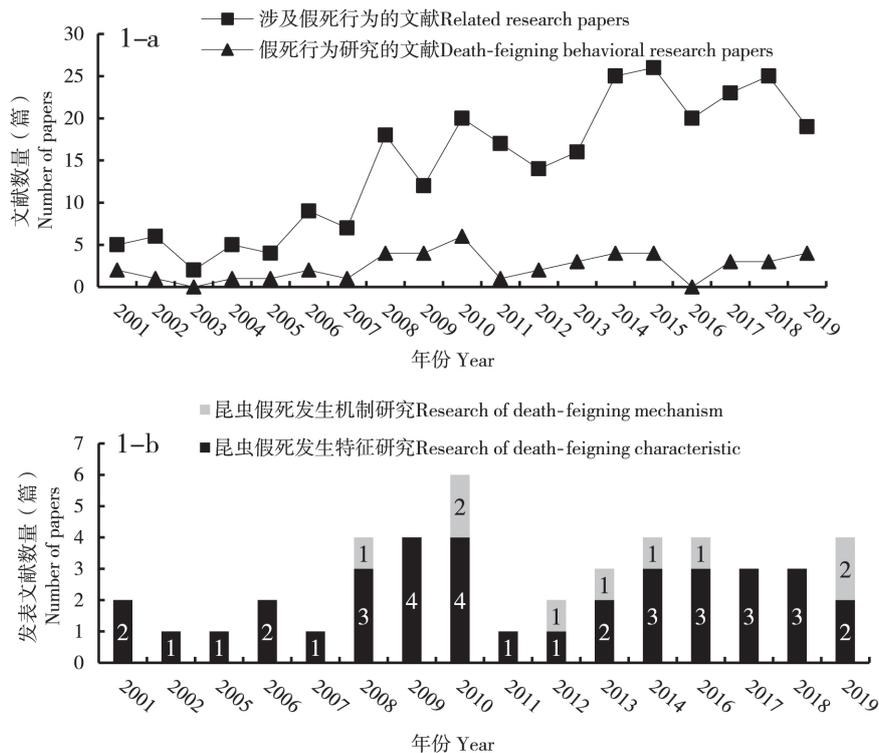


图 1 假死行为的学术论文发表情况 (1 - a, 2001 - 2019 年与假死行为研究的学术论文发生趋势; 1 - b, 昆虫中假死行为发生时间和发生机制研究内容的文献数量。)

Fig. 1 Number of papers in death-feigning (1 - a, 2001 - 2019, the trend of academic papers on the study of death-feigning behavior; 1 - b, the number of papers with different content of death-feigning in insect.)

表 1 具有假死行为的物种统计
Table 1 Data on different species that performed death – feigning behaviour

编号 Number	种 Species		分类 Classification	文献 References
1	沟眶象 <i>Eucryptorrhynchus scrobiculatus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	张艳, 2015
2	臭椿沟眶象 <i>Eucryptorrhynchus brandti</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	Li <i>et al.</i> , 2019
3	女贞粗腿象甲 <i>Ochyromera ligustri</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	侯冬梅和涂小云, 2014
4	车轴草籽象 <i>Tychius picirostris</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	Duporte and Melville, 1916
5	玉米象 <i>Sitophilus zeamais</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
6	甘薯象甲 <i>Cylas formicarius</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目锥象科 Coleoptera Brentidae	Kuriwada <i>et al.</i> , 2011
7	<i>Trigonopterus vandekampi</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	Kamp <i>et al.</i> , 2015
8	<i>Trigonopterus scharfi</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	Kamp <i>et al.</i> , 2015
9	<i>Kykliacalles roboris</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	Kamp <i>et al.</i> , 2015
10	马铃薯叶甲 <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目叶甲科 Coleoptera Chrysomelinae	Metspalu <i>et al.</i> , 2002
11	四纹豆象 <i>Callosobruchus maculatus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目豆象科 Coleoptera Bruchidae	Nakayama and Miyatake, 2009
12	绿豆象 <i>Callosobruchus chinensis</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目豆象科 Coleoptera Bruchidae	Miyatake <i>et al.</i> , 2008a
13	巴西豆象 <i>Zabrotes subfasciatus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目豆象科 Coleoptera Bruchidae	Cardoso and Santos Mendonça, 2019
14	玉米象 <i>Sitophilus granarius</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目椰象鼻虫科 Coleoptera: Dryophthoridae	Dupuy and Ramirez, 2019
15	天牛 <i>Hippopis lemniscata</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目天牛科 Coleoptera Cerambycidae	Chemsak and Linsley, 1970; Oliver, 1996
16	赤拟谷盗 <i>Tribolium castaneum</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目拟盗甲科 Coleoptera Tenebrionidae	Matsumura, 2019
17	变色斑芫菁 <i>Mylabris variabilis</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目芫菁科 Coleoptera Meloidae	Gisoni <i>et al.</i> , 2019

续表 1 Continued table 1

编号 Number	种 Species		分类 Classification	文献 References
18	绿芫菁 <i>Lydus trimaculatus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目芫菁科 Coleoptera Meloidae	Gisoni <i>et al.</i> , 2019
19	<i>Agriotes lineatus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目叩甲科 Coleoptera Elateridae	Ritter <i>et al.</i> , 2016
20	<i>A. obscurus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目叩甲科 Coleoptera Elateridae	Ritter <i>et al.</i> , 2016
21	<i>A. sordidus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目叩甲科 Coleoptera Elateridae	Ritter <i>et al.</i> , 2016
22	<i>A. ustulatus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鞘翅目叩甲科 Coleoptera Elateridae	Ritter <i>et al.</i> , 2016
23	丝棉木金星尺蛾 <i>Calospilus suspecta</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鳞翅目尺蛾科 Lepidoptera Geometridae	曹亚汝等, 2018
24	毛健夜蛾 <i>Brithys crini</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鳞翅目夜蛾科 Lepidoptera Noctuidae	朱敏等, 2016
25	幻紫斑蝶 <i>Euploea core</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鳞翅目斑蝶科 Lepidoptera Danaidae	Larsen ,1991
26	双标紫斑蝶 <i>Euploea sylvester</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	鳞翅目斑蝶科 Lepidoptera Danaidae	Larsen ,1991
27	<i>Perreyia flavipes</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	膜翅目叶蜂科 Hymenoptera Pergidae	Neves and Pie ,2017
28	意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	膜翅目蜜蜂科 Hymenoptera Apoidea	Humphreys and Ruxton ,2018
29	丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	膜翅目小蜂科 Hymenoptera Pteromalidae	King and Leaich ,2006
30	红火蚁 <i>Solenopsis invicta</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	膜翅目蚁科 Hymenoptera Formicidae	Cassill <i>et al.</i> , 2008
31	<i>Alloxysta brevis</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	膜翅目长背瘿蜂科 Charipidae	Hübner and Dettner ,2000
32	蝗虫 <i>Locustoidea</i> sp.	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	直翅目蝗科 Orthoptera Acrididae	Rogers and Simpson ,2014
33	双斑蟋 <i>Gryllus bimaculatus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	直翅目蟋蟀科 Orthoptera Gryllidae	Nishino and Sakai , 1996; Nishino ,2004
34	长壮蝻蛄 <i>Laccotrephes robustus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	半翅目蝻蛄科 Hemiptera Nepoidea	孟凡明和梁醒财, 2010
35	蝻蛄 <i>Ranatra</i> sp.	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	半翅目蝻蛄科 Hemiptera Nepoidea	Holmes ,1906; Holmes ,1916

