

MARIA MATILDE PRINCIPI - MAURA MEMMI - DONATELLA SGOBBA
Istituto di Entomologia «Guido Grandi» dell'Università degli Studi di Bologna

Influenza della temperatura sulla diapausa larvale di *Mallada flavifrons* (Brauer) (Neuroptera Chrysopidae).

(Ricerche svolte con il contributo del CNR)

INTRODUZIONE

La temperatura esercita una forte influenza sullo sviluppo degli insetti e in particolare su tutti i processi che riguardano la loro diapausa. Anche se il fotoperiodo, per la maggior parte delle specie dei paesi a clima temperato, rimane il principale fattore che regola tale dormienza, alla temperatura è ugualmente riconosciuta una funzione complessa e non trascurabile e purtroppo ancora non bene definita nella notevole varietà dei suoi effetti (Beck, 1980; Danilevsky, 1965; Danilevsky e al., 1970; Hodek, 1982, 1983; Hodek e Hodkova, 1988; Lees, 1968; Saunders, 1982; Tauber e al., 1986; Zaslavski, 1988).

In lavori precedenti (Principi e al., 1975, 1977; Principi e Sgobba, 1985, 1987) è stata studiata sperimentalmente l'azione del fotoperiodo come fattore di induzione, di mantenimento e di attivazione nella diapausa larvale del Neurottero Crisopide *Mallada flavifrons* (Brauer), specie che, come è noto, in natura attraversa l'inverno allo stato di larva del 3° stadio immatura (raramente del 2° stadio) con capacità, nelle giornate con temperatura più elevata, di muoversi e di nutrirsi. Tali lavori sperimentali sono stati compiuti ad una temperatura costante, mantenuta intorno ai 20° C. Con il presente contributo si è voluto iniziare lo studio dell'azione che la temperatura esercita, unitamente a quella del fotoperiodo, sia durante l'induzione della diapausa (sul 2° stadio), sia durante lo stadio diapausante (il 3° stadio), ricorrendo all'impiego di temperature differenti.

Si deve avvertire che questi primi risultati non possono avere che un valore del tutto indicativo e che essi rappresentano solo l'inizio di una indagine sulle modalità con cui la temperatura, insieme al fotoperiodo, contribuisca in natura a regolare la comparsa e la durata di sviluppo dei vari stati della specie durante le stagioni, così da garantirne la sopravvivenza, permettendo il superamento di periodi con condizioni ambientali non favorevoli.

MATERIALE E METODI

Il materiale usato, come negli esperimenti di cui si è riferito nei contributi citati, è stato prelevato dall'allevamento di laboratorio di *M. flavifrons*, derivato da esemplari catturati su *Quercus ilex* presso il litorale toscano a Quercianella in prov. di Livorno.

Sono state utilizzate le due celle climatizzate precedentemente descritte, con fotoperiodo regolato in una con 16 ore di luce e 8 di oscurità e nell'altra con 12 ore di luce e 12 di oscurità, più una terza cella in tutto simile e con fotoperiodo regolato con 12 ore di luce e 12 di oscurità. La temperatura, mantenuta costante in ogni cella, è stata nella prima (con fotoperiodo di 16 ore di luce e 8 di oscurità) di $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$, nelle altre due (con fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 di oscurità), è stata mantenuta in una a $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$ e nell'altra a $15^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$. L'UR in tutte le celle era costantemente dell' $80 \pm 10\%$.

Le larve venivano allevate isolatamente in provette di vetro, ognuna delle dimensioni di circa 11 cm di lunghezza e 3 cm di diametro e chiusa da un tampone di cotone idrofilo. Il cibo somministrato, sempre in abbondanza, era costituito da larve di diversa età di *Ephestia kuehniella* Zeller, provenienti da un allevamento condotto parallelamente.

Gli adulti, le uova e le larve di 1° stadio erano allevati costantemente nella cella con fotoperiodo di 16 ore di luce e 8 di oscurità e a temperatura di $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$. Sono state sottoposte alla sperimentazione le larve di 2° e di 3° stadio. I mutamenti di esposizione alle diverse combinazioni di fotoperiodo e di temperatura previste erano operati con passaggio dall'una all'altra cella, subito dopo la 1° e la 2° muta. La durata del 3° stadio è stata calcolata dalla 2° muta alla filatura del bozzolo.

Le medie aritmetiche dei valori ottenuti negli esperimenti sono accompagnate dalla relativa deviazione standard. Nei casi in cui si è ritenuto necessario è stato effettuato il confronto statistico tra le coppie di campioni di dati con il test «T» di Student.

RISULTATI

Influenza della temperatura sulla induzione fotoperiodica della diapausa.

Sul processo induttivo della diapausa la temperatura può esercitare influenze di natura assai diversa e che devono essere pertanto distinte. Fondamentalmente essa agisce durante l'intero ciclo di sviluppo dell'insetto con un effetto immediato sulla velocità di accrescimento così che, secondo le temperature che prevalgono, gli stadi sensibili compaiono più o meno precocemente e possono quindi coincidere o meno con il verificarsi delle lunghezze del giorno (o della notte) idonee per l'induzione della diapausa. In natura infatti, in dipendenza dell'andamento stagionale della temperatura, variano nella popolazione l'incidenza di diapausa e la sua intensità.

La temperatura può avere tuttavia una funzione assai più diretta sul processo induttivo. Essa infatti rappresenta lo stimolo segnale principale per l'induzione della diapausa in alcune specie della zona temperata (prevalentemente in insetti che vivono nel terreno) e, probabilmente, nella maggioranza di quelle delle zone tropicali, che si trovano a latitudini dove le lunghezze del giorno variano in minor grado rispetto a quanto avviene nelle zone temperate. In tali specie la temperatura assumerebbe nell'induzione della diapausa un ruolo dominante (Chippendale e Reddy, 1973; De Wilde, 1970; Tauber e al., 1986).

Più comunemente però, specialmente per le specie delle zone temperate, la temperatura, durante la fase di induzione della diapausa, si limita a modificare le reazioni fotoperiodiche. In un notevole numero di specie a giorno lungo i risultati sperimentali hanno dimostrato che la bassa temperatura e la durata breve del giorno favoriscono l'induzione della diapausa, mentre la temperatura elevata e costante e la durata diurna lunga tendono a sviarla (Beck, 1980; Saunders, 1982; Tauber e al., 1986; Zaslavski, 1988). La temperatura influenza la durata del giorno critica (Beck, 1980; Danilevsky, 1965; De Wilde, 1970; Saunders, 1982; Tauber e al., 1986; Zaslavski, 1988) o può addirittura abolire la reazione dell'insetto al fotoperiodo, inibendo l'induzione della diapausa. Pertanto la reazione fotoperiodica è espressa al completo unicamente entro limiti termini definiti, che variano secondo la specie (Danilevsky, 1965; Dickson, 1949; Hodkova e Hodek, 1987; Lees, 1968; Tauber e al., 1986).

Le temperature che si verificano durante il periodo di induzione della diapausa esercitano pertanto una influenza di notevole importanza sulla sua determinazione e da esse sembrano dipendere la lunghezza definitiva e l'intensità della diapausa stessa (Tauber e Tauber, 1976; Tauber e al., 1986).

Riguardo alla specie oggetto del nostro studio, il Neurottero *M. flavifrons*, è stata messa in rilievo per il 2° stadio larvale la capacità di reagire al fotoperiodo e di subire, sotto l'azione dei giorni brevi, l'induzione della diapausa, che si manifesta poi nel 3° stadio larvale (Principi e al., 1977; Principi e Sgobba, 1985, 1987)⁽¹⁾. Per esaminare l'influenza della temperatura sulla induzione della diapausa in tale specie, si è sottoposto il 2° stadio larvale a temperature e fotoperiodi diversi e precisamente alle seguenti combinazioni: 1) 25° C e fotoperiodo di 16 ore di luce e 8 di oscurità; 2) 25° C e fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 di oscurità; 3) 15° C e fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 di oscurità. Sappiamo già che i giorni brevi provocano in tale stadio un accentuato prolungamento del suo sviluppo. Sono state quindi misurate le durate medie in giorni dello stadio nelle tre prove. Per misurare l'effetto delle tre diverse esposizioni del 2° stadio sulla determinazione della diapausa, si sono mantenute le larve del 3° stadio a giorni brevi (favorevoli al mantenimento della diapausa) e per ogni con-

⁽¹⁾ Come è riferito nei lavori precedentemente citati, una debole sensibilità al fotoperiodo esiste anche nel 1° stadio larvale e gli effetti di una sua esposizione a giorni brevi si rivelano in un lieve prolungamento di sviluppo nel 2° stadio (quando questo è riportato a giorni lunghi).

dizione di induzione si è misurata la durata di sviluppo in giorni della larva di 3° stadio dalla 2° muta alla filatura del bozzolo, mantenuta sia a 25° C che a 15° C⁽²⁾. I risultati degli esperimenti sono riportati nella tab. 1.

Per quanto concerne la durata del 2° stadio si può vedere che con esposizione a giorni lunghi e a 25° C questa ha raggiunto la media di $9,286 \pm 4,837$ gg. (prova n. 1). Alla stessa temperatura, ma sotto giorni brevi, la media di durata è stata di $17,480 \pm 18,808$ gg. (prova n. 2). La differenza statistica tra le due medie è altamente significativa ($p < 0,001$). L'effetto dei giorni brevi sul 2° stadio è evidente quindi anche a 25° C, con quasi il raddoppio della durata di sviluppo rispetto a quella registrata sotto giorni lunghi. Il rapporto tra le due medie è di 1,88 (Figg. I,V).

Se ora paragoniamo l'effetto delle due temperature sperimentate, con permanenza dello stadio sotto brevi giorni e quindi in condizione di induzione, vediamo che a 15° C il numero dei cicli fotoperiodici a breve giorno è stato circa il doppio di quello che si è verificato a 25° C. La differenza tra la media di $17,480 \pm 18,808$ gg. (prova n. 2) e quella di $34,504 \pm 10,871$ gg. (prova n. 3) è altamente significativa ($p < 0,001$). Il rapporto tra le due medie è di 1,97 (Figg. I,V). Lo stadio fotosensibile, con l'abbassamento della temperatura, subisce quindi un numero assai più elevato di cicli induttivi.

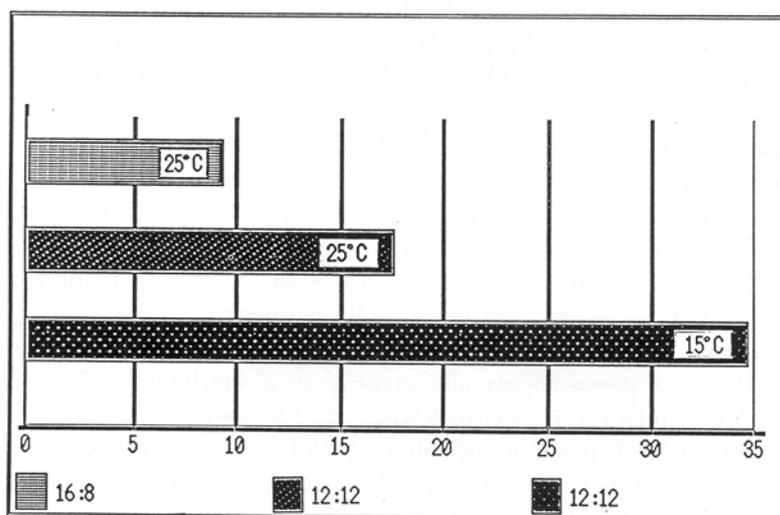


Fig. I - Durata media in giorni del 2° stadio larvale, a differenti condizioni di temperatura e di fotoperiodo.

⁽²⁾ Con tale sistema di misurazione non è possibile naturalmente tener conto della lunghezza reale dello stato di diapausa, il cui termine non dovrebbe coincidere con l'inizio della filatura del bozzolo, ma precederlo di alcuni giorni.

Esaminiamo infine i dati della tab. 1 per quanto riguarda la durata del 3° stadio in funzione delle diverse condizioni di induzione.

Con induzione a 25° C la durata media del 3° stadio diapausante mantenuto a 25° C e sotto giorni brevi, è stata di $46,308 \pm 53,845$ gg. (prova n. 2B); con induzione a 15° C, la durata media del 3° stadio diapausante, sempre a 25° C e sotto giorni brevi, è stata di $93,700 \pm 40,018$ gg. (prova n. 3B). Tra le due medie la differenza è altamente significativa ($p = 0,001$). Il rapporto tra le due medie è di 2,02 (Figg. II,VI). Con le due stesse condizioni di induzione (a 25° C e a 15° C) e con il 3° stadio mantenuto sempre sotto giorni brevi, ma a 15° C, si sono avute le seguenti medie: con induzione a 25° C, durata media del 3° stadio diapausante di $117,227 \pm 47,487$ gg. (prova n. 2C); con induzione a 15° C, durata media del 3° stadio diapausante di $187,707 \pm 23,874$ gg. (prova n. 3C). Tra le due medie la differenza è altamente significativa ($p < 0,001$). Il rapporto tra le due medie è di 1,60 (Figg. II,VI).

In ambedue i confronti, il primo con larve di 3° stadio a 25° C, il secondo con larve di 3° stadio a 15° C, si può rilevare che con l'aumento del numero dei cicli fotoperiodici induttivi, cresce il numero medio di giorni occupati dalla larva con diapausa. Ciò è in accordo con quanto nella specie in esame è stato messo in rilievo da Principi e Sgobba, 1985, 1987, e cioè che aumentando a temperatura costante il numero dei giorni di esposizione del 2° stadio a giorni brevi, si prolunga la durata del 3° stadio. Anche in *M. flavifrons*, come per altre specie è stato rilevato dai vari Autori, le esperienze fotoperiodiche hanno carattere cumulativo e le risposte relative alla durata della diapausa (e presumibilmente alla sua intensità) sono almeno in parte determinate dal numero dei cicli induttivi ai quali gli insetti vengono sottoposti durante gli stadi sensibili. L'abbassamento della temperatura, provocando un prolungamento del periodo di sviluppo dello stadio sensibile al fotoperiodo, durante il quale si verifica l'induzione, ha portato di conseguenza ad un aumento del numero di tali cicli fotoperiodici induttivi.

Se si ricorre all'esame della letteratura per una interpretazione delle conseguenze di tale comportamento, si può rilevare che il fenomeno è di portata generale. Esso tuttavia è considerato e discusso dagli Autori in relazione agli effetti che la temperatura può esercitare a livello del sistema responsabile dell'induzione della diapausa e non semplicemente in funzione della sua influenza sull'insieme della informazione fotoperiodica accumulata durante il periodo di sviluppo sensibile (Beck, 1977; Saunders, 1981, 1982). Al riguardo Saunders (1982) ipotizza una interazione tra il «contatore fotoperiodico» che provvede alla sommatoria dei cicli fotoperiodici misurati dall'«orologio fotoperiodico» e la velocità di sviluppo dipendente dalla temperatura e, in base a risultati sperimentali, suppone un processo di compensazione tra il numero di cicli fotoperiodici necessari per l'induzione e la temperatura. Hodkova e Hodek (1987) forniscono sull'argomento nuovi elementi per la discussione e comprensione del fenomeno. Zaslavski (1988) recentemente riferisce che il numero degli impulsi fotoperiodici necessari per raggiungere un particolare effetto di diapausa non sarebbe sempre costante (o meglio quasi costante) con temperature diverse. Cioè non sempre tale

Tabella I - Durata media in giorni del 3° stadio larvale (dalla 2° muta alla filatura del bozzolo) con e senza diapausa a differenti temperature, in funzione delle condizioni fotoperiodiche e di temperatura sperimentate dal 2° stadio larvale.