续表 1 Continued table 1

编号 Number	种 Species		分类 Classification	文献 References
36	加州竹节虫 <i>Timema cristinae</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	竹节虫目蝻科 Phasmida Phasmidae	Farkas ,2016
37	印度竹节虫 <i>Carausius morosus</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	竹节虫目蝻科 Phasmida Phasmidae	Godden ,1972; Carlberg ,1986
38	蜻蜓 Dragonfly	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	蜻蜓目蜓总科 Odonata Aeshnoidea	Khelifa ,2017
39	螳螂 <i>Mantodea</i> sp.	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	螳螂目螳螂科 Mantodea Mantodea	Reitze and Nentwig ,1991
40	石蝇 <i>Pteronarcys dorsata</i>	节肢动物门昆虫纲 Arthropoda Insecta	襁翅目襁科 Plecoptera Perlidae	Moore and Williams ,1990
41	螨虫 Mite	节肢动物门蛛形纲 Arthropoda Arachnida	蜱螨目盾螨科 Arachnoidea Scutacaridae	Ebermann ,1991
42	奇异盗蛛 <i>Pisaura mirabilis</i>	节肢动物门蛛形纲 Arthropoda Arachnida	蜘蛛目盗蛛科 Araneae Pisauridae	Hansen <i>et al.</i> , 2008
43	蝎子 <i>Tityus pusillus</i>	节肢动物门蛛形纲 Arthropoda Arachnida	蝎目蝎科 Scorpionida Scorpionidae	Lira and Almeida ,2019
44	蟹 <i>Brachyura</i>	节肢动物门软甲纲 Arthropoda Malacostraca	十足目蟹科 Decapoda Aeglidae	Coutinho <i>et al.</i> ,2013
45	家兔 <i>Oryctolagus cuniculus</i>	脊索动物门哺乳纲 Chordata Mammalia	兔形目兔科 Lagomorpha Leporidae	Giannico <i>et al.</i> ,2014
46	负鼠 <i>Didelphinae</i> sp.	脊索动物门哺乳纲 Chordata Mammalia	负鼠目负鼠科 Didelphimorphia Didelphidae	Reebs ,2007
47	家鸡 <i>Gallus gallus var domesticus</i>	脊索动物门鸟纲 Chordata Aves	鸡形目雉科 Galliformes Phasianidae	Reebs ,2007
48	柠檬鲨 <i>Negaprion brevirostris</i>	脊索动物门软骨鱼纲 Chordata Chondrichthyes	真鲨目真鲨科 Carcharhiniformes Carcharhinidae	Brooks <i>et al.</i> ,2011
49	灰三齿鲨 <i>Triaenodon obesus</i>	脊索动物门软骨鱼纲 Chordata Osteichthyes	真鲨目真鲨科 Carcharhiniformes Carcharhinidae	Reebs ,2007
50	乌翅真鲨 <i>Carcharhinus melanoptera</i>	脊索动物门软骨鱼纲 Chordata Osteichthyes	真鲨目真鲨科 Carcharhiniformes Carcharhinidae	Henningsen ,1994; Reebs ,2007
51	虎鲨 <i>Heterodontus</i>	脊索动物门软骨鱼纲 Chordata Chondrichthyes	虎鲨目虎鲨科 Heterodontiformes Heterodontidae	Henningsen ,1994
52	地图鱼 <i>Astronotus ocellatus</i>	脊索动物门辐鳍鱼纲 Chordata Actinopterygii	鲈形目慈鲷科鲈形目 Perciformes Cichlidae	Richardson <i>et al.</i> ,1977
53	鲫鱼 <i>Carassius auratus</i>	脊索动物门硬骨鱼纲 Chordata Osteichthyes	鲤形目鲤科 Cypriniformes Cyprinidae	Richardson <i>et al.</i> ,1977

续表 1 Continued table 1

编号 Number	种 Species	分类 Classification	文献 References	
54	红翅金枪鱼 <i>Rhynchotus rufescens</i>	脊索动物门硬骨鱼纲 Chordata Osteichthyes	鲈形目鲭科 Pereiformes Scombridae	Santos <i>et al.</i> , 2019
55	<i>Adomera hylaedactyla</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
56	<i>Allobates cf. gasconi</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
57	<i>Allobates cf. trilineatus</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
58	<i>Dendropsophus acreanus</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
59	<i>Dendropsophus koechlini</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
60	<i>Dendropsophus parviceps</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
61	<i>Dendropsophus reticulatus</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
62	<i>Leptodactylus knudseni</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
63	<i>Leptodactylus leptodactyloides</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
64	<i>Leptodactylus petersii</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
65	<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
66	<i>Rhinella gr. margaritifera</i>	脊索动物门两栖纲 Chordata Amphibian	无尾目蛙科 Anura Ranidae	Jones <i>et al.</i> , 2011
67	<i>Tropidurus itambere</i>	脊索动物门爬行纲 Chordata Reptilia	蜥蜴目峭尾蜥亚科 Lacertiformes Tropidurinae	Nunes <i>et al.</i> , 2012
68	<i>Iphisa elegans</i>	脊索动物门爬行纲 Chordata Reptilia	有鳞目眼镜蜥科 Squamata Gymnophthalmidae	Narayan <i>et al.</i> , 2013
69	<i>Dendroaspis polylepis</i>	脊索动物门爬行纲 Chordata Reptilia	蛇目 Serpentifformes	Gregory <i>et al.</i> , 2007; Gerald , 2008
70	福寿螺 <i>Pomacea canaliculata</i>	软体动物门腹足纲 Mollusca Gastropoda	中腹足目瓶螺科 Mesogastrop Aillpullaridae	周淑娟等 , 2017
71	条华蜗牛 <i>Brithys crini</i>	软体动物门腹足纲 Mollusca Gastropoda	柄眼目扁蜗牛科 Stylommatophora Bradybaenidae	张民照等 , 2009

研究昆虫假死行为的机构主要在国外,如日本冈本大学进化生态学实验室、英国圣安德鲁斯大学生物学院、爱沙尼亚农业大学植物保护学院和塔尔图大学生态与地球科学研究所等。2019年北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室首次发文确认臭椿沟眶象的假死行为。

1.2 国外主要研究工作回顾

昆虫的假死行为研究最早可追溯至1906年, Holmes首次研究了几种螞蟓的假死行为并测试假死发生时间,发现温度的高低影响假死发生时间(Holmes, 1906)。

爱沙尼亚的 Metspalu 和 Krams 等人从生理方面对马铃薯叶甲 *Leptinotarsa decemlineata* 的假死行为进行了探讨,发现假死前后代谢率变化显著,正常状态下的代谢率是假死状态下的1.5倍(Metspalu et al., 2002),但未考虑虫体大小的影响,数据结果或存在争议。