2° stadio larvale				3° stadio larvale										
n. prova	fotoperiodo (luce:oscurità) ore	T °C	n	n. medio gg. dalla 1° alla 2° muta	n. prova	fotoperiodo (luce:oscurità) ore	T °C	n	n. medio gg. dalla 2° muta alla filatura del bozzolo					
1	16: 8	25°C	147	9,286 ± 4,837	1A	16: 8	25°C	53	9,264 ± 2,870					
										1B	12:12	25°C	52	10,885 ± 17,319
2	12:12	25°C	146	17,480 ± 18,808	2A	16: 8	25°C	43	11,774 ± 7,082					
										2B	12:12	25°C	52	46,308 ± 53,845
3	12:12	15°C	129	34,504 ± 10,871	3A	16: 8	25°C	45	13,444 ± 3,888					
										3B	12:12	25°C	30	93,700 ± 40,018

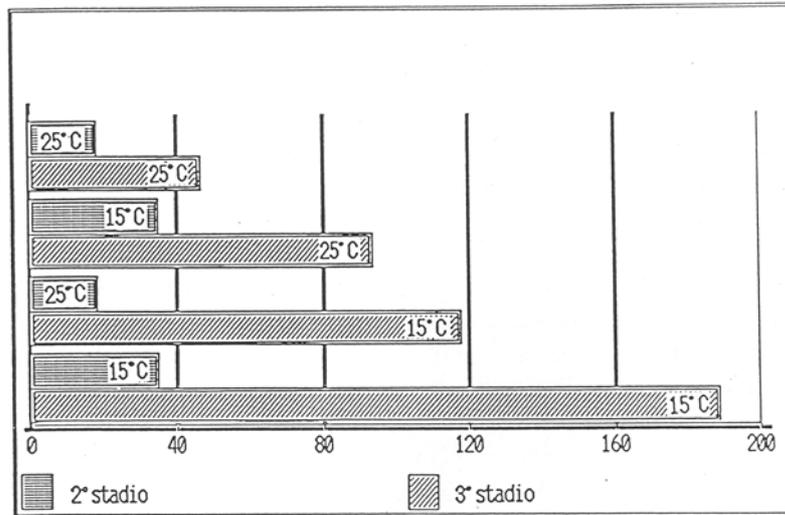


Fig. II - Effetto della temperatura a cui viene esposto il 2° stadio larvale durante l'induzione fotoperiodica, sulla durata media in giorni del 3° stadio larvale con diapausa (a differenti temperature).

numero risulterebbe più o meno indipendente dalla durata totale del periodo sensibile.

Influenza della temperatura sullo stadio diapausante.

Le condizioni ambientali, che si verificano in natura durante la diapausa, influenzano profondamente la sua durata. La temperatura in particolare deve considerarsi un fattore di notevole importanza. Tuttavia il maggior numero di informazioni sulle funzioni della temperatura durante tale dormienza ci sono fornite da lavori sperimentali di laboratorio, mentre scarse sono quelle che ci provengono da rilievi condotti in condizioni naturali o pressochè naturali. Ciò non permette di pervenire a conclusioni di ordine generale. Esiste una notevole varietà nei comportamenti di reazione alla temperatura da parte degli insetti diapausanti ed inoltre ci è dato di ritenere che tali reazioni durante la diapausa non siano affatto statiche. Per alcune specie si presume che la soglia di temperatura che rappresenta l'«optimum» per lo sviluppo di diapausa sia bassa all'inizio della diapausa e si innalzi poi con il suo procedere, fino a raggiungere la soglia termica per la morfogenesi quando lo sviluppo di diapausa si è completato (Tauber e Tauber, 1976). Nelle specie con soglia termica bassa per lo sviluppo di diapausa, il ritorno alla soglia termica di non diapausa può avvenire sia gradatamente sia in maniera relativamente brusca; tuttavia vi è un'ampia variabilità di questa caratteristica. Il valore adattativo delle soglie termiche basse per lo sviluppo di diapausa avrebbe principalmente la funzione di mantenere la diapausa e di prevenire lo sviluppo prematuro in condizioni in cui le temperature abba-

stanza elevate dell'autunno potrebbero permetterlo, pregiudicando la sopravvivenza con l'arrivo dell'inverno (Beck, 1980; Tauber e Tauber, 1976; Tauber e al., 1986).

Che lo sviluppo di diapausa possa venir accelerato dalle basse temperature è stato ammesso da vari Autori (Hodek, 1978; Tauber e Tauber, 1973, 1975, 1976) e per molto tempo, sulla base di esperimenti di laboratorio, si è ritenuto che il freddo, o meglio il raffreddamento, costituisse un fattore di grande efficacia per la fine della diapausa (Beck, 1980; Tauber e Tauber, 1973; Tauber e al., 1986; Zaslavski, 1988). Ciò può verificarsi in alcuni casi, ma nella generalità la temperatura è considerata piuttosto come un fattore di mantenimento della diapausa ed essa regolerebbe la velocità di sviluppo di diapausa per periodi relativamente lunghi (Tauber e Tauber, 1976; Tauber e al., 1986). Le basse temperature acquisterebbero una notevole importanza a causa del contrasto che si verifica con il successivo incremento della temperatura. Esse non sempre affrettano la fine della diapausa, ma in alcuni casi agirebbero per mantenerla e il susseguirsi di temperature elevate accelererebbe lo sviluppo di diapausa (Hodek e Hodkova, 1988; Zaslavski, 1988). Lo sviluppo di diapausa procederebbe cioè più rapidamente sotto condizioni di calore che sotto basse temperature e il processo determinato dalle alte temperature sarebbe analogo a quello dell'attivazione fotoperiodica (Hodek e Hodkova, 1988; Tauber e Tauber, 1973, 1976; Tauber e al., 1986; Zaslavski, 1988). Del resto per molte specie è stato dimostrato che la diapausa può terminare senza l'intervento di basse temperature (Beck, 1980; Hodek, 1982; Honek e Hodek, 1973). Le basse temperature sono favorevoli tuttavia perchè permettono un'alta sopravvivenza e, nel caso della diapausa immaginale, una successiva alta fecondità. Le temperature elevate durante la diapausa provocano infatti una maggior velocità di consumo delle riserve metaboliche (Beck, 1980; Hodek, 1982, 1983; Hodek e Hodkova, 1988; Tauber e Tauber, 1975, 1976). Le basse temperature, inoltre, impediscono, dopo il completamento della diapausa, la ripresa della morfogenesi e facilitano pertanto la sincronizzazione del ciclo biologico (Hodek e Hodkova, 1988).

Secondo Hodek (1978, 1982, 1983) e Hodek e Hodkova (1986, 1988) il completamento della diapausa larvale potrebbe dunque essere favorito sia dalle temperature calde che da quelle fredde e l'apparente contrasto nei risultati sperimentali ottenuti probabilmente sarebbe dovuto al fatto che vi sono differenti ottimi di temperatura secondo che si considerino il procedere dello sviluppo di diapausa (processo orotelico) oppure l'attivazione (processo tachitelico). Ma i due processi sono strettamente collegati tra loro. I processi orotelici progredirebbero sia sotto basse che sotto alte temperature, mentre quelli tachitelici verrebbero impediti dalle basse temperature. L'attivazione fotoperiodica sarebbe cioè possibile solo a temperature favorevoli per la morfogenesi (Hodek e Hodkova, 1986, 1988; Hodkova e Hodek, 1987). Se le basse temperature favoriscono in un primo tempo lo sviluppo di diapausa, un incremento successivo della temperatura funzionerebbe come stimolo per la fine della diapausa. Le temperature elevate possono quindi essere considerate come fattori di riattivazione della diapausa e,

in quelle specie riattivate da una durata lunga del giorno, possono facilitare la fine della diapausa (Hodek, 1978, 1983; Saunders, 1982; Tauber e Tauber, 1973, 1976; Zaslavski, 1988).

In *M. flavifrons*, la specie da noi sottoposta a sperimentazione, la diapausa, come è stato già ricordato, si manifesta nel 3° stadio larvale. Si tratta di una diapausa che viene indotta durante il 2° stadio sotto l'azione dei giorni brevi. Se non vi è stata induzione (se cioè il 2° stadio è stato esposto a giorni lunghi), il 3° stadio risulta insensibile al fotoperiodo. Se invece l'induzione si è verificata, il 3° stadio conserva la sensibilità al fotoperiodo e i giorni brevi mantengono la diapausa, il cui sviluppo tuttavia sotto i giorni brevi raggiunge il suo completamento, così che la larva, uscita dalla diapausa, si prepara alla filatura del bozzolo che poi costruisce regolarmente per subirvi nell'interno la metamorfosi. La diapausa può terminare anticipatamente mediante l'attivazione sotto l'effetto dei giorni lunghi.

Negli esperimenti di cui si riferisce nel presente contributo, si sono fondamentalmente considerate tre condizioni di base:

- 1) senza induzione fotoperiodica, con mantenimento del 2° stadio a fotoperiodo di 16 ore di luce e 8 di oscurità, e a 25° C di temperatura;
- 2) con induzione fotoperiodica, con mantenimento del 2° stadio a fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 di oscurità, e a 25° C;
- 3) con induzione fotoperiodica, con mantenimento del 2° stadio a fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 di oscurità e a 15° C.

Per ognuna di tali condizioni la larva di 3° stadio è stata sottoposta alle tre seguenti situazioni:

- A) a fotoperiodo di 16 ore di luce e 8 di oscurità, e a 25° C di temperatura;
- B) a fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 di oscurità, e a 25° C;
- C) a fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 di oscurità, e a 15° C.

I risultati ottenuti sono esposti nella tab. 1. Dal loro esame si può rilevare quanto segue.

Senza induzione fotoperiodica e mantenendo il 3° stadio a giorni lunghi e a 25° C, la media in giorni dalla 2° muta alla filatura del bozzolo è stata di $9,264 \pm 2,870$ (prova n. 1A). Alla stessa temperatura e con passaggio del 3° stadio a giorni brevi (come si è dimostrato nei contributi precedenti, quando non vi è stata induzione il 3° stadio non risulta sensibile al fotoperiodo) si è ottenuta la media in giorni di $10,885 \pm 17,319$ (prova n. 1B). Tra i valori medi di 1A e di 1B la differenza non è statisticamente significativa ($p = 0,502$). Tuttavia va rilevato che la seconda media presenta una elevata deviazione standard. Sempre senza induzione fotoperiodica e con passaggio del 3° stadio a 15° C e a giorni brevi (a cui la larva però non è sensibile), la lunghezza media in giorni dalla 2° muta alla filatura del bozzolo è stata di $49,139 \pm 49,994$ (prova n. 1C). Tra i valori di 1B e di 1C la differenza statistica è altamente significativa ($p = 0,01$). Il rapporto tra la media di 49,139 e quella di 10,885 è di 4,51. Cioè la temperatura di 15° C, rispetto alla temperatura di 25° C, provoca un allungamento del 3° stadio senza diapausa di circa quattro volte e mezza (Figg. IV, VII).

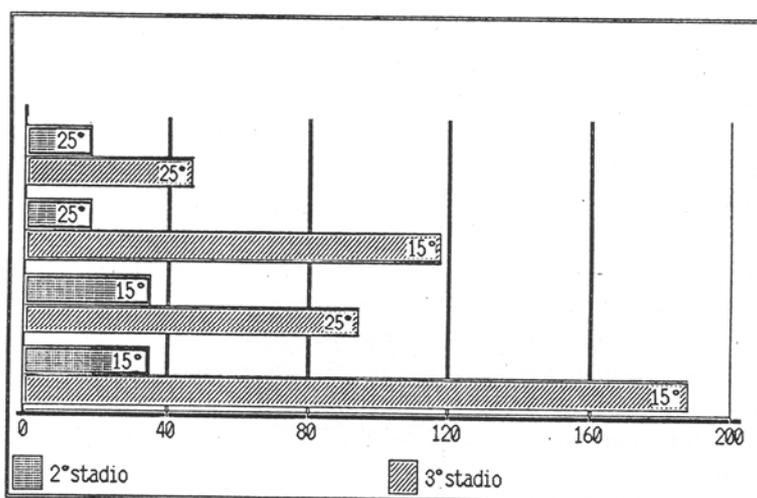


Fig. III - Effetto della temperatura a cui viene esposto il 3° stadio larvale con diapausa, sulla sua durata media in giorni (con induzione fotoperiodica a differenti temperature).

Osserviamo ora le durate medie in giorni del 3° stadio diapausante, esposto a giorni brevi e con induzione fotoperiodica a 25° C, e mantenuto alle due temperature di 25° C e di 15° C. Abbiamo avuto rispettivamente i due valori di $46,308 \pm 53,845$ (prova n. 2B) e di $117,227 \pm 47,487$ (prova n. 2C). Tra le due medie la differenza statistica è altamente significativa ($p = 0,01$). Il loro rapporto è di 2,53 (Figg. III, VII).

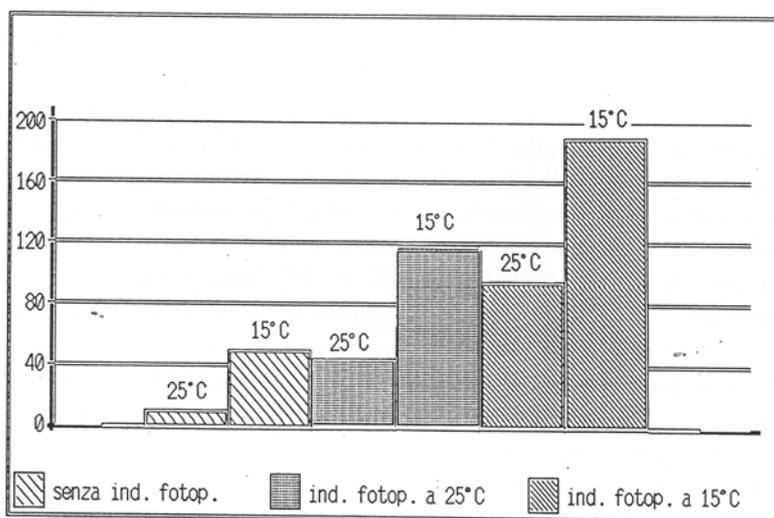


Fig. IV - Influenza della temperatura sulla durata media in giorni del 3° stadio larvale, senza diapausa e con diapausa.