英国圣安德鲁斯大学生物学院的 Ruxton 博士则从进化生态学角度认为,假死行为是一种重要的天敌防御模式,有效躲避天敌(Ruxton, 2006; Ruxton et al., 2018)。

日本冈本大学的进化生态实验室 Miyatake 等人,2001年至今共发表19余篇昆虫假死行为的论文,主要研究对象为赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*、四纹豆象 *Callosobruchus maculatus*、绿豆象 *Callosobruchus chinensis* 等仓储害虫,从验证假死行为发生特征入手,包括性别、虫体大小、饥饿、飞行力和活动力、温度、光照等方面,探究昆虫假死行为生理、基因和分子基础。他们证实假死时间在雌雄虫之间存在差异,温度影响假死发生时间,昆虫的活动力和飞行力与假死存在基因负相关性(Ohno and Miyatake, 2007; Miyatake et al., 2008b)。近年, Miyatake 等人认为假死或与脑部生物胺密切相关(Miyatake et al., 2008b; Matsumura et al., 2016),但未明确假死前后生物胺表达量是否存在差异,又从基因层面对比分析赤拟谷盗活动力与假死行为发生的联系(Uchiyama et al., 2019),开始探究假死行为的发生机制。另外, Miyatake (2019)首次从觉醒方面探究昆虫假死行为特征,发现假死过程中的赤拟谷盗受到震动会觉醒,假死时间与震动强度正相关,认为假死觉醒或有遗传基础。

国外假死行为研究已经逐渐多样化,从生理生化、基因、生态学等角度探究假死行为特征和发生机制。

1.3 国内主要研究工作回顾

2010年开始有中国学者探究昆虫的假死行为,涉及种类如长壮螞蟓 *Laccotrephes robustus* (孟凡明和梁醒财, 2010)、毛健夜蛾 *Brithys crini* (朱敏等, 2016)、丝棉木金星尺蛾 *Calospilos suspecta* (曹亚汝等, 2018)、女贞粗腿象甲(侯冬梅和涂小云, 2014)、臭椿沟眶象(Li et al., 2019)等,主要研究其假死行为特征。

孟凡明(2009)将假死行为分为3种类型,伪装死亡型假死、逃避搜捕型假死、抑制进食型假死,并认为应将假死归为拟态行为;侯冬梅等人认为假死的影响因素与背景色相关;李会娟等(2019)明确了饥饿对臭椿沟眶象假死的影响,初步完成近缘种沟眶象和臭椿沟眶象假死行为特征的对比分析。

总体来说,我国的研究工作主要探讨了昆虫假死的发生特征,起步时间晚,研究基础较薄弱。

2 昆虫假死行为特征研究

2.1 发生特征

昆虫的假死行为(Death-feigning)可以定义为:当昆虫接收到外界刺激信号后,身体各系统做出反应,呈现特定的姿态,如足或触角收缩、躯体弯曲,自发地进入强直静止的状态。昆虫假死时大脑正常支配功能不受干扰,是一种低耗能、高警惕性的防御模式,在形态和生理上与真正的死亡有着本质区别。

假死发生时,多数昆虫保持特有的假死姿态。在形态上,虫体保持僵直不动,触角和附肢强烈收缩并紧贴于身体腹面,肌肉紧张(Humphreys and Ruxton, 2018)。有的昆虫幼虫,如细胸金针虫 *Agriotes subrittatus*,假死时常弯曲身体(Ritter et al., 2016)。除此,象甲类昆虫,如臭椿沟眶象假死时喙完全收缩于胸部腹面(Li et al., 2019)。若不继续施加刺激,几分钟或十几分钟后,昆虫假死觉醒后恢复正常体态并迅速逃跑。不同昆虫之间的假死行为特征既有相似性,又有其特有的固定模式,受环境和自身因素的影响。依据动物假死发生后的形态特征,划分为蜷缩型、弯曲线型、强直型、静止型等4种类型,具体见表2。目前,昆虫的假死发生形态多为蜷缩型和弯曲线型,而强直型假死多发生在爬行类、鱼类,静止型假死多发生在鼠、穴兔类等高等哺乳动物,形态上的不同是昆虫与其他动物假死行为特征的主要差异。

表 2 不同物种的假死发生特征
Table 2 Characteristic on different species that performed death-feigning behaviour

类型 Type	发生特征 Characteristic	物种分布 Distribution	文献 References
蜷缩型 Constricting	原停留处假死, 触角、喙、足等附肢收缩并紧密贴合躯体, 多发生在有触角、附肢的昆虫。Entered death-feigning at the original stop, while the antennae, beaks, feet and other appendages of the insect contract and close to the body.	臭椿沟眶象、赤拟谷盗、绿豆象、竹节虫雌虫等。 <i>E. brandti</i> , <i>T. castaneum</i> , <i>C. chinensis</i> , <i>T. cristinae</i> female, etc.	张民照等, 2009; Farkas, 2016; Li <i>et al.</i> , 2019; Matsumura, 2019
弯曲型 Bending	主动寻求隐蔽点、弯曲虫体呈“C”形假死姿态, 多发生在昆虫幼虫。Insects actively seek hidden spots, the curved body is in a “C”-shaped death-feigning posture, and mostly in larvae.	细胸金针虫、丝棉木金星尺蛾幼虫等。 <i>A. subrittatus</i> larvae, <i>C. suspecta</i> larvae, etc.	Ritter <i>et al.</i> , 2016; 曹亚汝等, 2018
强直型 Immobility	躯体僵硬, 或四肢强直打开, 多发生在爬行类、鱼类动物。Stiff body, or rigid limbs open, mostly in reptiles and fish animals.	蜥蜴、青蛙等。 Lizard, frog, etc.	Jones <i>et al.</i> , 2011; Nunes <i>et al.</i> , 2012
静止型 Hypnosis	躯体侧翻倒地, 屏息, 保持静止, 多发生在高等哺乳动物。The body falls over, holds its breath, and stays still, mostly in higher mammals.	穴兔、鼠类等。 Rabbit, rat, etc.	Reebs, 2007; Brooks <i>et al.</i> , 2011; Giannico <i>et al.</i> , 2014

此外, 昆虫假死后的内部生理活动也有显著变化。Sibul 等人运用红外心电图和呼吸计记录松树象甲假死期间呼吸模式, 证明假死期间松树象甲依然保持标准的气体交换循环 (closed, flutter, ventilation periods, CFV cycle) (Sibul *et al.*, 2013), 但是假死结束时出现 CO₂ 爆点, 或许假死期间昆虫正常呼吸, 但假死前后的代谢有差异; 而从大脑活跃度来看, 假死状态下的动物依然保持警觉性。Davie 等人认为, 动物进入假死状态后, 假死大脑和清醒时一样活跃, 对外界时刻保持警惕 (Davie *et al.*, 1993)。或许, 假死行为仅单纯迷惑天敌, 利于逃避防御。比如, 沟眶象和臭椿沟眶象假死结束后, 迅速从侧翻假死状态恢复正常体态逃逸 (张艳, 2015)。细胸金针虫假死觉醒后, 会立即挖掘掩埋自身虫体, 躲避天敌 (Ritter *et al.*, 2016)。

2.2 发生强度

关于假死行为发生的程度, 前人多用假死强度 (Death-feigning intensity) 一词描述 (Ohno and Miyatake, 2007), 主要由假死发生时间和假死频率

定量评估。已知的昆虫假死发生强度如表 3 所示, 不同物种之间的假死发生时间和频率差异较大。Matsumura 等人认为不同物种甚至是同一物种雌雄间出现的假死强度变异现象或可用假死深度 (Depth of death feigning) 解释 (Matsumura *et al.*, 2016), 但未具体证实这一定义。

2.3 诱发因素

假死行为可由多种方式诱发, 如触觉、视觉、听觉或混合刺激。不同物种具有不同的效应刺激方式, 如光束可以引发马铃薯叶甲的假死行为, 声波刺激双斑蟋发生假死反应 (Nishino and Sakai, 1996; Metspalu *et al.*, 2002); 意大利蜜蜂受到一定频率的声波刺激后会假死 (Acheampong and Mitchell, 2010); 高温可诱发负子蝽假死行为发生 (Holmes, 1906)。但是, 多数昆虫均可用镊子触碰腹部产生机械刺激达到假死状态, 包括臭椿沟眶象、沟眶象、甘薯象甲、绿豆象、四纹豆象和赤拟谷盗等 (Li *et al.*, 2019; Miyatake *et al.*, 2019)。假死行为最直接有效的诱发因素或是机械刺激。

表 3 不同昆虫的假死发生强度
Table 3 Death-feigning intensity of different insects

物种 Species	分类 Classification	假死时间 (s) Death-feigning duration	假死频率 Death-feigning frequency	假死方式或触碰点 Death-feigning stimulation points	文献 References
加州竹节虫 <i>Timema cristinae</i>	竹节虫目 Phasmida	几小时	0.56	身体 Body	Farkas, 2016
甘薯象甲 <i>Cylas formicarius</i>	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	7-200	0.80	身体 Body	Kuriwada <i>et al.</i> , 2009
马铃薯叶甲 <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	鞘翅目叶甲科 Coleoptera Chrysomelinae	180~3600	-	光照 Light	Metspalu <i>et al.</i> , 2002
蝟蝽 <i>Ranatra</i> sp.	半翅目蝟蝽科 Hemiptera Nepoidae	2-400	-	身体 Body	Holmes, 1906
长壮蝟蝽 <i>Laccotrepes robustus</i>	半翅目蝟蝽科 Hemiptera Nepoidae	663.16	-	胸腹板 Pectoral plate	孟凡明和梁醒财, 2010
赤拟谷盗 <i>Tribolium castaneum</i>	鞘翅目拟盗甲科 Coleoptera Tenebrionidae	500	0.80	腹部 Abdomen	Ohno and Miyatake, 2007
巴西豆象 <i>Zabrotes subfasciatus</i>	鞘翅目豆象科 Coleoptera Bruchidae	300	0.49	腹部 Abdomen	Cardoso and Santos Mendonça, 2019
双斑蟋 <i>Gryllus bimaculatus</i>	直翅目蟋蟀科 Orthoptera Gryllidae	120~240	-	前足和前胸背板 Foreleg and Protergum	Nishino and Sakai, 1996
沟眶象 <i>Eucryptorrhynchus scrobiculatus</i>	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	163.62	0.97	后胸腹板 Metasternum	李会娟, 未发表数据
臭椿沟眶象 <i>Eucryptorrhynchus brandti</i>	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	123.88	0.91	后胸腹板 Metasternum	Li <i>et al.</i> , 2019
毛健夜蛾幼虫 <i>Brithys crini</i>	鳞翅目夜蛾科 Lepidoptera Noctuidae	97.40	1	身体 Body	朱敏等, 2016
四纹豆象 <i>Callosobruchus maculatus</i>	鞘翅目豆象科 Coleoptera Bruchidae	90	0.4	-	Miyatake <i>et al.</i> , 2008a
绿豆象雄虫 <i>Callosobruchus chinensis</i>	鞘翅目豆象科 Coleoptera Bruchidae	53.14	0.92	腹部 Abdomen	Naofumi Hozum, 2005; Miyatake <i>et al.</i> , 2008a
绿豆象雌虫 <i>Callosobruchus chinensis</i>	鞘翅目豆象科 Coleoptera Bruchidae	86.45	0.98	腹部 Abdomen	Naofumi Hozum, 2005; Miyatake <i>et al.</i> , 2008a
车轴草籽象 <i>Tychius picirostris</i>	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	85.10	-	-	Duporte and Melville, 1916
丝棉木金星尺蛾 <i>Calospilos suspecta</i>	鳞翅目尺蛾科 Lepidoptera Geometridae	72.87	0.75	身体 Body	曹亚汝等, 2018
女贞粗腿象甲 <i>Ochyromera ligustri</i>	鞘翅目象甲科 Coleoptera Curculionidae	45.19	0.9	后背 Back	侯冬梅和涂小云, 2014
意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	膜翅目蜜蜂科 Hymenoptera Apoidea	-	-	声波 Sound	Acheampong and Mitchell, 2010

2.4 影响因素

不同昆虫之间的假死行为特征既有相似性, 又有其特有的固定模式, 受环境和自身因素的影响 (Humphreys and Ruxton, 2018)。环境中的背景颜色可影响丽蝇蛹集金小蜂雌蜂的假死, 毛健夜蛾幼虫和女贞粗腿象甲的假死发生率在红、黄、绿背景下有显著差异 (侯冬梅和涂小云, 2014; 朱敏等, 2016); 四纹豆象和绿豆象在高温环境下减弱假死发生频率, 假死发生时间与温度负相关 (Hozumi and Miyatake, 2005); 而低频的声音刺激可以减弱沟眶象和臭椿沟眶象的假死发生时间 (李会娟, 未发表数据)。

昆虫自身内部影响因素包括性别、体重或虫体大小、龄期、饥饿程度等 (Yasuda, 1998; Ritter *et al.*, 2016)。绿豆象中, 虫体大小与假死时间显著相关 (Hozumi and Miyatake, 2005), 且雌性假死时间显著低于雄性。然而, 四纹豆象的假死时间雌性高于雄性 (Miyatake *et al.*, 2008a)。加州竹节虫 *Timema cristinae* 假死行为也受虫体大小影响, 且日龄低的竹节虫较日龄高的竹节虫易假死 (Farkas, 2016)。饥饿是一种重要的内部生理影响因素, Miyatake 等人在甘薯小象甲饥饿试验中发现, 饥饿处理的甘薯象甲的假死比例显著低于未饥饿处理组, 且雌虫的假死时间长于雄虫 (Miyatake, 2001b), 此外饥饿的臭椿沟眶象假死发生频率随饥饿时间的增加而降低 (Li *et al.*, 2019)。

综上所述, 昆虫假死行为的诱发和影响因素, 主要有机械刺激、光照、声音、温度、背景色以及虫体自身条件等。明确参与调节昆虫假死行为的因素, 利于假死行为的定性分析, 为进一步的发生机制研究奠定基础。