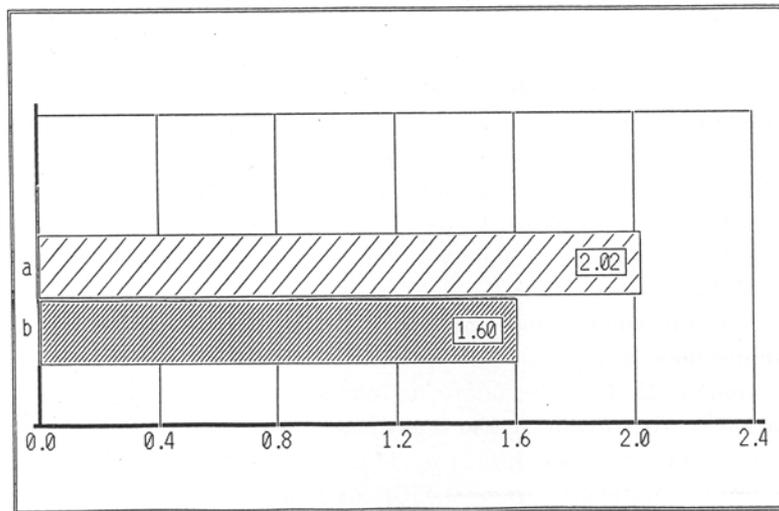


Fig. V - Rapporti tra le durate medie in giorni del 2° stadio larvale: in a) mantenuto a 25° C e con esposizione ai due differenti fotoperiodi di 12:12 (giorni brevi) e di 16:8 (giorni lunghi); in b) mantenuto a giorni brevi e con esposizione alle due differenti temperature di 15° C e di 25° C.

Quando l'induzione si è verificata a 15° C, le durate medie in giorni del 3° stadio diapausante esposto a giorni brevi e mantenuto alle due temperature di 25° C e di 15° C, sono state rispettivamente di $93,700 \pm 40,018$ (prova n. 3B) e di $187,707 \pm 23,874$ (prova n. 3C). Tra le due medie la differenza

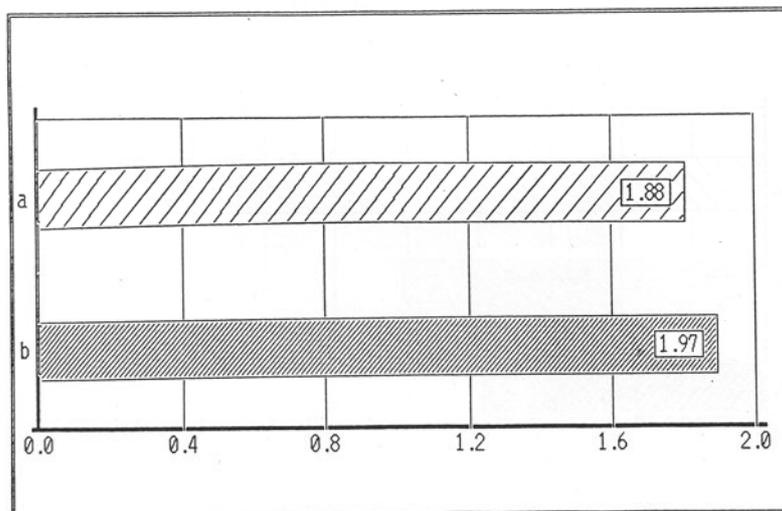


Fig. VI - Rapporti tra le durate medie in giorni del 3° stadio larvale diapausante, con induzione sotto le due differenti temperature di 15° C e di 25° C: in a) con il 3° stadio mantenuto a 25° C; in b) con il 3° stadio mantenuto a 15° C.

statistica è altamente significativa ($p = 0,001$). Il loro rapporto è di 2,00 (Figg. III, VII).

Se ora teniamo conto delle durate medie raggiunte dalla larva di 3° stadio senza diapausa fotoperiodica, alle due temperature sperimentate, e per ognuna delle due temperature calcoliamo il rapporto tra la durata in giorni raggiunta dallo stadio con diapausa e senza diapausa, possiamo osservare che, con induzione a 25° C, tale rapporto è di 4,25 a 25° C e solo di 2,39 a 15° C; e con induzione a 15° C (con una diapausa quindi più intensa e prolungata) il rapporto è di 8,61 a 25° C e solo di 3,82 a 15° C (Fig. VIII).

Infine con attivazione fotoperiodica della larva diapausante, operata trasportandola subito dopo la 2° muta a fotoperiodo di 16 ore di luce e 8 di oscurità, e con esposizione a 25° C, abbiamo avuto, secondo che l'induzione sia avvenuta a 25° C o a 15° C, rispettivamente le due durate medie di $11,774 \pm 7,082$ (prova n. 2A) e di $13,444 \pm 3,888$ (prova n. 3A). Tra queste due medie la differenza statistica non è significativa ($p = 0,173$). Praticamente la riattivazione a 25° C riporta la lunghezza dello stadio a valori di poco superiori a quelli che la larva del 3° stadio raggiunge quando non è stata indotta la diapausa. La differenza tra le medie delle prove 1A (senza diapausa, a 25° C, media = $9,264 \pm 2,870$) e 2A è statisticamente significativa ($p = 0,018$) (Fig. IX).

CONCLUSIONI

Sappiamo che nei nostri climi in *M. flavifrons* sono destinate a svernare prevalentemente le larve di 3° stadio della terza generazione, le prime uova della

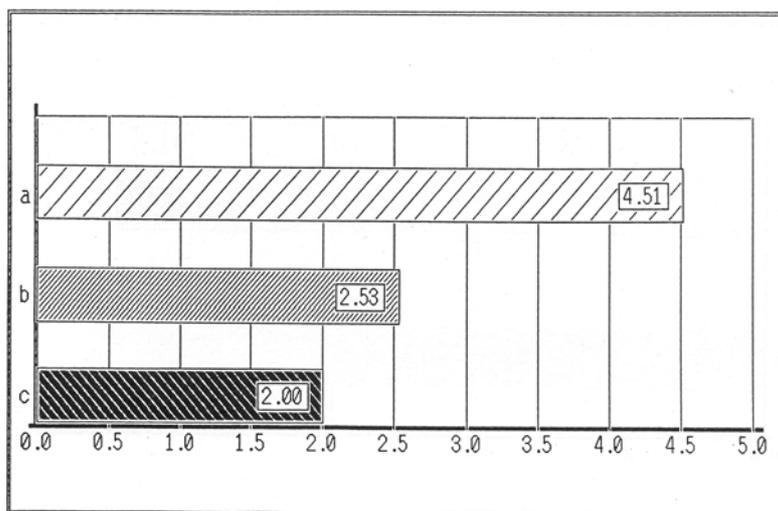


Fig. VII - Rapporti tra le durate medie in giorni del 3° stadio larvale esposto alle due diverse temperature di 15° C e di 25° C: in a) senza induzione fotoperiodica; in b) con induzione fotoperiodica a 25° C; in c) con induzione fotoperiodica a 15° C.

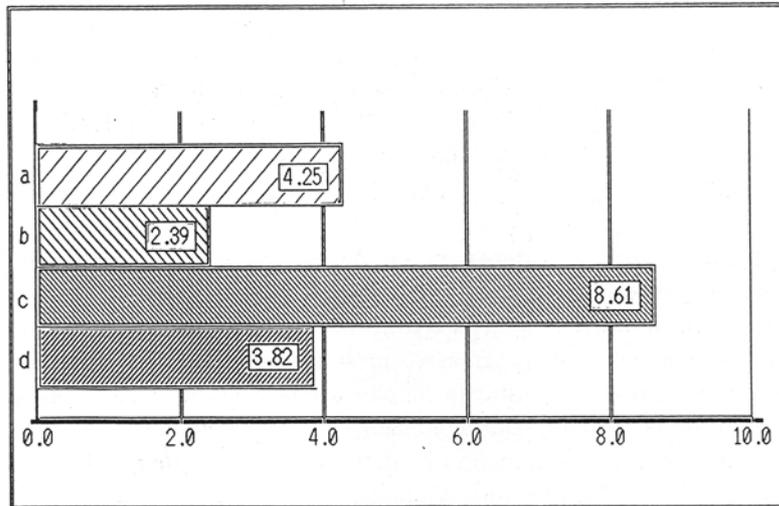


Fig. VIII - Rapporti tra le durate medie in giorni del 3° stadio larvale con diapausa e senza diapausa: in a) mantenuto a 25° C e con induzione fotoperiodica a 25° C per lo stadio con diapausa; in b) mantenuto a 15° e sempre con induzione fotoperiodica a 25° per lo stadio con diapausa; in c) mantenuto a 25° C e con induzione fotoperiodica a 15° C per lo stadio con diapausa; in d) mantenuto a 15° C e sempre con induzione fotoperiodica a 15° C per lo stadio con diapausa.

quale sono di solito reperibili nella terza decade di agosto. Il 2° stadio, che subisce l'induzione della diapausa sotto l'effetto dei giorni brevi prossimi all'e-

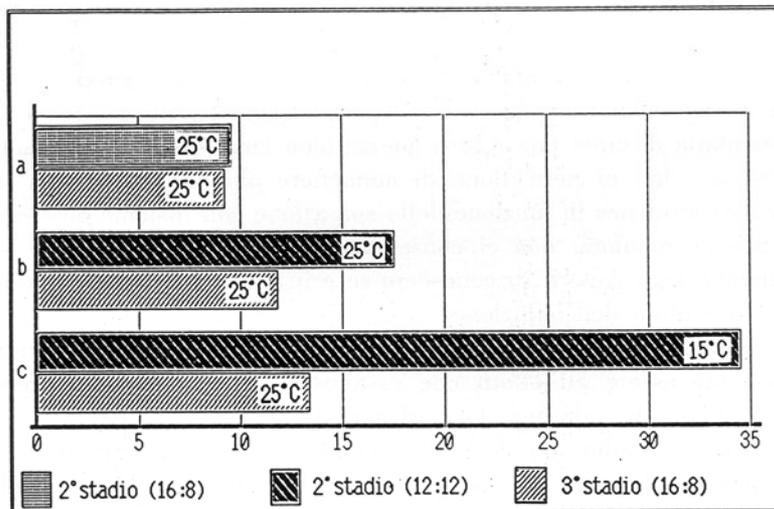


Fig. IX - Durata media in giorni del 3° stadio larvale senza diapausa e con diapausa ma con attivazione fotoperiodica, esposto alla temperatura di 25° C: in a) senza induzione fotoperiodica; in b) con induzione fotoperiodica a 25° C; in c) con induzione fotoperiodica a 15° C.

quinozio di autunno, sarà soggetto a temperature che possono assai variare, talora con valori ancora molto vicini a quelli dell'estate, talaltra con bruschi abbassamenti, che soprattutto si registrano durante le ore notturne. È senz'altro di notevole interesse conoscere quale è l'influenza della temperatura sul processo di induzione, poichè dalle condizioni ambientali sotto cui essa si svolge, dipenderanno la lunghezza definitiva e l'intensità della diapausa dello stadio successivo.

È stato già messo in evidenza in un nostro precedente contributo l'effetto cumulativo delle esperienze fotoperiodiche del 2° stadio: tanto più elevato sarà il numero dei cicli induttivi da esso subiti in conseguenza della sua comparsa ritardata nella stagione e del progressivo prolungamento del suo sviluppo causato dagli stessi giorni brevi, tanto più la diapausa nel 3° stadio sarà lunga ed intensa. I risultati della attuale sperimentazione ci consentono di dedurre che la temperatura può influire modificando il numero dei cicli induttivi e conseguentemente provocare nel 3° stadio una diapausa di lunghezza e quindi di intensità, diversa. Infatti, con induzione fotoperiodica a 15° C, il numero dei cicli induttivi viene pressochè raddoppiato rispetto a quando l'induzione avviene a 25° C (lunghezza media di sviluppo del 2° stadio di circa 17 giorni a 25° C e di circa 35 giorni a 15° C). Nella prima condizione (cioè con induzione fotoperiodica a 15° C), mantenendo le larve di 3° stadio a 25° C, abbiamo una durata media del 3° stadio con diapausa di circa 94 giorni; nella seconda condizione (cioè con induzione fotoperiodica a 25° C) la durata media è solo di circa 46 giorni. Se invece manteniamo le larve del 3° stadio a 15° C, con induzione fotoperiodica a 15° C, la durata media dello stadio con diapausa è di circa 188 giorni, mentre con induzione fotoperiodica a 25° C, la durata media è di circa 117 giorni. Cioè, entro i limiti delle temperature sperimentate, il raddoppio ad opera della temperatura del numero dei cicli fotoperiodici induttivi sperimentati dal 2° stadio, porta nel 3° stadio al manifestarsi di una diapausa che ne fa altresì raddoppiare la durata media in giorni (con larve diapausanti mantenute a 25° C) o per lo meno aumentarla di circa una volta e mezza (con larve diapausanti mantenute a 15° C). Se tali dati ci permettono di ammettere che la temperatura ha sulla induzione una influenza in funzione della sua azione sull'insieme dell'esperienza fotoperiodica accumulata, non ci consentono tuttavia, come per altre specie è stato ipotizzato dagli Autori, di conoscere se e in quale grado ne sia coinvolto il sistema responsabile dell'induzione.

L'azione della temperatura sullo stadio con diapausa è assai complessa e diversi possono essere gli effetti che essa esercita durante lo svolgersi dello sviluppo di diapausa e durante la morfogenesi.

In natura il 3° stadio colpito da diapausa è destinato ad attraversare l'inverno ed è quindi sottoposto alle basse temperature che si verificano nel nostro clima durante questa stagione. La larva di 3° stadio conserva la capacità di spostarsi e di nutrirsi e nelle giornate più tiepide la si può vedere, coperta dell'abituale «fardello», muoversi negli ambienti frequentati (ad esempio sui tronchi o sulle grosse branche di alberi con incrostazioni di licheni e di muschi)

e catturare qualche piccola preda reperibile. In primavera più o meno avanzata può completare lo sviluppo, se il suo accrescimento non è stato ultimato, e si costruisce il bozzolo.

Non sappiamo tuttavia quale influenza esercitino le basse temperature invernali sullo sviluppo di diapausa, se esse assolvano la funzione, per lo meno in un primo tempo, di accelerarlo e se le temperature più elevate di fine inverno o dell'inizio della primavera, insieme all'allungamento dei giorni, contribuiscano all'attivazione della diapausa stessa. I risultati ottenuti in laboratorio nelle precedenti sperimentazioni ci informano che a 20° C, e sotto giorni brevi, qualora si sia verificata l'induzione fotoperiodica, il 3° stadio subisce una diapausa che può prolungare la sua durata, dalla 2° muta alla filatura del bozzolo, fino ad oltre sei mesi.

L'utilizzazione in laboratorio delle due temperature di 15° C e di 25° C ci ha permesso di mettere in evidenza quanto segue.

La temperatura di 15° C rispetto a quella di 25° C, quando non si è verificata l'induzione fotoperiodica nel 2° stadio, agisce sul 3° stadio rallentandone sensibilmente l'accrescimento. La durata in giorni dello stadio, dalla 2° muta alla filatura del bozzolo, a 15° C è in media circa quattro volte e mezza superiore a quella raggiunta a 25° C (si ha una media di circa una diecina di giorni a 25° C e una media di circa 49 giorni a 15° C). A 15° C pertanto accrescimento e morfogenesi non sono impediti e la larva, sia pure con ritardo, raggiunge la maturità e costruisce regolarmente il bozzolo.