3 昆虫假死行为发生机制研究

当前昆虫假死行为研究多集中于假死行为的发生特征、诱发因素, 与发生机制相关的生理生化、神经生物学、基因层面等的研究不足, 尚无法详细解释昆虫假死行为发生机制。

不同物种具有不同假死诱发因素, 且假死行为为不同物种甚至个体间差异显著, 导致宏观假死行为研究较难控制变量, 试验繁琐复杂, 工作量大。近年来, 生理学、神经生物学和分子生物学层面的技术手段逐渐成熟, 为揭秘昆虫假死行为的发生机制提供了条件。

3.1 激素调控

在无脊椎动物中, 生物胺是一类非肽类神经激素, 在调控感觉器官、影响中央神经系统的状态与起始行为的改变上扮演了相当重要的角色 (Pirri *et al.*, 2009), 最常见的 5 种生物胺是章鱼胺 (Octopamine, OA), 酪胺 (Tyramine, TA), 多巴胺 (Dopamine, DA) 以及 5-羟色胺 (Serotonin, 5HT) 和组胺 (Histamine)。许多研究发现昆虫在不同的外界刺激下, 体内的生物胺浓度会有显著变化。例如, 当柞蚕 *Antheraea pernyi* 受到外界刺激时, 章鱼胺会促进昆虫的脂肪体进行糖解作用, 使血液中的海藻糖浓度上升, 以满足能量需求应付紧急的逆境状况 (潘灿平等, 2005)。热刺激处理下, 果蝇 *Drosophila virilis*、蝗虫 *Schistocerca gregaria* 与美洲蜚蠊 *Periplaneta americana* 体内的章鱼胺显著上升 (Davenport and Evans, 2010; Ma *et al.*, 2015)。

假死行为是大多数昆虫重要的应激反应, 然而, 这一行为是否受生物胺调控依然未知。Miyatke (2008) 检测到了赤拟谷盗脑部生物胺表达量变化活跃度高的两个种群假死状态下的多巴胺表达量变化有差异, 活跃度大的赤拟谷盗多巴胺含量低; Nakayama (2012) 和 Uchiyama (2019) 经过实验获得了类似结果, 假死时间长的赤拟谷盗脑内多巴胺含量低。但是, Matsumura (2016) 年测定了赤拟谷盗脑部 4 种生物胺 (章鱼胺、多巴胺、5-羟色胺、N 乙酰碱胺), 未发现生物胺和活跃度有相关性。

生物胺及其受体是否对假死行为有调控作用 (Miyatake *et al.*, 2008b), 为假死行为发生机制的研究提供了新思路。目前, 已经在很多昆虫中克隆到了编码章鱼胺受体 OARs (Octopamine receptors) 和酪胺受体 TARs (Tyramine receptors) 的核苷酸序列, 包括黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* (Robyn and Schafer, 2009; Claßen and Scholz, 2018) 等。该类受体调控生物体多种至关重要的生理学功能, 关于其分子生物学特性以及药剂靶标潜力的研究颇多。如果找出假死行为和生物胺的联系, 克隆出其受体基因, 从基因层面探索假死的发生机制, 必将是一项重要突破。

3.2 神经调控

关于昆虫假死行为的神经调节作用的研究, 一直未有较大进展。昆虫中, 切除车轴草籽象头部后, 虫体不发生假死 (Duporte and Melville,

1916), 但这无法充分证明假死由神经中枢调控; 又或许昆虫中的剑鞘器 (FCOs) 直接参与了假死刺激的诱导 (Nishino and Sakai, 1996; 孟凡明和梁醒财, 2009), 但与之相关的神经中枢的活动情况较模糊。

然而, 在以黑鲨等其他物种为研究对象的实验中, 认为交感神经系统 (VVS) 或副交感神经系统主要参与调控 (Klemm, 1977; Davie *et al.*, 1993; Alboni *et al.*, 2008)。此外, 基于光遗传学和电生理学研究, 已验证 SC-丘脑枕核 (Pulvinar nucleus) -杏仁核 (Amygdala) 皮层下通路介导小鼠的假死反应 (Wei *et al.*, 2015; Münch *et al.*, 2020), 详细解析了假死行为发生时的特定神经元的细胞机制及神经环路机制。这些关于假死行为的神经生物学研究可为从脑神经层面探讨昆虫假死行为神经调控机制提供思路启发和理论参考, 有助于进一步分析昆虫假死行为发生机制。

3.3 遗传基础

假死行为同其他行为 (捕食、交配、产卵等) 相同, 均具有遗传基础 (Miyatake *et al.*, 2008a; Miyatake *et al.*, 2019), 其行为特征同时受到遗传和环境两方面的影响 (Nakayama and Miyatake, 2009; Nakayama and Miyatake, 2010)。Miyatake 等人的人工选择实验中, 实验室培养 8 代以上的绿豆象和赤拟谷盗, 和不同地域采集的绿豆象对比实验中, 假死特性、飞行能力和假死强度的负相关性大体一致, 表明假死具有遗传性 (Ohno and Miyatake, 2007; Matsumura *et al.*, 2016), 从基因层面探索昆虫假死行为或是今后研究的必由之路。

不同物种之间的假死强度有很大的不同, 如假死时间普遍有差异, 假死时间几秒到几小时不等。竹节虫可以伪装小树枝几个小时, 负子蝻假死时间也长达 1 h, 而长蝻科的若虫仅有几秒的假死 (孟凡明和梁醒财, 2010; Farkas, 2016)。同种昆虫不同个体间的假死时间也存在差异, 甘薯象甲雌虫假死 12 min, 雄虫 18 ~ 25 min, 其原因可能是假死异源进化 (孟凡明和梁醒财, 2009; Ritter *et al.*, 2016)。

截止目前, 国内外尚无关于假死行为和遗传进化关系的明确报道。

4 结语与展望

4.1 小结

假死行为是昆虫重要的反捕食防御行为, 和

生存策略密切相关。近年来, 与昆虫假死行为相关的研究逐渐增多, 明确了多种昆虫的发生时间、发生频率、刺激方式和诱发因素等特征; 但昆虫假死行为的发生机制仍未明确。关于假死行为研究的存在问题总结如下:

具有假死现象的昆虫种类多但被深入研究种类少: 自然界中, 有大量昆虫存在假死行为。目前的研究对象仅有赤拟谷盗、甘薯象甲、绿豆象、臭椿沟眶象等 40 余种。研究更多具有假死行为的昆虫, 将有助于深入理解昆虫假死行为的特点和发生机制。如何解释昆虫假死行为的普遍性, 仍是一项挑战。

研究层次不高: 当前研究多集中于昆虫假死行为的发生特征, 包括假死强度、诱发因素等, 很少涉及研究假死发生机制。常规行为分析手段, 比如直接观察、基础行为实验是第一个研究层次, 初步解释假死昆虫行为发生反应的基础特征。然而, 每一次假死行为, 都需要虫体各个系统的互相协调, 从而实现假死的发生。从虫体内外系统研究假死行为的发生是第二个研究层次, 如外界因素光照、温度、声音、背景色等, 到内部因素如虫体大小、雌雄、饥饿探究假死发生的影响, 目前多数研究集中在这个层次。运用生理学、神经生物学、分子生物学的技术手段, 从生理生化甚至基因层次探究假死行为的发生是第三个研究层次, 但鲜有涉及。

研究学者少: 关于昆虫的假死行为研究已取得较大进展, 但研究学者较少, 导致仍有很多基础科学问题尚未涉及, 如已知明确具有假死行为的昆虫仅几十种, 必然低于自然界中的实际物种数量; 赤拟谷盗、绿豆象、竹节虫、臭椿沟眶象等昆虫, 有的假死时间最长可达几小时, 有的仅几分钟, 差异显著。总之, 不经大量试验验证, 无法直接断言物种是否具有假死行为, 其发生机制如何。但是, 实际上至今未有理论指导如何直接断定哪种昆虫偏好假死, 哪种昆虫不喜假死, 哪种昆虫干脆拒绝假死。假死作为昆虫重要的防御行为, 希望今后更多的研究学者探索其中奥秘。

4.2 展望

哺乳类、鱼类、鸟类等假死行为的诱发同样受机械刺激、温度、声音等, 但是没有明显的假死姿态, 较难从外观直接判断是否假死, 且实验操作较复杂。与之相比, 昆虫的假死行为相对简单, 易在实验室进行操作, 了解昆虫的假死行为发生特征和机制, 有助于深度解析其他动物的假

死行为。不同昆虫的假死状态相似，均静止不动，然而即使同一物种间的昆虫，假死发生时间出现较大差异，因此以多种昆虫为对象，对比不同物种的假死行为，有助于深入理解假死行为的发生特征。而假死行为降低被捕食率、增加逃逸率、提高自身适合度，和生存策略有密切联系，未来从进化生态学角度研究假死行为发生和生存策略之间的联系也很有价值。另外，具有假死行为昆虫，如臭椿沟眶象、甘薯甲虫、尺蠖 *Geometridae*、赤拟谷盗等，是重要的林业和农业害虫，对我国的农林生产和社会经济造成严重损失。文献报道利用昆虫假死或可防治害虫（张霞等，2001；张民照等，2009），如通过全基因转录组分析和 RNAi 干扰技术筛选与假死行为相关的基因，开发调控剂，干扰这类害虫的生理和行为，达到防治目的。还有学者提出，未来或可人为控制假死发生时间，进行活体运输（Brooks *et al.*，2011）。Claudia 等认为细胸金针虫近缘种间假死时间差异显著，可用于分类鉴定（Farkas，2016；Ritter *et al.*，2016）。

近几年，现代新技术的发展开辟了昆虫假死行为发生机制的研究新途径，利用纳米级电镜和 CT 可以探索感器分布脑结构等与假死行为神经控制相关的组织，LC-MS/MS、RNAi 干扰以及基因编辑等新技术实现了从生理学和分子生物学角度探索基因对假死行为的调控的可能。综合运用生理学、神经生物学、分子生物学的技术手段，从假死行为的发生特征入手，重点阐述假死行为发生时的各系统内分泌激素和各组织器官间的基因转录、蛋白质翻译的变化，以及各神经系统之间的调节机制，并深入探索这一行为的遗传进化基础，相信不久将来假死行为的发生机制最终会被揭晓。

参考文献 (References)

- Acheampong S, Mitchell BK. Quiescence in the colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2010, 82 (1): 83–89.
- Alboni P, Alboni M, Bertorelle G. The origin of vasovagal syncope: To protect the heart or to escape predation? [J]. *Clinical Autonomic Research*, 2008, 18 (4): 170–178.
- Alonsozarazaga MA, Lyal GHC. A world catalogue of families and genera of Curculionioidea (Insecta: Coleoptera) (Excepting Scolytidae and Platypodidae) [J]. *Zarazaga*, 1999, 21–31.
- Brooks EJ, Sloman KA, Liss S, *et al.* The stress physiology of extended duration tonic immobility in the juvenile lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey 1868) [J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2011, 409 (1–2): 351–360.
- Cao YR, Lin Q, Cheng WM, *et al.* Preliminary study on thanatosis of *Calospilos suspecta* larvae [J]. *Biological Disaster Science*, 2018, 41 (1): 48–51. [曹亚汝, 林青青, 陈文美等. 丝棉木金星尺蛾幼虫假死行为初步研究 [J]. *生物灾害科学*, 2018, 41 (1): 48–51]
- Cardoso JCF, Mendonça J. The trade-off between fleeing and tonic immobility behaviors in an ectothermic animal [J]. *Acta Ethologica*, 2019, 22 (2): 129–134.
- Carlberg U. Thanatosis and autotomy as defence in *Baculum* sp. (Insecta: Phasmida) [J]. *Zoologischer Anzeiger*, 1986, 217: 37–59.
- Carvalho GA, Ayres L, Araujo PB, *et al.* Pleiotropic impact of endosymbiont load and co-occurrence in the maize weevil *Sitophilus zeamais* [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (10): 111396–111396.
- Cassill D, Vo K, Becker B. Young fire ant workers feign death and survive aggressive neighbors [J]. *Die Naturwissenschaften*, 2008, 95: 617–24.
- Chemsak JA, Linsley EG. Death-feigning among North American Cerambycidae (Coleoptera) [J]. *Pan. Pacific. Entomol.*, 2013, 305–307.
- Claßen G, Scholz. Octopamine shifts the behavioral response from indecision to approach or aversion in *Drosophila melanogaster* [J]. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2018, 12.
- Coutinho C, Ayres-Peres L, Araujo PB, *et al.* Thanatosis in freshwater anomurans (Decapoda: Aegliidae) [J]. *Journal of Natural History*, 2013, 47 (41–42): 2623–2632.
- Davenport AP, Evans PD. Changes in haemolymph octopamine levels associated with food deprivation in the locust, *Schistocerca gregaria* [J]. *Physiological Entomology*, 2010, 9 (3): 269–274.
- Davie PS, Franklin CE, Grigg GC. Blood pressure and heart rate during tonic immobility in the black tipped reef shark, *Carcharhinus melanoptera* [J]. *Fish Physiology & Biochemistry*, 1993, 12 (2): 95–100.
- Duporte Melville E. Death feigning reactions in *Tychius picirostris* [J]. *Journal of Animal Behavior*, 1916, 6 (2): 138–149.
- Dupuy MM, Ramirez RA. Consumptive and non-consumptive effects of predatory arthropods on billbug (Coleoptera: Dryophthoridae) pests in turfgrass [J]. *Biological Control*, 2019, 129: 136–147.
- Ebermann E. Thanatosis or Feigning Death in Mites of the Family Scutacaridae [M]. Berlin: Springer Netherlands, 1991: 120–123.
- Edmunds M. Strategies of prey. (book reviews: defence in animals. a survey of anti-predator defences) [J]. *Science*, 1975, 188: 1105–1106.
- Farkas TE. Body size, not maladaptive gene flow, explains death-feigning behaviour in *Timema cristinae* stick insects [J]. *Evolutionary Ecology*, 2016, 30 (4): 623–634.
- Gerald GW. Feign versus flight: Influences of temperature, body size and locomotor abilities on death feigning in neonate snakes [J]. *Animal Behaviour*, 2008, 75 (2): 647–654.
- Giannico AT, Lima L, Lange RR, *et al.* Proven cardiac changes during death-feigning (tonic immobility) in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 2014,