Se ora consideriamo l'effetto che le due temperature utilizzate esercitano sulla durata del 3° stadio diapausante, vediamo che, con una diapausa piuttosto debole ottenuta con induzione a 25° C, la durata del 3° stadio con esposizione a 25° C è assai modesta (raggiunge una media di circa 46 giorni); con esposizione a 15° C, viceversa, la durata dello stadio si prolunga assai di più (raggiunge una durata media di circa 117 giorni), con un valore di circa due volte e mezzo quello ottenuto a 25° C. Con una diapausa fotoperiodica assai più intensa, ottenuta con induzione a 15° C, il 3° stadio diapausante, mantenuto a 25° C, raggiunge la durata media di circa 94 giorni; mantenuto a 15° C, raggiunge la durata media di circa 188 giorni, valore circa due volte superiore a quello della durata media ottenuta a 25° C. Sembrerebbe che la temperatura di 15° C fosse favorevole al mantenimento della diapausa, per lo meno in una sua fase; tuttavia non ci è dato di distinguere l'azione della temperatura sullo sviluppo di diapausa da quella sull'accrescimento e sulla morfogenesi.

Il rapporto delle durate medie in giorni dello stadio con diapausa, con le durate medie in giorni dello stadio senza diapausa, ambedue mantenuti alle stesse condizioni di temperatura, ci permette di rilevare che a 15° C il prolungamento dello stadio con diapausa è proporzionalmente meno accentuato rispetto al prolungamento dello stadio diapausante ottenuto a 25° C. I valori della durata media dello stadio diapausante sottoposto alla temperatura di 15° C non sono in realtà in proporzione così elevati come ci si sarebbe potuti aspettare rispetto alle durate medie ottenute per lo stadio diapausante a 25° C. Tale considerazione

non ci permette di escludere che, anche per la diapausa subita da *M. flavifrons*, come è stato dagli Autori precedentemente citati messo in evidenza per altre specie, le basse temperature invernali possano influire sullo sviluppo di diapausa, favorendolo per lo meno nel suo primo periodo; che cioè tale sviluppo abbia in una certa fase del suo decorso una soglia termica ottimale assai bassa e che tale soglia si innalzi poi con il procedere del processo. D'altra parte una temperatura elevata, come appunto nel nostro esperimento è quella di 25° C, coopera senz'altro a favorire l'attivazione fotoperiodica che tale specie, come già è stato dimostrato nel contributo precedente, è in grado di subire. Per quanto sperimentalmente la diapausa termini sotto giorni brevi e la larva, uscita dalla diapausa e mantenuta in tali condizioni, sia in grado di filare il bozzolo, in natura l'allungamento progressivo dei giorni che si verifica durante il periodo in cui cade l'equinozio di primavera, insieme all'innalzamento della temperatura, potrebbe accelerare e favorire l'uscita della larva dalla diapausa. Ulteriori sperimentazioni, condotte in parallelo con rilievi compiuti su esemplari mantenuti in condizioni naturali, potranno aiutarci a rispondere agli interrogativi che ancora permangono sul comportamento dello stadio diapausante in *M. flavifrons*.

RIASSUNTO

In precedenti contributi è stato dimostrato che in *Mallada flavifrons* il 2° stadio larvale è sensibile al fotoperiodo e che la sua esposizione a giorni brevi di 12 ore di luce e 12 di oscurità provoca l'induzione di una diapausa che si manifesta nello stadio successivo.

Nel presente contributo si è sottoposto il 2° stadio, mantenuto a giorni brevi, separatamente a due diverse temperature. La sua durata media è stata, a 25° C, di $17,480 \pm 18,808$ giorni; a 15° C, di $34,504 \pm 10,871$ giorni, con un raddoppio circa del numero dei cicli fotoperiodici induttivi rispetto a quello verificatosi a 25° C.

La durata media del 3° stadio, misurata tra la 2° muta e la filatura del bozzolo, ha presentato valori diversi secondo che l'induzione si sia svolta a 25° C o a 15° C. Se le larve del 3° stadio erano mantenute a 25° C (e a giorni brevi) con la prima condizione (induzione a 25° C) è stata di $46,308 \pm 53,845$ giorni; con la seconda condizione (induzione a 15° C) è stata di $93,700 \pm 40,018$ giorni. Se le larve del 3° stadio erano mantenute invece a 15° C (e sempre a giorni brevi), con la prima condizione (induzione a 25° C) la durata media è stata di $117,227 \pm 47,487$ giorni; con la seconda condizione (induzione a 15° C) è stata di $187,707 \pm 23,874$ giorni. L'induzione operata a temperatura più bassa (15° C) (con conseguente aumento del numero dei cicli induttivi) ha provocato pertanto nel 3° stadio una diapausa di durata (e presumibilmente di intensità) sensibilmente maggiore di quella verificatasi con induzione a 25° C.

È stato già dimostrato che, qualora non vi sia stata induzione, il 3° stadio larvale non rivela sensibilità al fotoperiodo e la durata del suo sviluppo, dalla 2° muta alla filatura del bozzolo, è pressochè uguale sia che esso venga mantenuto a giorni lunghi (16 ore di luce e 8 di oscurità) che a giorni brevi. Tale durata, per le larve senza diapausa fotoperiodica, varia tuttavia in funzione della temperatura: a 25° essa raggiunge il valore medio di $10,885 \pm 17,319$; a 15° C, quello di $49,139 \pm 49,994$ giorni. L'allungamento che subisce lo stadio a 15° C rispetto a 25° C è di circa quattro volte e mezza.

Qualora invece si sottopongano a diverse temperature larve del 3° stadio con diapausa (quando cioè si è verificata l'induzione nel 2° stadio), e tali larve siano mantenute a giorni brevi (a cui le larve in diapausa conservano la sensibilità), si può rilevare quanto segue. Si ripropongono qui le medie prima ricordate, ma diversamente raggruppate. Con induzione a 25° C (e quindi con induzione piuttosto debole) il 3° stadio con diapausa mantenuto a 25° C presenta la durata media,

dalla 2° muta alla filatura del bozzolo, di $46,308 \pm 53,845$ giorni; mantenuto a 15° C, la durata media di $117,227 \pm 47,487$, con un valore quindi di circa due volte e mezza quello raggiunto a 25° C. Con induzione a 15° C (quindi con induzione assai più forte), il 3° stadio larvale con diapausa, mantenuto a 25° C, presenta la durata media di $93,700 \pm 40,018$; mantenuto a 15° C, la durata media di $187,707 \pm 23,874$ giorni, un valore di circa due volte quello raggiunto a 25° C. Il prolungamento del 3° stadio con diapausa a 15° C, rispetto alla durata dello stadio a 25° C, è il risultato presumibile dell'effetto esercitato dalla temperatura più bassa sul mantenimento della diapausa, per lo meno in una sua fase, sommato all'effetto di rallentamento esercitato sull'accrescimento e sulla morfogenesi. Alla temperatura piuttosto elevata di 25° C può attribuirsi d'altra parte una azione attivante. Qualora infatti si sottoponga il 3° stadio subito dopo la 2° muta (quando si è verificata l'induzione nel 2° stadio) all'attivazione fotoperiodica trasportandolo a giorni lunghi, e contemporaneamente mantenendolo a 25° C, si hanno le seguenti medie: con induzione a 25° C, di $11,774 \pm 7,082$ giorni; con induzione a 15° C, di $13,444 \pm 3,888$ giorni. Il confronto tra le due medie non presenta differenza statistica significativa.

Effects of temperature on larval diapause of *Mallada flavifrons* (Brauer) (Neuroptera Chrysopidae).

SUMMARY

In preceding papers it has been shown that in *Mallada flavifrons* the 2nd larval instar is sensitive to photoperiod and its exposure to short day (LD 12:12) conditions induces a diapause which manifests itself in the following instar.