- 200 (4): 305.
- Gisondi S, Gasperi T, Roma E, *et al.* Cantharidin content in two Mediterranean species of blister beetles, *Lydus trimaculatus* and *Mylabris variabilis* (Coleoptera: Meloidae) [J]. *Entomological Science*, 2019, 22 (3): 258–263.
- Godden DH. 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 (2): 201–225.
- Hansen LS, Gonzales SF, Toft S, *et al.* Thanatosis as an adaptive male mating strategy in the nuptial gift-giving spider *Pisaura mirabilis* [J]. *Behavioral Ecology*, 2008, 19 (3): 546–551.
- Henningsson AD. Tonic immobility in 12 elasmobranchs: Use as an aid in captive husbandry [J]. *Zoo Biology*, 1994, 13 (4): 325–332.
- Holmes SJ. The instinct of feigning death [J]. *Nature*, 1916, 197–218.
- Holmes SJ. Death feigning in *Ranatra* [J]. *Journal of Comparative Neurology & Psychology*, 1906, 16 (16): 200–216.
- Hou DM, Tu XY. Preliminary study on thanatosis of *Ochyromera ligustri* [J]. *Biological Disaster Science*, 2014, 1: 56–59. [侯冬梅, 涂小云. 女贞粗腿象甲假死行为的初步研究 [J]. 生物灾害科学, 2014, 1: 56–59]
- 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.
- Hübner G, Dettner K. Hyperparasitoid defense strategies against spiders: The role of chemical and morphological protection [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2000, 97 (1): 67–74.
- Humphreys RK, Ruxton GD. A review of thanatosis (death feigning) as an anti-predator behaviour [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2018, 72 (2): 22.
- Jones TC, Akoury TS, Hauser CK, *et al.* Octopamine and serotonin have opposite effects on antipredator behavior in the orb-weaving spider, *Larinioides cornutus* [J]. *Neuroethology Sensory Neural & Behavioral Physiology*, 2011, 197 (8): 19–25.
- Kamp T, Cecilia A. Comparative thorax morphology of death-feigning flightless cryptorhynchine weevils (Coleoptera: Curculionidae) based on 3D reconstructions [J]. *Arthropod Structure & Development*, 2015, 44 (6, Part A): 509–523.
- Khelifa R. Faking death to avoid male coercion: Extreme sexual conflict resolution in a dragonfly [J]. *Ecology*, 2017, 98: 1724–1726.
- King BH, Leach HR. Variation in propensity to exhibit thanatosis in *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2006, 19 (2): 241.
- Klemm WR. Identity of sensory and motor systems that are critical to the immobility reflex (“Animal Hypnosis”) [J]. *Psychological Record*, 1977, 27 (1): 145–159.
- Kuriwada T, Kumano N, Shiromoto K, *et al.* Age dependent investment in death-feigning behaviour in the sweetpotato weevil *Cylas formicarius* [J]. *Physiological Entomology*, 2011, 36 (2): 149–154.
- Kuriwada T, Kumano N, Shiromoto K, *et al.* Copulation reduces the duration of death-feigning behaviour in the sweet potato weevil, *Cylas formicarius* [J]. *Animal Behaviour*, 2009, 78 (5): 1145–1151.
- Larsen TB. The art of feigning death – thanatosis in *Euploea* and other aposematic butterflies [J]. *Entomol. Rec.*, 1991, 103: 263–266.
- Li HJ, Zhang GY, Wen JB, *et al.* Effects of starvation on death-feigning in adult *Eucryptorrhynchus brandti* (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *Ethology*, 2019, 125 (9): 645–651.
- Lira AF, Almeida FM. Reaction under the risk of predation: Effects of age and sexual plasticity on defensive behavior in scorpion *Tityus pusillus* (Scorpiones: Buthidae) [J]. *Journal of Ethology*, 2019, 1–7.
- Ma Z, Guo X, Lei H, *et al.* Octopamine and tyramine respectively regulate attractive and repulsive behavior in locust phase changes [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8036.
- Matsumura K, Sasaki K, Miyatake T. Correlated responses in death-feigning behavior, activity, and brain biogenic amine expression in red flour beetle *Tribolium castaneum* strains selected for walking distance [J]. *Journal of Ethology*, 2016, 34 (2): 97–105.
- Matsumura KM. Influence of artificial selection for duration of death feigning on pre- and post-copulatory traits in male *Tribolium castaneum* [J]. *Journal of Ethology*, 2019, 265–270.
- Matthews RW, Matthews JR. Insect behavior [J]. *Quarterly Review of Biology*, 2010, 49 (3): 154.
- Meng F, Liang XC. Thanatosis of *Laccotrepes robustus* (Hemiptera: Nepidae) [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 2010, 25 (2): 207–212. [孟凡明, 梁醒财. 长壮蝽蟊假死行为的初步研究 [J]. 云南农业大学学报, 2010, 25 (2): 207–212]
- Meng FM, Liang XC. Research history and current situations of feigning death in insects [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2009, 46 (6): 985–991. [孟凡明, 梁醒财. 昆虫假死行为研究历史及现状 [J]. 应用昆虫学报, 2009, 46 (6): 985–991]
- Metspalu L, Kuusik A, Hiiesaar K. Tonic immobility in adult colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) evoked by mechanical and optical stimuli [J]. *European Journal of Entomology*, 2002, 99 (99): 215–219.
- Miyatake T, Matsumura K, Kitayama R, *et al.* Arousal from tonic immobility by vibration stimulus [J]. *Behavior Genetics*, 2019, 49 (5): 478–483.
- Miyatake T, Tabuchi K, Sasaki K, *et al.* Pleiotropic antipredator strategies, fleeing and feigning death, correlated with dopamine levels in *Tribolium castaneum* [J]. *Animal Behaviour*, 2008b, 75 (1): 113–121.
- Miyatake T, Okada K, Harano T. Negative relationship between ambient temperature and death-feigning intensity in adult *Callosobruchus maculatus* and *Callosobruchus chinensis* [J]. *Physiological Entomology*, 2008a, 33 (1): 83–88.
- Miyatake T. Diurnal periodicity of death-feigning in *Cylas formicarius* (Coleoptera: Brentidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2001a, 14 (4): 421–432.
- Miyatake T. Effects of starvation on death-feigning in adults of *Cylas formicarius* (Coleoptera: Brentidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2001b, 94 (4): 612–616.
- Moore K, Williams D. Novel strategies in the complex defense repertoire of a stonefly (*Pteronarcys dorsata*) nymph [J]. *Oikos*, 1990, 57:

- 49.
- Münch D , Ezra - Nevo G , Francisco AP , *et al.* Nutrient homeostasis — translating internal states to behavior [J]. *Current Opinion in Neurobiology* , 2020 , 60: 67 - 75.
- Nakayama S , Miyatake T. A behavioral syndrome in the adzuki bean beetle: Genetic correlation among death feigning , activity , and mating behavior [J]. *Ethology* , 2010 , 116 (2) : 108 - 112.
- Nakayama S , Miyatake T. Positive genetic correlations between life - history traits and death - feigning behavior in adzuki bean beetle (*Callosobruchus chinensis*) [J]. *Evolutionary Ecology* , 2009 , 23 (5) : 711.
- Narayan EJ , Cockrem JF , Hero JM. Sight of a predator induces a corticosterone stress response and generates fear in an amphibian [J]. *PLoS ONE* , 2013 , 8 (8) : 73564.
- Neves FM , Pie MR. On the adult behavioral repertoire of the sawfly *Perreyia flavipes* Konow , 1899 (Hymenoptera: Pergidae) : Movement , mating , and thanatosis [J]. *Neotropical Entomology* , 2017 , 47 (8) : 1 - 7.
- 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 (5) : 613 - 624.
- Nunes JVE , Elisei T , Sousa BM. Anti - predator behaviour in the Brazilian lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) on a rocky outcrop [J]. *Herpetological Bulletin* , 2012 , 22 - 28.
- Ohno T , Miyatake T. Drop or fly? Negative genetic correlation between death-feigning intensity and flying ability as alternative anti-predator strategies [J]. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* , 2007 , 274 (1609) : 555.
- Oliver MK. Death-feigning observed in *Hippopsis lemniscata* (Fabricius) (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Coleopterists Bulletin* , 1996 , 50 (2) : 160 - 161.
- Pan CP , Li WX , Zang LJ , *et al.* Distribution , function and reasearch progress of octopamine in insects [J]. *Chinese Bulletin of Entomology* , 2005 , 42 (4) : 369 - 374. [潘灿平 , 李维喜 , 张卢军等 . 昆虫体内章鱼胺的分布、功能及其研究进展 [J]. 应用昆虫学报 , 2005 , 42 (4) : 369 - 374]
- Pirri JK , Mcpherson AD , Donnelly JL , *et al.* A tyramine-gated chloride channel coordinates distinct motor programs of a *Caenorhabditis elegans* escape response [J]. *Neuron* , 2009 , 62 (4) : 526.
- Reebs SG. Fishes feigning death. www.howfishbehave.ca , 2007 , 1 - 4.
- Reitze M , Nentwig W. Comparative investigations into the feeding ecology of six Mantodea species [J]. *Oecologia* , 1991 , 86 (4) : 568 - 574.
- Richardson EJ , Shumaker MJ , Harvey ER. The effects of stimulus presentation during cataleptic , restrained , and free swimming states on avoidance conditioning of goldfish (*Carassius auratus*) [J]. *Psychological Record* , 1977 , 27 (1) : 63 - 75.
- Ritter C , Mol FD , Richter E , *et al.* Antipredator behavioral traits of some agriotes wireworms (Coleoptera: Elateridae) and their potential implications for species identification [J]. *Journal of Insect Behavior* , 2016 , 29 (2) : 1 - 19.
- Robyn B , Schafer WR. Tyramine: A new receptor and a new role at the synapse [J]. *Neuron* , 2009 , 62 (4) : 458 - 460.
- Rogers SM , Simpson SJ. Thanatosis [J]. *Current Biology* , 2014 , 24 (21) : 1031 - 1033.
- Ruxton G , William A , Thomas NS , Michael S. Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis , Aposematism , and Mimicry [M]. New York: Oxford University Press , 2018.
- Ruxton G. Behavioural ecology: Grasshoppers don't play possum [J]. *Nature* , 2006 , 440 (7086) : 880.
- Santos DD , Neto FA , Santos DA , *et al.* Genetic parameters for tonic immobility , body weight , and morphological traits of the red - winged tinamou (*Rhynchotus rufescens*) [J]. *Tropical Animal Health and Production* , 2019 , 52 (1) : 243 - 247.
- Sibul I , Kuusik A , Voolma K. Patterns in abdominal pumping , miniature inspirations and heartbeats simultaneously recorded during cyclical gas exchange in adult *Hylobius abietis* (Coleoptera: Curculionidae) using a respirometer and IR actographs [J]. *European Journal of Entomology* , 2013 , 101 (2) : 219 - 225.
- Skelhorn J. Avoiding death by feigning death [J]. *Current Biology* , 2018 , 28: 1135 - 1136.
- Uchiyama H , Sasaki K , Hinosawa S , *et al.* Transcriptomic comparison between beetle strains selected for short and long durations of death feigning [J]. *Scientific Reports* , 2019 , 9 (1) : 14001.
- Wei PF , Liu N , Zhang ZJ , *et al.* Processing of visually evoked innate fear by a non-canonical thalamic pathway [J]. *Nature Communications* , 2015 , 6 (1) : 6756.
- Yasuda K. Studies on integrated pest management of West Indian sweet potato weevil *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) and sweet potato weevil *Cylas formicarius* (Fabricius) [J]. *Bulletin of the Okinawa Agricultural Experiment Station* , 1998.
- Zhang Y. Study on Key Biological Characteristics of *Eucryptorrhynchus chinensis* (Olivier) [D]. Postgraduate dissertation. Beijing: Beijing Forestry University , 2015 , 40. [张艳 . 沟眶象与防治相关的关键基础生物学特性研究 [D]. 硕士学位论文 . 北京: 北京林业大学 , 2015 , 40]
- Zhang MZ , Zong Y , Wang XY , *et al.* Study on the death-feigning behavior of the harmful mollusk , *Cathaica fasciola* (Draparnaud 1801) [J]. *Scientia Agricultura Sinica* , 2009 , 42 (11) : 3914 - 3921. [张民照 , 宗雨 , 王雪莹等 . 有害软体动物条华蜗牛 *Cathaica fasciola* (Draparnaud 1801) 假死性的研究 [J]. 中国农业科学 , 2009 , 42 (11) : 3914 - 3921]
- Zhang X , Ding X , Zhang Y. The biological characteristics and prevention of *Eucryptorrhynchus brandti* (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *Ningxia Agroforestry Technology* , 2001 , 6: 30 - 30. [张霞 , 丁学利 , 张玉 . 臭椿沟眶象的生物学特性和防治 [J]. 宁夏农林科技 , 2001 , 6: 30 - 30]
- Zhu M , Wang M , Chen LQ , *et al.* Factors that induce *Brithys crini* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae) larvae to play dead [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology* , 2016 , 53 (4) : 824 - 829. [朱敏 , 王敏 , 陈丽琼等 . 毛健夜蛾幼虫假死行为诱导因子研究 [J]. 应用昆虫学报 , 2016 , 53 (4) : 824 - 829]
- Zhou SJ , Wang WY , Zhou L , *et al.* Indction to death - feigning in juvenile snail of *Pomacea canaliculata* [J]. *Biological Disaster Science* , 2017 , 2: 130 - 134. [周淑娟 , 汪文云 , 周林等 . 福寿螺幼螺假死行为的诱导 [J]. 生物灾害科学 , 2017 , 2: 130 - 134]