In experiments reported in this paper the 2nd instar, under short day conditions, experienced separately in two groups of larvae two different temperatures. Its length averaged at 25° C 17.480 ± 18.808 days; at 15° C 34.504 ± 10.871 days with about twice the number of inductive photoperiodic cycles than at 25° C.

The average length of the 3rd instar, from the 2nd moult to cocoon spinning, gave different values according to whether induction occurred at 25° C or at 15° C. If the 3rd instar larvae were kept at 25° C (and under short day conditions), with induction at 25° C, the average length was 46.308 ± 53.845 days, while with induction at 15° C it was 93.700 ± 40.018 days. Instead, if the 3rd instar larvae were kept at 15° C (and still under short day conditions) the length of this instar with induction at 25° C averages 117.227 ± 47.487 days, while with induction at 15° C it averages 187.707 ± 23.874 days. Therefore, induction at a lower temperature (15° C), (resulting in an increase in number of inductive cycles) has given in the 3rd instar a noticeably longer (and supposedly deeper) diapause than with induction at 25° C.

It has been already pointed out that, when there was no induction, the 3rd larval instar does not show photoperiodic sensitivity and its development from the 2nd moult to cocoon spinning lasts almost the same time both under long (LD 16:8) and short day conditions. However, such period of time in larvae having no photoperiodic diapause varies according to temperature: at 25° C it averages 10.885 ± 17.319 days and at 15° C 49.139 ± 49.994 days. Thus at 15° C the instar lasts about four and a half times longer than at 25° C.

When, instead, 3rd instar diapausing larvae (that is, when induction occurred in the 2nd instar) were subjected to different temperatures and kept under short day conditions (to which diapausing larvae are sensitive), it is possible to point out as follows. The same averages as mentioned above are recorded, but differently grouped. If induction occurred at 25° C (and therefore a rather feeble induction) the 3rd diapausing instar kept at 25° lasts on the average, from the 2nd moult to cocoon spinning, 46.308 ± 53.845 days; if kept at 15° C it averages 117.227 ± 47.487 days, and, therefore, about two and a half times longer than at 25° C. If induction occurred at 15° C (and therefore a rather stronger induction), the 3rd diapausing larval instar kept at 25° C lasts on the average 93.700 ± 40.018 days; if kept at 15° C it averages 187.707 ± 23.874

days, about twice than at 25° C. The longer duration of the 3rd diapausing instar at 15° C, in comparison with the instar length at 25° C probably is the result of the influence exerted by lower temperature on diapause maintenance, at least in one of diapause phases, added to slowing down effect on growth and morphogenesis. On the other hand, an activating action can be ascribed to the rather high temperature of 25° C. When, indeed, the 3rd instar, immediately after the 2nd moult (when induction occurred in the 2nd instar) undergoes photoperiodic activation by transferring it to long day conditions and at the same time keeping it at 25° C, averages were as follows: with induction at 25° C 11.774 ± 7.082 days, with induction at 15° C 13.444 ± 3.888 days. Comparison between the two averages does not exhibit significant difference.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BECK S. D., 1977. - Dual system theory of the biological clock: effects of photoperiod, temperature, and thermoperiod on the determination of diapause. - *J. Insect Physiol.*, 23: 1363-1372.
- BECK S. D., 1980. - Insect photoperiodism. - 2° edit., *Academic Press*, New York.
- CHIPPENDALE G. M., REDDY A. S., 1973. - Temperature and photoperiodic regulation of diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. - *J. Insect Physiol.*, 19: 1397-1408.
- DANILEVSKY A. S., 1965. - Photoperiodism and seasonal development of insects. - English edit., *Oliver and Boyd*, Edinburgh, London.
- DANILEVSKY A. S., GORISHIN N. I., TYSHCHENKO V. P., 1970. - Biological rhythms in terrestrial arthropods. - *Ann. Rev. Ent.*, 15: 201-244.
- DE WILDE J., 1970. - Hormones and insect diapause. - *Mem. Soc. Endocrinol.*, 18: 487-514.
- DICKSON R. C., 1949. - Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth. - *Ann. Ent. Soc. Am.*, 511-537.
- HODEK I., 1978. - Role of temperature in diapause of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). - *Vest. Cs. Spol. Zool.*, 42: 172-187.
- HODEK I., 1982. - The peculiarities of diapause termination in adult insects. - *Atti Acc. Naz. Ital. Ent.*, Rc, 30 (1981-82): 45-58.
- HODEK I., 1983. - Role of environmental factors and endogenous mechanisms in the seasonality of reproduction in insects diapausing as adults : pp. 9-33. - In : «Diapause and life cycle strategies in insects», V. K. Brown, I. Hodek eds., *Dr. W. Junk publ.*, The Hague.
- HODEK I., HODKOVA M., 1986. - Diapause development and photoperiodic activation in starving females of *Pyrrhocoris apterus* - (Heteroptera). - *J. Insect Physiol.*, 32: 615-621.
- HODEK I., HODKOVA M., 1988. - Multiple role of temperature during insects diapause: a review. - *Entomol. exp. appl.*, 49: 153-165.
- HODKOVA M., HODEK I., 1987. - Photoperiodic summation is temperature-dependent in *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera). - *Experientia.*, 43: 454-456.
- HONEK A., HODEK I., 1973. - Diapause of *Chrysopa carnea* (Chrysopidae: Neuroptera) females in the field. - *Vest. Cs. Spol. Zool.*, 37: 95-100.
- LEES A. D., 1968. - Photoperiodism in insects : pp. 47-137. - In: «Photophysiology», A. G. Giese edit., IV, *Academic Press*, New York.
- PRINCIPI M. M., MEMMI M., PASQUALINI E., 1977. - Induzione e mantenimento della oligopausa larvale in *Chrysopa flavifrons* Brauer (Neuroptera, Chrysopidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 33: 301-314.
- PRINCIPI M. M., PIAZZI P., PASQUALINI E., 1975. - Influenza del fotoperiodo sul ciclo di sviluppo di *Chrysopa flavifrons* Brauer - (Neuroptera, Chrysopidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 32: 305-322.
- PRINCIPI M. M., SGOBBA D., 1985. - La diapausa larvale in *Anisochrysa flavifrons* (Brauer) (Neuroptera, Chrysopidae). - *Atti XIV Congr. Naz. Ital. Ent.*, Palermo, Erice, Bagheria, 28 maggio-1 giugno 1985: 483-490.

- PRINCIPI M. M., SGOBBA D., 1987. - La diapausa larvale in *Mallada* (= *Anisochrysa*) *flavifrons* (Brauer) (Neuroptera, Chrysopidae): cicli fotoperiodici responsabili dell'induzione, sviluppo di diapausa e attivazione, accrescimento ponderale dello stadio con diapausa. - *Boll. Ist. Ent. «Guido Grandi» Univ. Bologna*, 41: 209-231.
- SAUNDERS D.S., 1981. - Insect photoperiodism. The clock and the counter: a review. - *Physiol. Entomol.*, 6: 99-116.
- SAUNDERS D. S., 1982. - Insect clocks. - 2° edit., *Pergamon Press*, Oxford.
- TAUBER M. J., TAUBER C.A., 1973. - Seasonal regulation of dormancy in *Chrysopa carnea* (Neuroptera). - *J. Insect Physiol.*, 19: 1455-1463.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1975. - Natural daylengths regulate insect seasonality by two mechanisms. - *Nature*, 258: 711- 712.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1976. - Insect seasonality: diapause maintenance, termination and post diapause development. - *Ann. Rev. Ent.*, 21: 81-107.
- TAUBER M. J., TAUBER C.A., MASAKI S., 1986. - Seasonal adaptations of insects. - *Oxford University Press*.
- ZASLAVSKI V. A., 1988. - Insect development. Photoperiodic and temperature control. - English edit., *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg.