

MARIA MATILDE PRINCIPI

Istituto di Entomologia «Guido Grandi» dell'Università degli Studi di Bologna

Lo stato di diapausa negli Insetti ed il suo manifestarsi in alcune specie di Crisopidi (Insecta Neuroptera) in dipendenza dell'azione fotoperiodica (*) (**).

In una seduta di questa Accademia dell'ormai lontano aprile 1970 ebbi l'onore di presentare, insieme ad un mio collaboratore, il prof. Pier Luigi Castellari, purtroppo recentemente scomparso in seguito a tragico evento, una nota in cui riferivo sulle modalità di ibernamento, e sullo stato di diapausa con esso correlato e indotto dal fotoperiodo, di un gruppo di specie di Insetti Neurotteri appartenenti alla famiglia dei Crisopidi. Le ricerche sulla diapausa di tali insetti erano a quei tempi all'inizio e, con riferimento ai contributi ancora piuttosto scarsi portati da altri Autori, esponevo i primi risultati da noi ottenuti e prospettavo un programma di studi che ci ripromettevamo di svolgere.

Nel ventennio che è seguito le ricerche sulla diapausa in generale, e sul suo manifestarsi nei Crisopidi in particolare, hanno avuto un grande sviluppo in parte dovuto, per quanto riguarda i Neurotteri Crisopidi, alla loro importanza economica come predatori di artropodi fitofagi dannosi. I Crisopidi vengono oggi utilizzati in lotta biologica e in lotta integrata, e si impongono pertanto le indagini di natura ecologica sulla influenza dei fattori ambientali sui loro cicli e, in primo luogo, su quella del fotoperiodo. Anche da me e da alcuni miei collaboratori è stata data alle stampe una serie di contributi sperimentali sull'argomento, presentati in congressi o prevalentemente pubblicati nella rivista dell'Istituto, il «Bollettino dell'Istituto di Entomologia «Guido Grandi» dell'Università di Bologna». Sento però il dovere, ora che tali ricerche devono volgere verso una fase conclusiva, di riferire in sintesi a questa Accademia, che nei suoi «Atti» ha accolto la prima nota introduttiva, i risultati a cui siamo pervenuti e di inquadrare tali risultati nel vasto panorama di conoscenze attualmente disponibili sulla diapausa e sull'azione esercitata su di essa da quell'importantissimo fattore ambientale che è appunto il fotoperiodo.

(*) Lettura tenuta presso l'Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna nella seduta ordinaria della classe di Scienze Fisiche del 5 marzo 1991 e qui riprodotta con la cortese autorizzazione del Presidente.

(**) Lavoro accettato il 26 marzo 1991.

* * *

Il ritmo diurno e stagionale del periodo di luce del giorno e di oscurità della notte, in altri termini il fotoperiodo ambientale, esercita una notevole influenza su quasi tutti gli esseri viventi, influenza che in essi si rivela nella forma, nel comportamento, nella fisiologia, nella ecologia. Le reazioni al fotoperiodo sono indicate con il termine di «fotoperiodismo». Al fotoperiodismo come fenomeno biologico l'attenzione è stata rivolta per la prima volta nel 1920 da due botanici, Garner ed Allard, ma solo più tardi, negli anni '40, è sorto un vero interesse per i suoi aspetti ecologici. In realtà il fotoperiodismo ha una grande importanza nell'adattamento delle specie alle zone climatiche poste a latitudini diverse. Esso permette di fronteggiare i rischi offerti dal freddo periodico dell'inverno, dalle condizioni periodiche di aridità dell'estate, dalla carenza di cibo con ricorrenza stagionale, rispondendo alla necessità di sincronizzare lo stato attivo con la stagione favorevole.

Per quanto riguarda gli Insetti, risalgono al 1933 le prime scoperte dell'effetto fotoperiodico su quel particolare stato fisiologico chiamato diapausa (Kogure, 1933; Sabrosky e altri, 1933). Oggi sappiamo che le reazioni fotoperiodiche negli Insetti sono diffuse nei rappresentanti di tutti i principali ordini della Classe, e che si trovano in altri Artropodi, e che esse controllano vari aspetti della loro morfologia, biologia ed ecologia, tra cui il polimorfismo stagionale, il tipo di riproduzione, le modalità di deposizione dei germi, ecc. Il fotoperiodo in particolare riveste una importanza primaria nella induzione e nella regolazione della diapausa che, proprio per le funzioni a cui è delegata, appare come un fenomeno essenzialmente collegato con le stagioni⁽¹⁾.

Come altri artropodi, gli insetti trascorrono di solito le stagioni a loro sfavorevoli in uno stato che viene indicato con il termine generico di «dormienza». Crescita, sviluppo e riproduzione sono allora rallentati o addirittura arrestati. La dormienza stagionale (specialmente quella invernale) può essere una semplice «quiescenza» direttamente provocata da condizioni avverse dell'ambiente, quali le basse temperature durante l'inverno. Ma lo stato dormiente degli artropodi, che oggi viene riconosciuto prevalente, e senz'altro più avanzato nella sua organizzazione, è quello che viene denominato «diapausa».

La diapausa si presenta in uno stato dell'ontogenesi designato per ogni specie e, di regola, si inizia anticipatamente, prima del periodo critico per la sopravvivenza dell'individuo. Raramente compare nel ciclo biologico di un insetto più di una volta così da interessare stati dell'ontogenesi diversi. La diapausa non solo permette la sopravvivenza degli individui durante le stagioni avverse,

⁽¹⁾ Disponiamo per la consultazione di molte valide opere e rassegne di sintesi, che trattano le reazioni fotoperiodiche degli insetti. Tra di queste segnaliamo: Andrewartha (1952), Beck (1980), Danilevsky (1965), Danks (1987), De Wilde (1962, 1970), Grandi (1966), Hodek (1982, 1983), Hodek e Hodkova (1988), Lees (1968), Saunders (1982), Tauber e altri (1986), Zaslavski (1988).

ma regola altresì lo svolgimento dell'intero ciclo biologico di una specie. La sua esistenza è stata oramai dimostrata in quasi tutti gli ordini degli Insetti, compresi gli Atterigoti.

La diapausa si manifesta come uno stato durante il quale vengono arrestati, o semplicemente ritardati, lo sviluppo, l'accrescimento, la riproduzione, vale a dire la morfogenesi e durante il quale si abbassa il metabolismo con conseguente diminuzione del consumo di ossigeno. La diapausa può conferire un aumento della tolleranza a certe condizioni avverse. Tuttavia non è ancora ben chiara quale sia la relazione tra resistenza al freddo e diapausa. Negli insetti in diapausa si verifica inoltre una particolare abbondanza di sostanze di riserva, accumulate nel periodo di prediapausa. Durante la diapausa, in condizioni miti di temperatura, alcuni insetti possono nutrirsi sia pure sporadicamente o con ritmi ridotti.

La diapausa è determinata geneticamente e ciò implica l'esistenza di meccanismi biofisici e fisiologici mediante i quali essa insorge, si mantiene e infine si completa e cessa. Tutti i mutamenti fisiologici che si susseguono durante la diapausa vengono indicati con il termine di «sviluppo di diapausa» (Andrewartha, 1952). La particolare situazione fisiologica che si instaura durante la diapausa è la conseguenza dei cambiamenti nell'attività del sistema neuroendocrino che controlla la crescita, le metamorfosi e la riproduzione. Benchè i fattori ormonali interessati nei vari tipi di diapausa siano diversi, è il cervello in ogni caso che agisce come centro di regolazione, capace di percepire sia gli stimoli intrinseci che quelli estrinseci influenzanti la diapausa stessa. Questa doppia regolazione determina diversi gradi di dipendenza del ciclo stagionale di un insetto dalle condizioni ambientali. La diapausa diviene allora «obbligatoria» quando i fattori endogeni sono dominanti nella regolazione del ciclo; quando i fattori esterni hanno la funzione principale, la diapausa è «facoltativa» e compare solo sotto il verificarsi di particolari situazioni ambientali.

La diapausa obbligatoria riguarda generalmente specie o razze monovoltine; quella facoltativa specie o razze effettivamente o potenzialmente polivoltine. Tuttavia la diapausa di insetti monovoltini, che appare obbligatoria in condizioni naturali, sperimentalmente può essere anche soppressa, perchè accompagnata da sensibilità a certe condizioni ambientali come appunto quelle fotoperiodiche.

Nella diapausa facoltativa dunque il sistema neuroendocrino serve da mediatore o meglio esso agisce da intermediario tra gli stimoli ambientali e la funzione metabolica: da un lato crescita, sviluppo, riproduzione e comportamento sono regolati dal sistema neuroendocrino; dall'altro la funzione di tale sistema (la sintesi e lo scarico cioè del materiale neuroormonale e ormonale) è influenzato dai fattori ambientali, tra cui il fotoperiodo e altresì l'intensità luminosa, la temperatura, il nutrimento, l'umidità relativa, la densità di popolazione, ecc.

All'inizio delle ricerche si riteneva che in genere lo stato di diapausa dipendesse da una soppressione della secrezione ormonica necessaria per la crescita, lo sviluppo, la muta e la riproduzione, e che la diapausa si attuasse perchè certi organi neuroendocrini rimanevano inattivi («sindrome di deficienza»). Nella dia-

pausa si verificano in realtà deficienze di alcuni ormoni; tuttavia recentemente è stato messo in evidenza che nella diapausa larvale, per lo meno in certi casi, è un dato livello della funzione endocrina, e non la sua assenza, che ne risulta responsabile. La diapausa non deve essere considerata solo come una semplice mancanza di crescita o di riproduzione, ma piuttosto come una condizione dinamica e i processi che si verificano durante il suo svolgimento sono altamente evoluti e sotto un delicato controllo.

È ancora insoluto il problema che riguarda i mezzi attraverso cui gli stimoli fotoperiodici e gli altri stimoli ambientali vengono trasferiti nella funzione neuroendocrina nel momento appropriato del ciclo biologico. Per quanto riguarda gli stimoli fotoperiodici si ritiene che la maggior parte dei recettori sia localizzata nel cervello. Il fotoperiodo agirebbe con la luce che raggiunge il cervello attraverso una regione della cuticola trasparente, situata anteriormente nel capo. Recentemente, tuttavia, si è trovato che alcuni recettori fotoperiodici risiedono negli occhi composti.

I segnali dell'ambiente o «tokens» stagionali raramente sono costituiti da fattori contrari per loro stessi come freddo, siccità, ecc., ma sono per lo più stimoli correlati con il periodo stagionale che precede le condizioni avverse, come appunto può essere il fotoperiodo. Questi segnali hanno un effetto semantico: sono tradotti dall'organismo per indurre la necessaria «sindrome di adattamento». Funzionano come segnali esterni dell'avvicinarsi di condizioni dannose e promuovono specifiche reazioni fisiologiche con un anticipo sui momenti critici dei cicli annuali.

L'accumulo, l'immagazzinamento e l'uso delle informazioni fotoperiodiche implicano, tra gli altri sistemi, l'«orologio biologico», la cui funzione è altresì concentrata nel cervello. L'«orologio» serve a determinare la differenza qualitativa tra le notti lunghe e quelle brevi. È ipotizzata altresì l'esistenza di un meccanismo a «contatore», che accumula le notti lunghe (o brevi) successive in maniera quantitativa fino ad una soglia interna in corrispondenza della quale è completa l'induzione della diapausa. Sembra che il contatore presenti un meccanismo di compensazione con la temperatura. Si ritiene che i fotorecettori per i segnali fotoperiodici (come si è prima riferito), l'orologio e il contatore siano collocati nel cervello degli insetti, con tutta probabilità in un piccolo territorio di tessuto adiacente alle cellule neuricrine mediane.

Gli stati dell'ontogenesi colpiti dalla diapausa possono essere, secondo la specie, le uova, gli stati giovanili degli insetti eterometaboli e, negli insetti olometaboli, le larve nei vari stadi, le eopupe (sensu Grandi), le pupe ed, infine, le immagini. Il processo di induzione può verificarsi durante lo stesso stato di sviluppo destinato a subire la diapausa e, o forse più frequentemente, durante stati che precedono quelli diapausanti e dai quali possono risultare anche parecchio distanziati. Ad ogni modo gli stati di sviluppo durante i quali avviene l'induzione fotoperiodica sono in ogni specie definiti e caratterizzati per possedere sensibilità fotoperiodica. Tale sensibilità infatti non è mai estesa all'intero ciclo biologico. Gli stadi larvali che subiscono l'induzione possono presentare un

rallentamento della velocità di accrescimento e quindi un prolungamento dello sviluppo.

L'induzione della diapausa si verifica sia sotto giorni brevi (con fotofase la cui lunghezza è di solito prossima a quella degli equinozi o del solstizio di inverno) e allora si parla di insetti del tipo «a giorno lungo»; sia sotto giorni lunghi (con fotofase la cui lunghezza è prossima a quella del solstizio di estate) e allora gli insetti appartengono al tipo «a giorno breve». Esiste una lunghezza del giorno critica (o «soglia fotoperiodica»), che varia da specie a specie e, nell'ambito della stessa specie, tra le varie razze geografiche e che rappresenta il punto di transizione in una popolazione tra una incidenza molto bassa della diapausa e una molto elevata. Nella pratica tale indice corrisponde al valore fotoperiodico che provoca la diapausa nel 50% degli individui della popolazione sottoposta a sperimentazione. Alcuni fattori ambientali, e principalmente la temperatura, possono spostare il valore del fotoperiodo critico.

È di solito richiesto un certo numero di cicli fotoperiodici induttivi perchè si ottenga una risposta fotoperiodica misurabile. La diapausa cioè si realizzerebbe come risposta ad una esperienza fotoperiodica a carattere cumulativo. Per alcune specie, tuttavia, possono essere sufficienti pochi cicli per indurre la diapausa.

La diapausa si prolunga per un periodo più o meno lungo, anche di molti mesi. Tale durata è suscettibile però di variare sia in funzione delle modalità di induzione, sia di fattori ambientali che agiscono durante lo sviluppo di diapausa. La sua intensità varia infine durante l'intero svolgimento e da bassi valori iniziali sale a valori più elevati al momento del suo consolidamento, e su di essi permane più o meno a lungo, per poi ridiscendere, di regola gradualmente, fino alla sua cessazione. Si susseguono cioè una fase di intensificazione, una fase di diapausa profonda e, infine, una fase in cui l'intensità diminuisce. La diapausa non è infatti un fenomeno statico, ma, come si è già detto, essenzialmente dinamico e il suo completamento è un processo graduale.

In molte specie la sensibilità al fotoperiodo si conserva durante lo stato diapausante. Il fotoperiodo allora può avere un ruolo importante sulla fine della diapausa, come avviene nelle specie a giorno lungo sotto l'influenza delle fotofasi che si allungano al termine dell'inverno e all'inizio della primavera. Il fotoperiodo è in grado cioè di esplicitare la riattivazione dell'insetto e di modificare la velocità con cui procede lo sviluppo di diapausa. Tale velocità può venire influenzata anche da altri fattori quali la temperatura, l'umidità, stimoli sensoriali vari, ecc. In alcune specie un particolare effetto riattivante è dovuto alle basse temperature o, meglio, al raffreddamento. Al riguardo Hodek (1983) distingue i processi orotelici (sviluppo di diapausa) dai processi tachitelici (attivazione della diapausa mediante fattori di natura diversa, tra i quali il fotoperiodo). In ogni caso i processi orotelici e quelli tachitelici sono strettamente collegati tra loro.

La sensibilità al fotoperiodo durante la diapausa può diminuire fino ad esaurirsi e la fine della diapausa allora non dipende più da alcuna azione fotoperiodica. Il momento in cui cessa la reazione al fotoperiodo coincide di solito con la fine della diapausa. Talora, come può avvenire nella diapausa riproduttiva delle

immagini, la sensibilità fotoperiodica può ricomparire dopo la fine della diapausa e portare alla reinduzione di una nuova diapausa.

* * *

In questa breve sintesi, che riguarda le conoscenze di cui oggi disponiamo sulla diapausa dei Crisopidi, intendo trattenermi su quanto è stato messo in luce sull'argomento da me e dai miei collaboratori e riassumere, con i dovuti riferimenti, i reperti degli altri Autori, così da presentare un quadro informativo esauriente⁽²⁾.

Nella trattazione saranno considerate prevalentemente le specie presenti in Europa, e si darà per ora solo qualche cenno per quelle del Continente Americano, sulle quali però mi riprometto di soffermarmi in un prossimo lavoro più esteso e comprensivo.

Debbo ricordare che nell'ultimo ventennio le ricerche sono state condotte, per quanto riguarda il nostro Continente, in Francia, Italia, Svizzera, Germania, Inghilterra, Cecoslovacchia, Polonia, Russia; oltreoceano, negli Stati Uniti del Nord America.

Per seguire un ordine nella esposizione esaminerò il manifestarsi della diapausa nelle diverse specie studiate, riunendole secondo il genere di appartenenza, riservandomi di mettere in evidenza i vari tipi di comportamento nelle conclusioni finali.

Gen. NINETA

Sono state studiate in Francia le modalità di ibernamento e la diapausa di due specie: *N. flava* e *N. pallida*.

N. flava (Canard, 1982, 1983, 1986a, b, Canard e Grimal, 1988) è specie paleartica, che si trova nelle aree continentali settentrionali o montane e presente anche in Italia. È monovoltina e sverna come eopupa nel bozzolo. Gli adulti compaiono alla fine di maggio e subiscono una diapausa riproduttiva primaverile-estiva facoltativa, che viene indotta con l'esposizione delle pupe entro i bozzoli e degli stessi adulti a giorni lunghi. Siamo quindi davanti ad una reazione tipica delle specie a giorno breve. Una seconda diapausa, obbligatoria, viene quindi subita dalla eopupa chiusa nel bozzolo e destinata ad ibernare. Tuttavia se sperimentalmente le eopupe provengono da larve mantenute a giorni lunghi, la diapausa si prolunga e gli sfarfallamenti saranno tardivi; se da larve mantenute a giorni brevi, la diapausa è più breve e gli sfarfallamenti più precoci.

⁽²⁾ Una breve sintesi, che riguarda il voltinismo, le modalità di ibernamento e la comparsa della diapausa nella famiglia dei Crisopidi, è stata presentata abbastanza recentemente da Canard e Principi (1984).

N. pallida (Canard, 1985, 1986b, 1988, 1989, 1990, Canard e Grimal, 1988, 1990) è specie dell'Europa Centrale, che può tuttavia spingersi fino al sud delle Alpi ed è presente in Italia. È anch'essa monovoltina e sverna come larva del 1° stadio. Gli adulti compaiono tardivamente, non prima di agosto. Le uova hanno una lunga incubazione e la nascita delle larve si osserva dalla metà di settembre ai primi di novembre. Il passaggio al 2° stadio avviene a incominciare dalla fine di aprile. Infine in giugno le larve raggiungono il 3° stadio e i bozzoli sono filati a incominciare dalla metà di luglio. Lo sviluppo delle larve del 1° stadio è rallentato dai giorni brevi, mentre lo sviluppo di quelle del 2° e del 3° stadio è rallentato dai giorni lunghi. Il fotoperiodo sembra influenzare altresì la durata dello sviluppo eopupale nel bozzolo e sperimentalmente si sono ottenuti risultati diversi secondo l'epoca di raccolta in natura delle larve del 1° stadio e secondo il fotoperiodo a cui le larve sono state esposte successivamente in laboratorio.

Gen. CHRYSOPA

Il gen. *Chrysopa* è qui inteso in «sensu stricto» in quanto oggi, in seguito al suo relativamente recente smembramento in altri generi, è assai meno comprensivo di come fu considerato nella nota di Principi e Castellari (1970) presentata a questa Accademia. Le specie ad esso riferite, per quanto è noto, svernano come eopupa chiusa nel bozzolo. Sono specie che occupano prevalentemente un areale settentrionale o continentale, dove gli inverni sono piuttosto rigidi. In Europa la diapausa che colpisce le eopupe ibernanti è stata studiata sperimentalmente in

C. perla, in Francia da Canard (1973, 1976), da Canard e Grimal (1988) e da Canard e Queinsec (1971), in Germania da Hinke (1975). È specie assai diffusa nel Vecchio Mondo e presente anche in Italia. Gli adulti volano da maggio a settembre. È una specie di solito polivoltina e può svolgere, in condizioni di ambiente favorevoli, fino a tre generazioni in un anno. Presenta allora una diapausa facoltativa che colpisce le eopupe destinate all'ibernamento. Tuttavia sono stati isolati dalle popolazioni selvatiche ceppi monovoltini con diapausa eopupale obbligatoria. Nella diapausa facoltativa il fattore induttore è il fotoperiodo. A 20 °C il fotoperiodo critico è caratterizzato da una fotofase molto lunga, assai prossima alle 16 h (nelle ricerche di Canard, 1976, compresa tra 15 e 16 ore). L'induzione fotoperiodica della diapausa si verifica durante gli stadi preimmaginali. Sono sensibili al fotoperiodo il 1°, il 2° e il 3° stadio larvale (esclusi gli ultimi due giorni prima della filatura del bozzolo). Il 3° stadio è quello che presenta la sensibilità maggiore. L'effetto è cumulativo, anche se bastano pochi cicli fotoperiodici perchè la diapausa si verifichi. Nel sud-est della Francia la fine della diapausa si manifesta dai primi di marzo. Essa non avviene nè spontaneamente, in seguito al completamento dei processi orotelici, nè sotto l'attivazione operata dai giorni lunghi, ma è necessaria l'esposizione delle eopupe in diapausa al freddo per un certo tempo (secondo la sperimentazione di Canard, 1976, almeno per tre mesi a 4 °C). Un diverso comportamento è stato messo in

evidenza in due specie viventi nell'America del nord: *C. oculata* (Propp e altri, 1969) e *C. nigricornis* (Tauber e Tauber, 1972a). In queste la diapausa può concludersi spontaneamente sotto i giorni brevi, oppure la sua fine può essere accelerata dai giorni lunghi, ma non è necessaria l'esposizione a basse temperature.

Un comportamento simile a quello di *C. perla*, per quanto riguarda la presenza in una popolazione selvatica di individui con diapausa obbligatoria allo stato di eopupa nel bozzolo, e di individui con diapausa facoltativa sempre allo stato di eopupa, è stato messo in evidenza anche nel nord dell'Italia in *C. formosa* e in *C. viridana* (Principi e Castellari, 1970).

A riguardo della diapausa subita dalla eopupa svernante nel bozzolo è stata studiata anche

C. regalis (Canard, 1986c), specie endemica della Penisola Iberica. La diapausa in tale specie è strettamente obbligatoria e talora colpisce la eopupa assai a lungo, facendole subire due ibernamenti. Il ciclo biologico da monovoltino può così divenire semivoltino.

Infine, molto recentemente, sempre in Francia, è stata studiata sperimentalmente la diapausa in

C. pallens (Grimal e Canard, 1990). È una specie che ha una ampia distribuzione nel Vecchio Mondo e presente anche in Italia. È polivoltina e sverna come eopupa chiusa nel bozzolo. Con allevamento degli stati preimmaginali sotto un fotoperiodo di 14 h di luce e 10 h di oscurità (o con fotofase più breve) si è ottenuta una lunga diapausa della eopupa nel bozzolo. Una percentuale di tali eopupe in diapausa (il 77%) ha ripreso spontaneamente lo sviluppo morfogenetico dopo 4-10 mesi (a 20 °C), mentre tutte le eopupe sono uscite dalla diapausa e hanno ripreso lo sviluppo se sottoposte per un periodo di almeno 23 giorni alla temperatura moderatamente bassa di 9 °C. Le eopupe sono entrate in diapausa in percentuali diverse in dipendenza della lunghezza del giorno a cui era stata trasferita la larva del 3° stadio subito dopo il 2° esuviamento.

Gen. CHRYSOPERLA

Il gen. *Chrysoperla* comprende specie che una volta rientravano nel gen. *Chrysopa* s. l.

Molto studiata in diversi Paesi e sotto vari aspetti del comportamento biologico, delle applicazioni in lotta biologica e, in particolare, della diapausa è la

C. carnea, che appare estremamente comune e diffusa in tutta Europa e nei Paesi che si affacciano nel bacino del Mediterraneo. È ripetutamente citata e studiata anche nel Nord-America, dove però negli ultimi tempi, secondo qualche Autore, dovrebbe ritenersi come un'altra specie, assai affine alla *C. carnea* e con essa in passato messa in sinonimia, la *C. plorabunda*. Tuttavia Tauber e Tauber (1987) ritengono per il momento opportuno di ribadire la sinonimia pur considerando che sotto il nome di *C. carnea* si trovi probabilmente un complesso

di specie o comunque di razze tra loro non omogenee⁽³⁾. Forse deriva da ciò, per lo meno in parte, che i rilievi di natura ecologica ed etologica effettuati in regioni geografiche diverse, non sempre si corrispondono.

Sulla diapausa di *C. carnea* abbiamo numerosi contributi sperimentali: nel nostro Continente, per la Francia, di Alrouechdi e Canard (1979), Vannier (1988); per l'Italia, di Principi e Castellari (1970), Principi e altri (1988); per la Svizzera, di Duelli (1986, 1990); per l'Inghilterra, di Bowden (1979); per la Cecoslovacchia, di Hodek e Honek (1976), Honek e Hodek (1973), Honek (1973a, b, 1976); per la Polonia, di Kowalska (1971); per la Russia, di Volkovich (1987, 1988); nel Nord America, per gli Stati Uniti, di MacLeod (1967), Sheldon (1975), Sheldon e MacLeod (1974a, b), Tauber e Tauber (1969, 1970a, b, 1972b, 1973a, b, 1976a, 1978), Tauber e altri (1970a, b).

È specie polivoltina e il numero delle generazioni per anno varia secondo la latitudine e l'altitudine. Da noi in Italia comunemente se ne possono contare tre. Sverna come adulto e in tale stato subisce una diapausa riproduttiva facoltativa indotta dai giorni che si accorciano verso la fine dell'estate. Il fotoperiodo critico dipende dall'origine geografica del ceppo considerato e la sua fotofase risulta più lunga nelle popolazioni settentrionali; tuttavia di solito è sempre piuttosto elevata. Cioè la diapausa viene indotta fin dall'estate, in agosto o, in certe latitudini anche prima, in luglio. La precocità della diapausa impedisce la riproduzione in una stagione in cui temperatura e presenza di cibo ancora lo permetterebbero, ma con pregiudizio della prole che poi si troverebbe, non attrezzata, a sopportare i rigori dell'inverno e l'affamamento per carenza di prede. In regioni meridionali possono vivere biotipi che si riproducono tutto l'anno e che non presentano diapausa.

Gli adulti in diapausa continuano a lungo l'attività di volo e si nutrono fino a tutto ottobre, primi di novembre. È stato messo in evidenza da Bowden (1979) che tale attività di volo cessa sotto l'azione del fotoperiodo e che il fotoperiodo critico per la cessazione del volo ha una fotofase più breve nelle popolazioni settentrionali rispetto a quelle meridionali (all'inverso di quanto si verifica, come si è riferito, per il fotoperiodo critico per l'induzione della diapausa). L'Autore considera l'utilità biologica di tale comportamento che alle latitudini settentrionali, dove gli inverni sono più lunghi e vi è maggior bisogno di riserve energetiche, permette agli adulti una più lunga attività di volo per ricercare il cibo. Un'alta sopravvivenza degli adulti ibernanti è infatti garantita da riserve energetiche appropriate.

Sono sensibili al fotoperiodo, e quindi suscettibili di subire l'induzione, gli stati preimmaginali (uovo, stadi larvali, eopupa e pupa ambedue entro il bozzolo) e altresì lo stesso adulto, stato in cui si manifesta la diapausa. Secondo alcuni reperti sembrerebbe che gli stati sensibili possano percepire le fotofasi decre-

⁽³⁾ Recentemente in Francia Leraut (1991) ha messo in evidenza che diverse specie di *Chrysoperla* restano ancora confuse con la vera *C. carnea* (Stephens).

scenti della fine dell'estate e dell'autunno. La capacità dell'adulto di subire l'induzione può permettere in alcuni casi una diapausa ritardata postriproduttiva.

Sulla importanza della sensibilità al fotoperiodo nei vari stati dell'ontogenesi, i reperti degli Autori non sono sempre in accordo. Secondo le ricerche di Tauber e Tauber (1970b) su popolazioni di Ithaca N. Y., la diapausa di maggior durata e intensità si otterrebbe sottoponendo la eopupa, o la pupa, al trasferimento da giorni lunghi (16 h di luce e 8 h di oscurità) a giorni brevi (12 h di luce e 12 h di oscurità). Le prove sono state condotte a 24 °C. Durante questi due stati sarebbe pertanto massima la sensibilità agli stimoli fotoperiodici. Prove condotte nelle stesse condizioni sperimentali, sottoponendo al trasferimento dai giorni lunghi ai giorni brevi gli adulti neosfarfallati non hanno dato risultati uniformi e la diapausa si è manifestata nella popolazione in una proporzione inferiore al 100% (Tauber e Tauber, 1970a; Tauber e altri, 1970b). Così pure per popolazioni di Belgorod in Russia, in esperimenti condotti a 25 °C, il trasferimento dei bozzoli a giorni brevi indurrebbe una diapausa nella popolazione in percentuale assai più elevata di quando il trasferimento è subito dagli adulti neosfarfallati (Volkovich, 1987).

Infine, dagli esperimenti di Principi e altri (1988) su popolazioni del Bolognese, con temperatura di 20 °C e fotoperiodo con giorni lunghi di 16 h di luce e 8 h di oscurità e giorni brevi di 12 h di luce e 12 h di oscurità, è risultato quanto qui viene ora riassunto (fig. I). Con trasferimento da giorni lunghi a giorni brevi dei bozzoli appena tessuti, la diapausa preriproduttiva si è verificata nel 100% delle femmine e il periodo di preovideposizione ha raggiunto una durata media di circa 11 settimane (nei testimoni mantenuti a giorni lunghi la preovideposizione è in media di poco inferiore ad una settimana). Nell'89,50% di tali femmine la ovideposizione che è seguita (sempre mantenendo gli esemplari a giorni brevi) si è prolungata per un lungo periodo per concludersi poco prima della morte; nelle poche femmine rimanenti (il 10,50%) l'ovideposizione si è invece interrotta dopo pochi giorni e le femmine sono rientrate in diapausa, per riprendere quindi l'ovideposizione che, sempre sotto giorni brevi, si è protratta fin quasi alla fine della vita. Del resto è noto, come riportano Tauber e Tauber (1976a) per esemplari americani riferiti a *C. carnea*, che le lunghezze brevi del giorno possono indurre di nuovo la diapausa. Il fenomeno, come è stato precedentemente esposto, è conosciuto per la diapausa riproduttiva di insetti appartenenti anche ad altri ordini (Hodek, 1979, 1983).

Quando il trasferimento da giorni lunghi a giorni brevi è stato subito dagli adulti neosfarfallati, la diapausa si è verificata ugualmente nel 100% delle femmine; di esse, il 65,50% si è comportato in maniera simile all'89,50% delle femmine della prova precedente (tra le durate medie della preovideposizione nelle due prove non vi è differenza significativa); il 34,50% invece ha iniziato l'ovideposizione dopo una media inferiore ai sei giorni (come le femmine del testimone mantenuto costantemente a giorni lunghi), ma dopo pochi giorni (in media circa dopo 4 giorni) l'ha interrotta e non ha deposto uova per un periodo

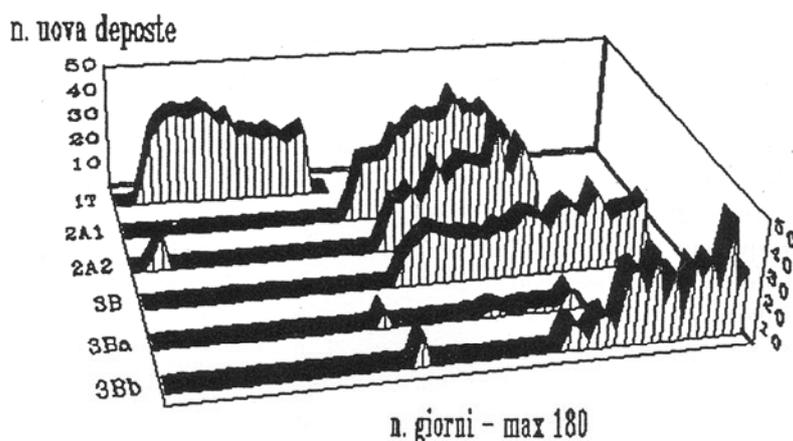


Fig. I. - *Chrysoperla carnea*. - Andamento della ovideposizione, dallo sfarfallamento alla fine della vita, sotto i diversi regimi fotoperiodici sperimentati dagli stati di sviluppo (sono utilizzati i valori medi, ad eccezione di *3Ba* e *3Bb* in cui i dati riguardano rispettivamente un unico individuo): *IT*, intero ciclo a fotoperiodo di 16 h di luce e 8 h di oscurità; *2A1* (65,50% del campione) e *2A2* (34,50% del medesimo campione), fino allo sfarfallamento a fotoperiodo di 16 h di luce e 8 h di oscurità, subito dopo lo sfarfallamento a fotoperiodo di 12 h di luce e 12 h di oscurità; *3B*, *3Ba*, *3Bb* (il grafico è interrotto prima della fine della vita), fino alla filatura del bozzolo a fotoperiodo di 16 h di luce e 8 h di oscurità, bozzolo e adulto a fotoperiodo di 12 h di luce e 12 h di oscurità. (Da: Principi e altri, 1988).

di durata media simile al periodo medio di preovideposizione delle altre femmine della stessa prova, per poi riprendere la ovideposizione e continuarla fin quasi alla fine della vita. Cioè, quando sono stati trasferiti a giorni brevi gli adulti neosfarfallati, la diapausa si è verificata ugualmente in tutte le femmine, come quando sono stati trasferiti i bozzoli, ma in una parte di esse si è instaurata con ritardo, permettendo, in attesa che l'induzione fosse completata, la maturazione delle gonadi e la deposizione di alcuni germi. Tale evenienza, qualora dovesse verificarsi in natura in situazioni di decorso stagionale particolare, porterebbe allo svernamento di maschi e di femmine che hanno potuto maturare le gonadi e accoppiarsi e quindi di femmine che hanno cominciato a deporre prima di entrare in diapausa. Come è stato dimostrato da Sheldon (1975) le femmine ibernanti conservano nella spermateca gli spermatozoi in condizioni vitali e possono riprendere a deporre in primavera uova fertili, senza la necessità di ripetere l'accoppiamento.

Generalmente, come avviene spesso nella diapausa immaginale di altri insetti, lo sviluppo di diapausa, nonostante il permanere dei giorni brevi (ma, come fanno notare Sheldon e MacLeod, 1974b, con fotofasi in accrescimento dopo il solstizio di inverno) si completa alla metà dell'inverno (a dicembre l'intensità della diapausa è già notevolmente diminuita), apparentemente senza l'intervento di un particolare stimolo. Le basse temperature in questa specie non sembrano avere un effetto riattivante. Le soglie termiche troppo basse e l'inadeguatezza della qualità e della quantità del cibo sono i fattori che mantengono in seguito

gli individui in uno stato di quiescenza e ritardano l'inizio della attività riproduttiva fino alla primavera. In condizioni sperimentali, tuttavia, la fine della diapausa viene accelerata dai giorni lunghi. Durante l'ibernamento gli adulti, specialmente quando la temperatura è mite, si nutrono saltuariamente o per lo meno ingeriscono dell'acqua.

Per ibernare gli adulti si raccolgono, talora in numero elevato, in rifugi che offrano un qualche riparo, come strati di foglie secche cadute al suolo, la parete interna delle cortecce distaccatesi dai tronchi e dalle grosse branche di vecchi alberi, l'interno di fienili, case di campagna, granai, stalle, persino occasionalmente in nidi abbandonati di vespidi sociali. Gli individui di ambedue i sessi, che si apprestano ad ibernare ed in cui è stata indotta la diapausa, a incominciare dai mesi di settembre-ottobre subiscono un cambiamento di livrea e da verdi che erano divengono di color bruno-giallastro con macchie più o meno estese di color ruggine, prevalentemente diffuse sul dorso. È stato dimostrato (Honek, 1973a, b, 1976) che non vi è relazione tra il cambiamento di colore e intensità della diapausa. Le basse temperature sono il principale fattore che induce il cambiamento. Tuttavia il verificarsi della diapausa è un primo requisito per tale cambiamento e pertanto il fotoperiodo ne è così coinvolto.

La normale livrea verde è invece conservata dagli adulti ibernanti di due specie americane dello stesso genere, *C. downesi* (Tauber e Tauber, 1976b) e *C. harrisii* (Tauber e Tauber, 1974) e da una nostra specie a diffusione mediterranea, la

C. mediterranea, studiata da Canard (1987).

Gen. PEYERIMHOFFINA⁽⁴⁾

Appartiene a tale genere una specie che una volta era riferita anch'essa al gen. *Chrysopa* s. l. e di cui è stata studiata sperimentalmente la diapausa, la *P. gracilis* (Canard e Grimal, 1988, 1990; Grimal, 1988).

È specie piuttosto rara, segnalata per l'Europa centrale e altresì per la nostra Penisola e per alcuni Paesi occidentali del bacino del Mediterraneo. Come *C. carnea* sverna allo stato adulto. Sembra essere monovoltina, ma non si esclude l'esistenza di una 2° generazione. Come adulto presenta una diapausa riproduttiva che, in laboratorio, si è verificata indipendentemente dai vari fotoperiodi costanti (con giorni lunghi, medi e brevi) sperimentati durante lo sviluppo preimmaginale. Tuttavia la diapausa era evitata, trasferendo gli individui dopo la

⁽⁴⁾ Recentemente da Brooks e Barnard (1990) è stata riconosciuta la sinonimia con il gen. *Peyerimhoffina* Lacroix, 1920, (specie tipica: *P. pudica* Lacroix) del gen. *Tjederina* Holzel, 1970, (specie tipica *Chrysopa gracilis* Schneider) creato in occasione dello smembramento del gen. *Chrysopa* s. l. Anche se la sinonimia è stata formulata senza che sia stato possibile l'esame dell'esemplare tipo di *P. pudica*, ritengo in questa rassegna, che tuttavia non tratta problemi di sistematica, di seguire tale ultima denominazione.

fine della vita attiva da giorni brevi, o medi, a giorni lunghi. Le larve non sono risultate fotosensibili, mentre al contrario lo sono risultati gli stati contenuti nel bozzolo e le immagini. Le femmine in diapausa hanno iniziato l'ovideposizione quando trasferite da giorni brevi a giorni lunghi.

Gen. MALLADA

Le specie di tale genere (una volta rientranti anch'esse nel gen. *Chrysopa* s. l.) presentano larve che si ricoprono per tutta la loro vita di una coltre di frammenti di natura varia, prelevati dall'ambiente frequentato e ancorati a setole specializzate dorsali e laterali. Per quanto è noto, l'inverno è trascorso come larva del 3° stadio ancora attiva e non matura, più raramente del 2° stadio. Si tratta di specie diffuse soprattutto in regioni con clima temperato e inverni non troppo rigidi. La diapausa che colpisce le larve del 3° stadio destinate all'ibernamento è stata studiata in Italia da Principi e dai suoi collaboratori. Oggetto delle ricerche è stata prevalentemente

M. flavifrons⁽⁵⁾ (Principi e altri, 1975, 1977, 1990, Principi e Sgobba, 1985, 1987). È specie polivoltina e da noi presenta di regola tre generazioni in un anno. Le larve della 3° generazione sono quelle destinate all'ibernamento (forse insieme a qualche ritardataria della 2°), prevalentemente nel 3° stadio, ma talora anche nel 2° stadio. In natura, nelle giornate più miti, le larve ibernanti sono state viste spostarsi sui tronchi e sui rami delle piante e catturare qualche preda e nutrirsi. La maturità è raggiunta in primavera e quindi è filato il bozzolo entro cui si compiranno le metamorfosi.

Sperimentalmente si è dimostrato che le larve del 3° stadio destinate all'ibernamento subiscono una diapausa facoltativa indotta dai giorni brevi percepiti dalle larve dei due stadi precedenti. Nelle prove di laboratorio, condotte alla temperatura di 20 °C, si è trovato che le larve del 1° stadio possiedono una debole sensibilità al fotoperiodo e che l'esposizione a giorni brevi (di 12 h di luce e 12 h di oscurità) le porta a prolungare lievemente la durata del loro sviluppo rispetto a quanto si osserva sotto giorni lunghi (di 16 h di luce e 8 h di oscurità). Tale sensibilità risulta però assai più accentuata nelle larve del 2°

⁽⁵⁾ Oggi si impone una revisione tassonomica di alcuni gruppi di specie del gen. *Mallada*. Moderne tecniche di approccio per la soluzione di vari problemi di sistematica, quali quella che utilizza il metodo elettroforetico per l'analisi del sistema gene-enzima, hanno rivelato l'esistenza nell'ambito di alcune di esse, come in *M. prasinus* e altresì in *M. flavifrons*, di entità che fra loro non si corrispondono. Un maggiore approfondimento della situazione e la ricerca di caratteri distintivi a livello morfologico e cromatico potranno permettere di riconoscere e valutare tali entità. Per ora conservo il nome di *M. flavifrons*, pur non escludendo che con esso possano venir riunite razze o specie affini, per gli esemplari appartenenti alla popolazione che ci ha fornito il materiale sperimentale da noi utilizzato. Tale popolazione vive in un'area della macchia mediterranea del litorale tirrenico situata a Quercianella nel Comune di Livorno. Gli esemplari sono stati catturati di preferenza su *Quercus ilex*.

stadio, che sotto i giorni brevi subiscono un notevole prolungamento della durata dello sviluppo (nelle condizioni sperimentali adottate ha superato la media di un mese, mentre la durata di sviluppo sotto giorni lunghi è stata in media di circa 13 giorni). Tale prolungamento di sviluppo del 2° stadio si verifica anche se la larva del 1° stadio è stata esposta ai giorni lunghi. Tuttavia è stato rilevato un certo aumento della durata di sviluppo del 2° stadio mantenuto a giorni lunghi, provocato dalla permanenza del 1° stadio a giorni brevi.

La larva del 3° stadio, se il 2° stadio è stato mantenuto a giorni brevi e mantenuta essa pure a giorni brevi, ha raggiunto la maturità e costruito il bozzolo dopo una media di 5-6 mesi dal 2° esuviamento. Tale rallentamento dello sviluppo indotto dai giorni brevi permane, sia pure in debole grado, nella eopupa entro il bozzolo e, forse, anche nella pupa.

Se però il 2° stadio si è sviluppato sotto giorni lunghi, se cioè non si è avuta l'induzione fotoperiodica, la larva di 3° stadio non rivela sensibilità al fotoperiodo e, anche se mantenuta sotto giorni brevi, compie il suo sviluppo fino alla filatura del bozzolo in un numero medio di giorni pressochè uguale (una diecina di giorni nella nostra sperimentazione) a quello della durata ottenuta per il testimone, dove l'intero sviluppo larvale si svolgeva sotto giorni lunghi.

Sempre sperimentalmente si è messo in evidenza il valore cumulativo dei cicli fotoperiodici a breve fotofase, subiti dalla larva del 2° stadio durante l'induzione (fig. II). Ogni ciclo induttivo è responsabile di un certo prolungamento di sviluppo nella larva di 3° stadio. La durata maggiore dello stadio diapausante, e quindi la diapausa più prolungata, si è avuta quando l'intero sviluppo della larva di 2° stadio si è svolto sotto giorni brevi. Tuttavia esiste una soglia di induzione che, nelle condizioni sperimentali adottate, è risultata inserita tra 10 e 17 cicli induttivi e che segna il passaggio da una debole diapausa, con breve durata di sviluppo dello stadio diapausante, ad una diapausa assai più intensa e prolungata, con lunga durata dello stadio diapausante.

La larva di 3° stadio che si trova in diapausa risulta sensibile al fotoperiodo. Pertanto è possibile provocare sperimentalmente la sua riattivazione esponendola a cicli di giorni lunghi. La riattivazione è stata operata sottoponendo le larve, dopo differenti intervalli di tempo dal 2° esuviamento, in un primo esperimento a un numero di 10 cicli consecutivi a giorno lungo, oppure, in un esperimento successivo, sempre operando dopo differenti intervalli di tempo dal 2° esuviamento, ad attivazione permanente, trasportando definitivamente le larve a giorni lunghi. Le risposte ottenute con tali artifici sperimentali (come si vede dalle figg. III e IV) mettono in evidenza che lo stato di diapausa è già instaurato all'inizio del 3° stadio. Si tratta però di una diapausa ancora non consolidata, e modesto è il numero medio di giorni per arrivare alla filatura del bozzolo. Con riattivazioni (sia temporanee che permanenti) operate successivamente, dopo intervalli di tempo dal 2° esuviamento più prolungati, si è elevato il numero medio di giorni intercorso tra l'inizio della riattivazione e la filatura del bozzolo. Con il procedere dello sviluppo di diapausa aumenta infatti l'intensità della diapausa stessa. Quando lo sviluppo di diapausa è oramai verso la fine, con riattivazione

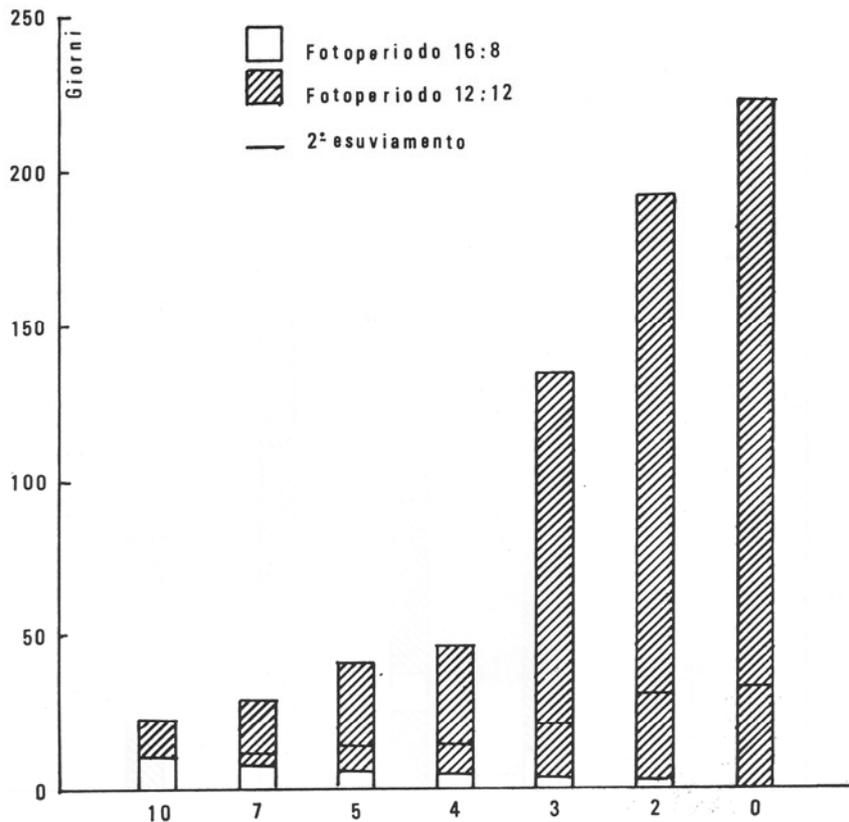


Fig. II. - *Mallada flavifrons*. - Influenza dell'esposizione delle larve del 2° stadio a differenti cicli a breve fotofase, sullo sviluppo delle larve di 3° stadio. In ascissa è indicato il numero dei cicli a fotoperiodo con lunga fotofase, a cui sono state sottoposte le larve del 2° stadio. (Da: Principi e Sgobba, 1985).

permanente operata dopo 120 giorni dal 2° esuvamento, è risultato assai più basso il numero medio di giorni intercorso tra l'inizio della riattivazione e la filatura del bozzolo.

Lo studio dell'accrescimento ponderale subito dalla larva di 3° stadio con diapausa, durante l'intero sviluppo dal 2° esuvamento alla filatura del bozzolo, conferma quanto da noi è stato messo in evidenza con l'applicazione del metodo sperimentale della riattivazione. Operando a 21 °C e con disponibilità di cibo continua, si è trovato che subito dopo il 2° esuvamento le larve hanno peso significativamente diverso secondo che vi sia stata o no l'induzione fotoperiodica (nel primo caso infatti il peso medio è un poco superiore). L'accrescimento ponderale procede quindi con velocità diversa secondo che si tratti di larve senza o con diapausa. Nelle larve senza diapausa la velocità dell'accrescimento ponderale è stata maggiore e più uniforme, ma esse hanno raggiunto un peso medio inferiore a quello raggiunto dalle larve diapausanti. Poco prima della filatura del bozzolo l'incremento ponderale si è ridotto o addirittura si è annulla-

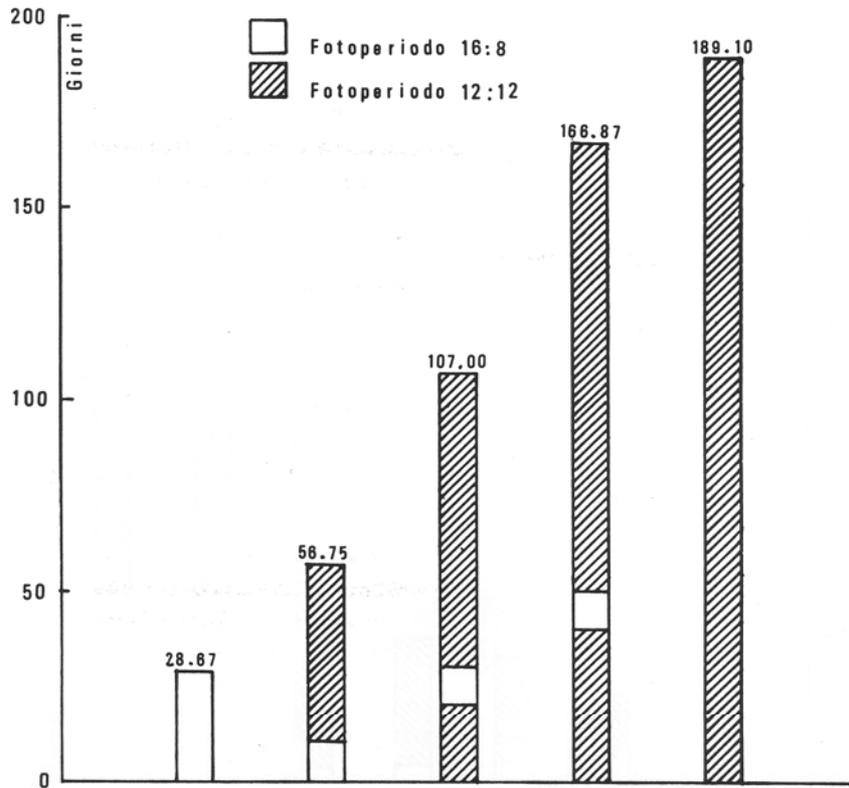


Fig. III. - *Mallada flavifrons*. - Riattivazione delle larve del 3° stadio diapausanti, con esposizione a fotoperiodo a lunga fotofase per l'intero sviluppo o solo per un periodo di 10 giorni a distanza diversa dal 2° esuvamento. (Da: Principi e Sgobba, 1985).

to (fig. V). Nelle larve diapausanti l'accrescimento ponderale ha avuto un andamento assai diverso. Nelle prime tre o quattro settimane, corrispondenti ad una diapausa poco profonda e ancora non consolidata, esso è proceduto con velocità abbastanza uniforme, ma tuttavia inferiore a quella registrata nelle larve senza diapausa (fig. VI). Poi, con il consolidarsi della diapausa, i pasti si son fatti meno frequenti e si è cominciato a verificare qualche decremento di peso. Complessivamente, dopo la 4° o la 5° settimana, la velocità dell'acrescimento ponderale è diminuita ulteriormente. Tuttavia le larve, sia pure lentamente, hanno continuato ad aumentare di peso (il peso medio più elevato raggiunto è stato circa il doppio del peso medio raggiunto dalle larve senza diapausa)⁽⁶⁾. Le larve,

⁽⁶⁾ Per una specie di un altro ordine, il Dittero *Chironomus plumosus*, è stato messo in evidenza che in natura gli adulti primaverili, provenienti da larve che hanno subito la dormienza invernale, sono molto più grandi e pesanti degli adulti estivi provenienti da larve senza dormienza (Ineichen e altri, 1979).

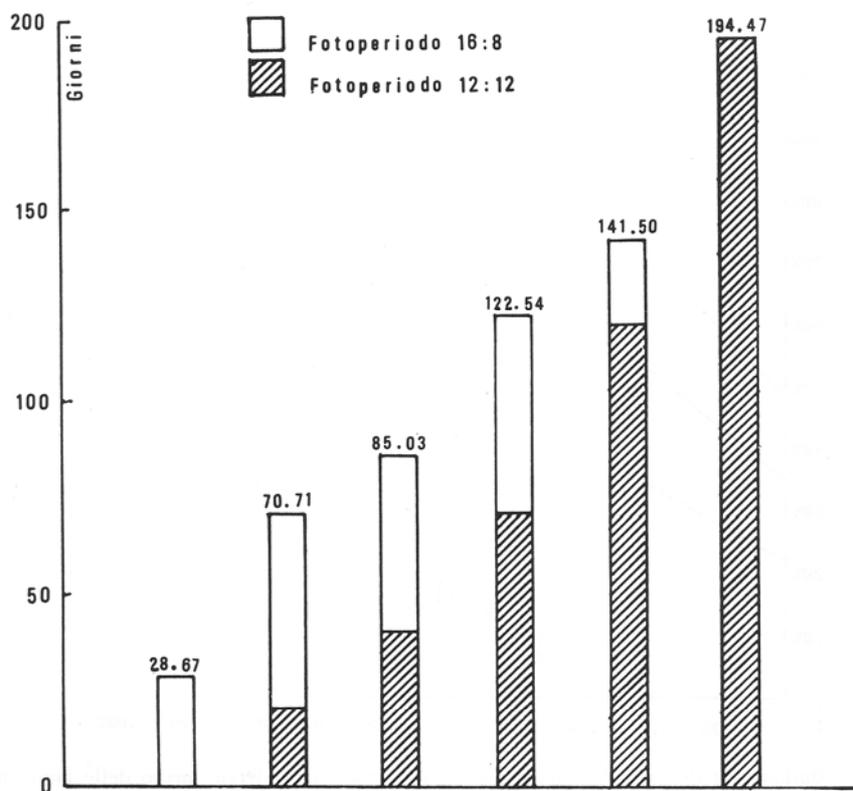


Fig. IV. - *Mallada flavifrons*. - Riattivazione delle larve del 3° stadio diapausanti, con trasferimento a fotoperiodo a lunga fotofase operato a distanze diverse dal 2° esuvimento. (Da: Principi e Sgobba, 1985).

infine, prima di essere pronte per la filatura del bozzolo, hanno subito un decremento di peso che, secondo gli individui, ha interessato una o due settimane (fig. VII). Il peso medio del bozzolo delle larve con diapausa è risultato superiore al peso medio del bozzolo della larve senza diapausa.

Si è già riferito nella parte introduttiva che la temperatura può esercitare una notevole influenza sulla diapausa, sia durante la fase della sua induzione, sia durante lo «sviluppo di diapausa» e sulla riattivazione. Per quanto riguarda *M. flavifrons*, si è sottoposto il 2° stadio larvale all'induzione fotoperiodica sotto temperature diverse (15 °C e 25 °C). A 15 °C si è conseguito il raddoppio della durata media di sviluppo dello stadio, rispetto a quella ottenuta a 25 °C (fig. VIII). Con tale aumento notevole del numero dei cicli fotoperiodici induttivi, la durata media dello sviluppo delle larve di 3° stadio diapausante, con esposizione del 3° stadio a 25 °C, è circa raddoppiata; con esposizione del 3° stadio a 15 °C, è aumentata di poco più di una volta e mezza (fig. IX).

Sottoponendo, infine, il 3° stadio diapausante a temperature diverse, a parità

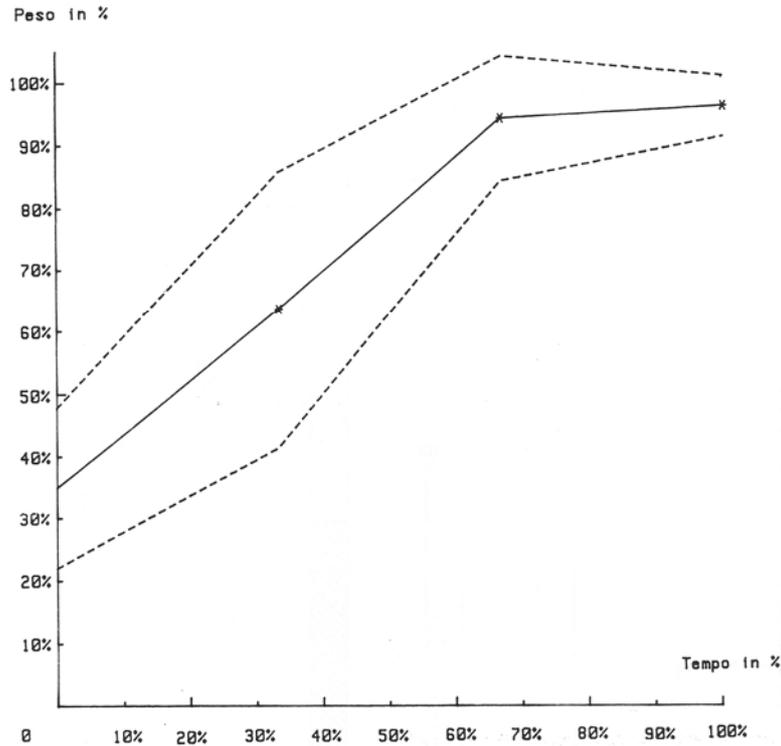


Fig. V. - *Mallada flavifrons*. - Andamento dell'accrescimento ponderale medio delle larve di 3° stadio senza diapausa (l'ultima pesata riguarda il bozzolo). I valori che formano la linea continua sono stati calcolati in percentuale rispetto al peso massimo di ogni individuo (in ordinata) e in percentuale rispetto al tempo trascorso come 3° stadio (in ascissa). Le linee tratteggiate indicano la deviazione standard delle medie che compongono la spezzata. (Da: Principi e Sgobba, 1987).

di condizioni di temperatura sperimentate dal 2° stadio durante l'induzione, si è ottenuta, con induzione a 25 °C, una durata media di sviluppo dal 2° esuviamen- to alla filatura del bozzolo, a 15 °C di circa due volte e mezza quella ottenuta a 25 °C; con induzione a 15 °C, di circa due volte a 15 °C quella ottenuta a 25 °C (fig. X). Il 3° stadio diapausante è pertanto sensibile alla temperatura, ma con gli esperimenti condotti non ci è permesso di discriminare il valore della in- fluenza della temperatura sulla morfogenesi da quello sullo «sviluppo di diapau- sa».

Da quanto sopra si è riferito si può dedurre che in natura si avranno condi- zioni diverse di diapausa in dipendenza dell'epoca di comparsa del 2° stadio e delle temperature che si verificheranno durante il suo sviluppo. D'altra parte le temperature che si verificheranno durante lo sviluppo del 3° stadio colpito dalla diapausa a loro volta influenzeranno la sua durata e l'epoca in primavera della filatura del bozzolo.

Molto recentemente è stata studiata nella Francia sud occidentale una specie affine a *M. flavifrons* e a comportamento assai simile per quanto riguarda la diapausa, e cioè:

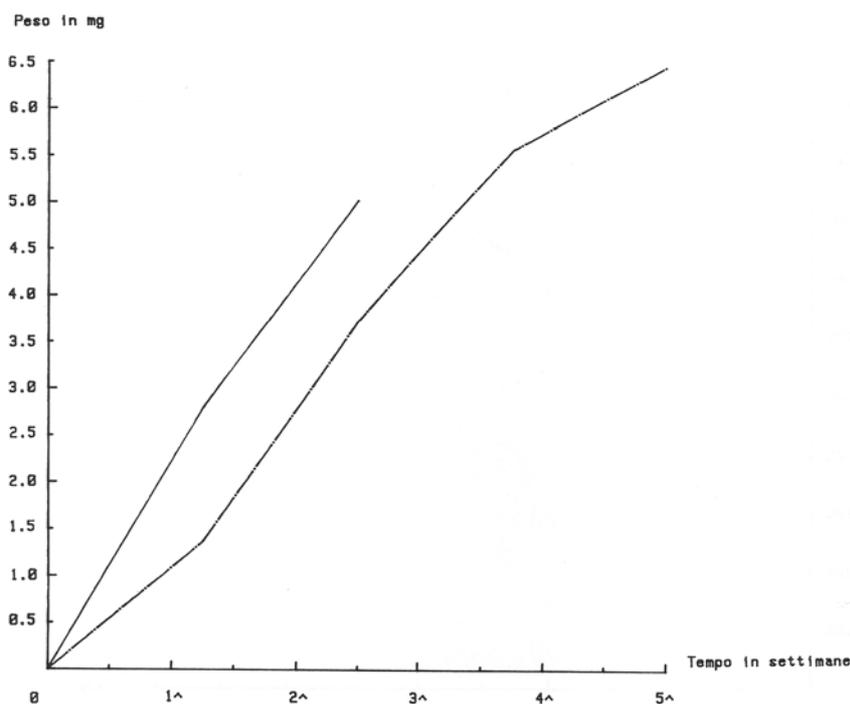


Fig. VI. - *Mallada flavifrons*. - Rappresentazione dell'incremento ponderale medio durante il 3° stadio in larve senza diapausa (linea continua) e con diapausa (linea tratteggiata). Per le larve in diapausa sono considerate solo le prime cinque settimane. (Da: Principi e Sgobba, 1987).

M. picteti (Canard e altri, 1990). La sperimentazione è stata condotta con temperatura mantenuta a 21 °C e utilizzando tre fotoperiodi con rapporto tra fotofase e scotofase di 16:8; 12:12; 8:16. Tanto il 1° stadio quanto, in maniera più accentuata, il 2° stadio, come in *M. flavifrons*, hanno prolungato il loro sviluppo sotto i giorni di 12 h di luce e 12 h di oscurità. Il prolungamento è stato meno pronunciato sotto i giorni con 8 h di luce e 16 h di oscurità. Sotto ambedue i fotoperiodi il prolungamento di sviluppo nel 3° stadio, dovuto alla diapausa, è stato assai più vistoso e per tale prolungamento è stata fondamentale, come in *M. flavifrons*, l'esposizione del 2° stadio al fotoperiodo di 12 h di luce e 12 h di oscurità. Un effetto simile ha avuto l'esposizione del 2° stadio a 8 h di luce e 16 h di oscurità. Tuttavia sotto il primo fotoperiodo la durata di sviluppo del 3° stadio è risultata maggiore e si è avuta una diapausa più intensa. Come conseguenza, a differenza di quanto è stato osservato in *M. flavifrons*, dove pressochè tutte le larve mantenute a giorno breve hanno filato il bozzolo, una elevata percentuale delle larve non è uscita dalla diapausa ed è morta prima di filare il bozzolo. Sotto il fotoperiodo di 8 h di luce e 16 h di oscurità la percentuale delle larve morte prima della filatura del bozzolo è stata minore. La diapausa più prolungata e intensa è stata ottenuta con esposizione permanente di tutti tre gli stadi larvali a fotoperiodo di 12 h di luce e 12 h di oscurità.

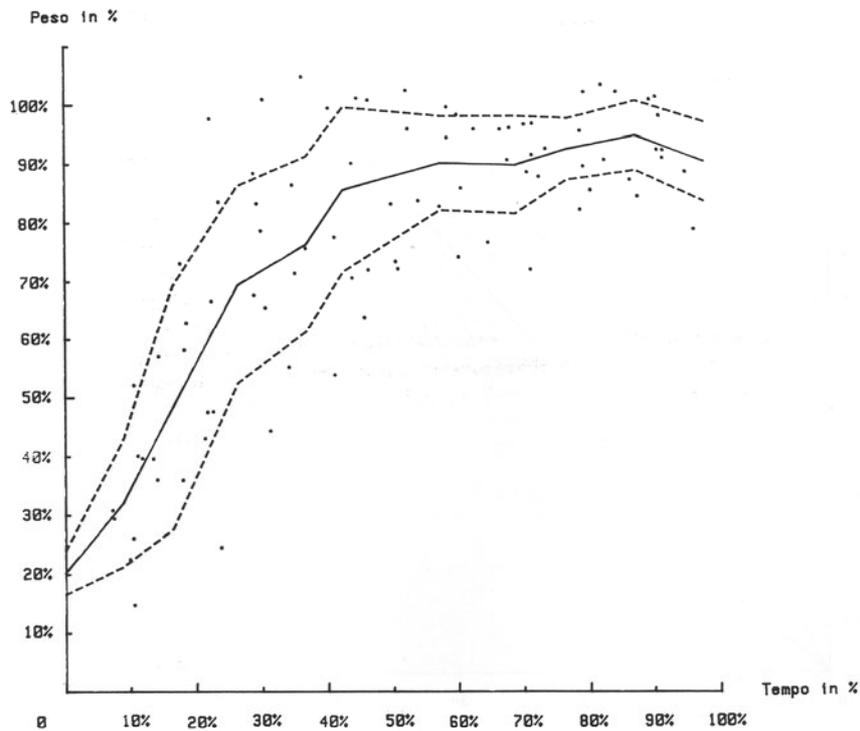


Fig. VII. - *Mallada flavifrons*. - Andamento dell'accrescimento ponderale medio delle larve di 3° stadio in diapausa (che in tale stadio abbiano trascorso almeno dieci settimane). L'ultima pesata riguarda il bozzolo. I valori che formano la linea continua sono stati calcolati in percentuale seguendo lo stesso criterio riferito per la fig. V. Le linee tratteggiate indicano la deviazione standard delle medie. I punti raffigurano in percentuale i valori delle singole pesate. (Da: Principi e Sgobba, 1987).

In maniera simile a *M. flavifrons*, le larve di 3° stadio in cui non è stata indotta la diapausa non mostrano che scarsa o nulla sensibilità al fotoperiodo e nella gran maggioranza, se esposte ai giorni di 12 h di luce e 12 h di oscurità, non presentano alcun prolungamento di sviluppo o, in una piccolissima percentuale, ne subiscono uno assai lieve.

L'accrescimento ponderale nelle larve con diapausa procede in maniera simile a quella rilevata in *M. flavifrons* e, anche in *M. picteti*, i bozzoli delle larve che hanno subito la diapausa sono risultati più pesanti dei bozzoli di quelle senza diapausa.

Come in *M. flavifrons*, è stato registrato un certo prolungamento dello sviluppo anche per gli stati contenuti entro il bozzolo e provenienti dalle larve con diapausa, prolungamento considerato dagli Autori come un effetto residuo dell'azione di rallentamento esplicita dai fotoperiodi che provocano la diapausa.

Infine è attualmente in corso di studio in Italia (Principi e Sgobba, in preparazione) una terza specie, che per alcuni aspetti della sua morfologia e biologia

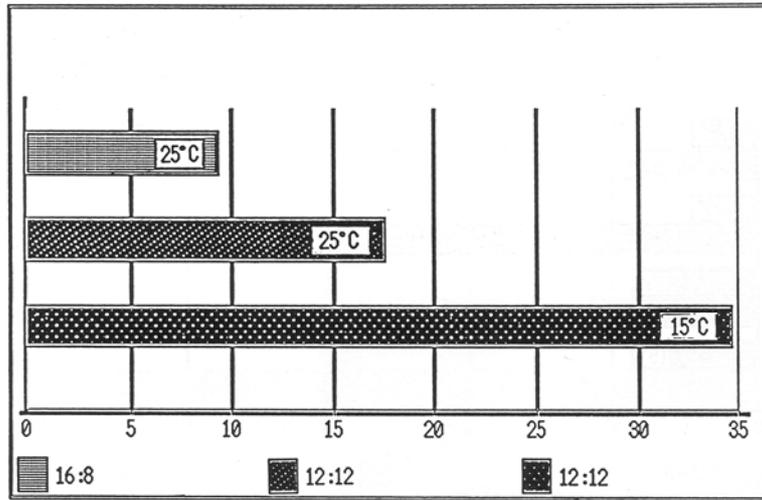


Fig. VIII. - *Mallada flavifrons*. - Durata media in giorni del 2° stadio larvale, a differenti condizioni di temperatura e di fotoperiodo. (Da: Principi e altri, 1990).

non è strettamente affine alle specie rientranti nel gruppo di *M. flavifrons*. Si tratta di

M. clathratus. L'elaborazione dei dati sperimentali non è ancora ultimata; tuttavia ci è possibile fin da ora affermare che in tale specie la diapausa facoltativa indotta dai giorni brevi, che colpisce le larve del 3° stadio destinate all'i-

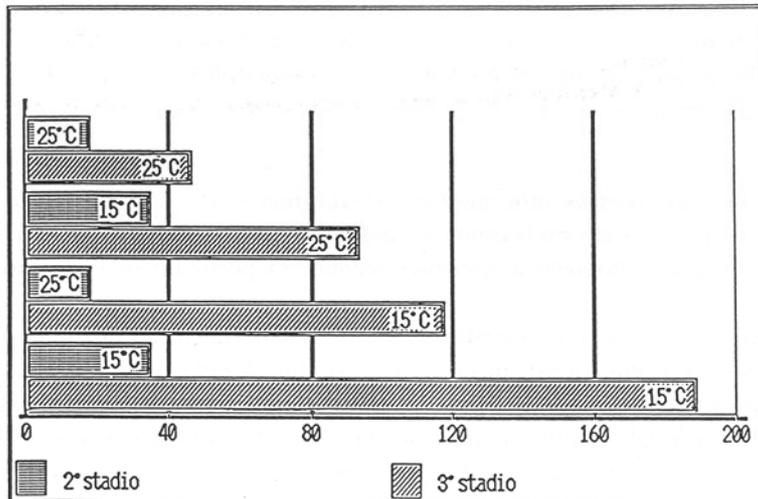


Fig. IX. - *Mallada flavifrons*. - Effetto della temperatura a cui viene esposto il 2° stadio larvale durante l'induzione fotoperiodica, sulla durata media in giorni del 3° stadio larvale con diapausa (a differenti temperature). (Da: Principi e altri, 1990).

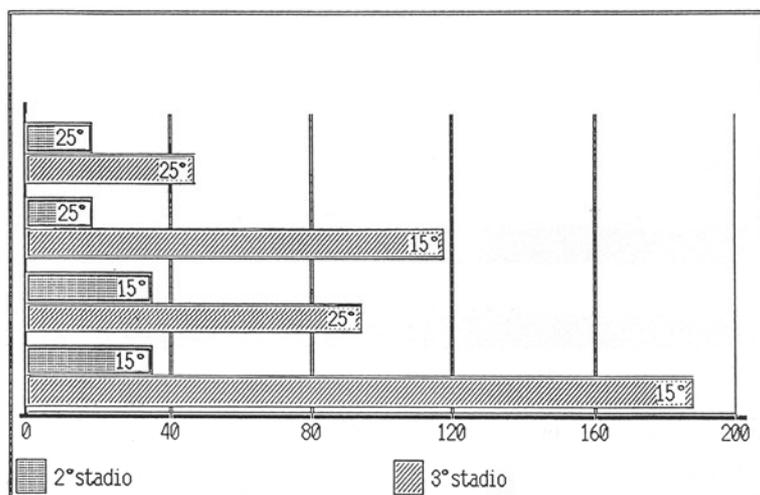


Fig. X. - *Mallada flavifrons*. - Effetto della temperatura a cui viene esposto il 3° stadio larvale con diapausa sulla sua durata media in giorni (con induzione fotoperiodica a differenti temperature). (Da: Principi e altri, 1990).

bernamento, si presenta con alcune caratteristiche differenti da quelle rilevate in *M. flavifrons*. L'esposizione al fotoperiodo di 12 h di luce e 12 h di oscurità non determina infatti negli stadi larvali durante i quali avviene l'induzione (cioè il 1° stadio e, prevalentemente, il 2° stadio) il prolungamento di sviluppo accentuato osservato in *M. flavifrons* e altresì in *M. picteti*. Inoltre, quando il trasferimento dai giorni lunghi (con 16 h di luce e 8 h di oscurità) ai giorni brevi (con 12 h di luce e 12 h di oscurità) è operato subito dopo il 2° esuviamento, una modesta percentuale delle larve del 3° stadio dimostra sensibilità al fotoperiodo ed è in grado di affrontare una lunga diapausa.

* * *

Quanto è stato riferito sulle modalità di ibernamento, sulla diapausa e sull'azione del fotoperiodo sui cicli biologici delle specie di Crisopidi viventi in Europa e fino ad oggi sottoposte a sperimentazione, ci permette di formulare alcune conclusioni.

Secondo le specie considerate, possono essere destinati all'ibernamento i seguenti stati dell'ontogenesi: la larva di 1° stadio (*Nineta pallida*); la larva di 2° stadio o, prevalentemente, quella di 3° stadio ancora attiva e non matura (specie del gen. *Mallada*); la eopupa chiusa nel bozzolo (*Nineta flava* e specie del gen. *Chrysopa* s. s.); e, infine, l'adulto (*Peyerimhoffina gracilis* e specie del gen. *Chrysoperla*).

Ad eccezione di *N. flava*, dove sperimentalmente sono state messe in evidenza due differenti diapause che colpiscono a loro volta differenti stati dell'ontogenesi e rispondono a particolari esigenze del ciclo biologico, in tutte le altre

specie studiate la diapausa compare una sola volta nel ciclo e colpisce lo stato di sviluppo destinato ad ibernare.

In alcune specie tale diapausa può essere obbligatoria, cioè verificarsi indipendentemente dall'azione dei fattori ambientali e, in particolare, del fotoperiodo. Per quanto ci indicano i dati sperimentali, è obbligatoria la diapausa della eopupa ibernante in *N. flava*, quella della eopupa ibernante di individui monovoltini in *C. perla*, quella della eopupa ibernante in *C. regalis* e, con qualche riserva, quella immaginale in *P. gracilis*. Tuttavia, sempre in via sperimentale, si è osservato che, anche in tale forma di diapausa, gli stati che la subiscono possono risentire in un certo grado dell'azione fotoperiodica. Infatti, in *N. flava* la durata della diapausa sembra dipendere dal fotoperiodo a cui sono sottoposte le larve (la diapausa è più lunga se le larve sono state sottoposte a giorni lunghi e, viceversa, è più breve quando le larve sono state sottoposte a giorni brevi). E in *P. gracilis* la diapausa può essere evitata trasferendo gli individui, dopo la fine della vita attiva della larva, da giorni brevi, o medi, a giorni lunghi; sensibili al fotoperiodo sono risultati infatti gli stati contenuti nel bozzolo e gli adulti e, infine, la diapausa immaginale può essere interrotta trasferendo gli adulti da giorni brevi a giorni lunghi.

Nelle specie dove la diapausa appare decisamente facoltativa e dove si è provata sperimentalmente l'azione fotoperiodica, l'induzione può avvenire unicamente negli stati di sviluppo che precedono lo stato diapausante (come in *C. perla*, *C. pallens*, *M. flavifrons*, *M. picteti*) oppure anche nello stesso stato diapausante (come in *C. carnea* e, parzialmente rispetto alla popolazione sottoposta alla sperimentazione, in *M. clathratus*).

La fine della diapausa può verificarsi spontaneamente, senza l'intervento di un fattore esterno, come in *C. pallens* per una parte della popolazione sottoposta a sperimentazione, *C. carnea*, *M. flavifrons* e, per una parte della popolazione sottoposta a sperimentazione, *M. picteti* e *M. clathratus*. Tuttavia sperimentalmente il fotoperiodo può risultare un fattore riattivante nella diapausa di *C. carnea* e delle specie del gen. *Mallada*. Si è provata invece la necessità dell'intervento di un fattore riattivante, quale quello consistente in un periodo di raffreddamento a bassa temperatura, nel caso della diapausa eopupale di *C. perla* e, in una parte della popolazione, di *C. pallens*.

La capacità di movimento e di assumere cibo è stata osservata negli stati diapausanti di *C. carnea* e delle specie del gen. *Mallada* e, in queste ultime, altresì di accrescimento ponderale, sia pure con velocità estremamente ridotta.

Una attenzione speciale merita il rallentamento dello sviluppo sotto i giorni brevi nella larva del 1° stadio ibernante di *N. pallida*. Tale comportamento infatti, almeno per il momento, è stato considerato a parte, in quanto non si sono riscontrate le caratteristiche necessarie per classificarlo come una vera diapausa. Da rilevare inoltre che nella stessa specie l'azione dei giorni lunghi provoca nei mesi primaverili ed estivi un rallentamento dello sviluppo nelle larve di 2° e di 3° stadio.

Tutte le forme di diapausa indotta fotoperiodicamente, che colpiscono stati

ibernanti, presentano una soglia fotoperiodica critica con fotofasi proprie dei giorni brevi, anche se talora superiori alle 12 h come avviene in *C. carnea*, in cui la diapausa è indotta alla metà del mese di agosto o anche prima, quando le condizioni di temperatura e la disponibilità di cibo sono ancora favorevoli al pieno sviluppo. Si tratta ad ogni modo di specie rientranti nella categoria «a giorno lungo». Un comportamento differente è offerto da *N. flava*, per quanto riguarda la diapausa facoltativa riproduttiva, che colpisce gli adulti in primavera-estate e che è indotta dai giorni lunghi. In questo caso siamo dinanzi ad un comportamento tipico delle specie «a giorno breve».

Con le conclusioni esposte abbiamo tentato di tratteggiare un quadro riassuntivo dei vari tipi di diapausa nelle specie di Crisopidi viventi in Europa e fino ad ora studiate. Tuttavia si tratta ancora di un quadro molto incompleto e che non può essere generalizzato. Spesso, come dalla trattazione emerge, specie appartenenti allo stesso genere presentano infatti comportamenti anche molto differenti.

Con il procedere delle ricerche, che da un punto di vista generale illustreranno ulteriormente i vari complessi aspetti della diapausa e, in particolare nei Crisopidi, con l'estendersi della sperimentazione e dei rilievi di campo a un numero sempre più ampio di specie, potremo pervenire alla stesura di uno schema più comprensivo ed esauriente delle strategie utilizzate da questa interessante famiglia di Neuroteri per affrontare e superare le condizioni avverse della stagione invernale (e in certi casi di quella estiva), e a una conoscenza più approfondita dell'azione del fotoperiodo nella regolazione dei cicli biologici.

RIASSUNTO

Le ricerche sulla diapausa degli insetti e sull'azione esplicita dal fotoperiodo sulla sua induzione e sulla sua regolazione, hanno avuto nell'ultimo ventennio un grande sviluppo. L'Autore ne riassume in una breve sintesi i risultati più salienti, così da presentare il fenomeno della diapausa nei suoi aspetti generali.

Per quanto riguarda i Neuroteri Crisopidi tali ricerche sono state soprattutto sollecitate dalla importanza economica della famiglia, in quanto alcune specie, per la loro attività di predatori di artropodi fitofagi dannosi, vengono oggi utilizzate in lotta biologica e in lotta integrata. Si sono imposte pertanto le indagini di natura ecologica per definire l'influenza dei vari fattori ambientali, e in particolare del fotoperiodo, sullo svolgimento dei cicli biologici.

Sulla base dei reperti portati dall'Autore e dai suoi Collaboratori, e altresì di quelli forniti dalla letteratura e dovuti ad altri Autori, che vengono citati, sono quindi esposte e discusse le caratteristiche principali dei cicli biologici e le modalità con cui si manifesta lo stato di diapausa nelle specie studiate viventi in Europa.

Gli stati ontogenetici destinati all'ibernamento, secondo la specie considerata, possono essere: la larva di 1° stadio in *Nineta pallida*; la larva di 2° stadio o, prevalentemente, quella di 3° stadio e ancora non matura nelle specie del gen. *Mallada*; la eopupa (sensu Grandi) chiusa nel bozzolo in *Nineta flava* e in specie del gen. *Chrysopa* s. s.; e, infine, l'adulto in *Peyerimhoffina gracilis* e nelle specie del gen. *Chrysoperla*.

Ad eccezione di *N. flava*, dove sperimentalmente sono state messe in evidenza due differenti diapause, che a loro volta colpiscono due differenti stati dell'ontogenesi (l'adulto e la eopupa nel bozzolo) e rispondono a particolari esigenze del ciclo biologico, in tutte le altre specie studiate la diapausa compare una sola volta nel ciclo e colpisce lo stato di sviluppo destinato all'ibernamento.

In alcune specie con ciclo monovoltino la diapausa appare obbligatoria, cioè essa non dipende dall'azione dei fattori ambientali e, in particolare, da quella del fotoperiodo: così per la diapausa della eopupa ibernante in *N. flava*, della eopupa pure destinata all'ibernamento degli individui monovoltini (mescolati nelle popolazioni selvatiche a individui polivoltini) in *Chrysopa perla*, della eopupa ibernante in *Chrysopa regalis* e, con alcune riserve, dell'adulto ibernante in *P. gracilis*. Tuttavia, per lo meno in alcune di tali forme di diapausa apparentemente obbligatoria, si è potuto rilevare con la sperimentazione che gli stati che la subiscono risentono in un certo grado dell'azione fotoperiodica esercitata sullo stesso stato diapausante e, o, sugli stati che lo precedono.

Nelle specie dove la diapausa appare decisamente facoltativa, e dove l'azione del fotoperiodo è stata dimostrata sperimentalmente, l'induzione può verificarsi unicamente durante gli stati di sviluppo che precedono lo stato diapausante (come in *C. perla* e in *Chrysopa pallens*, durante il 1°, il 2° e, prevalentemente, il 3° stadio larvale, con diapausa che colpisce la eopupa, e come in *M. flavifrons* e in *M. picteti*, durante il 1° e, prevalentemente, il 2° stadio larvale, con diapausa che colpisce il 3° stadio larvale); oppure anche nello stesso stato diapausante (come in *Chrysoperla carnea*, dove l'induzione può verificarsi durante gli stati preimmaginali, ma altresì durante lo stesso stato di adulto destinato a subire la diapausa, e come in *M. clathratus*, dove oltre che nelle larve di 1° e, prevalentemente, di 2° stadio, la induzione può verificarsi, per lo meno in una piccola percentuale della popolazione, nel 3° stadio larvale diapausante).

La fine della diapausa può avvenire spontaneamente, senza l'intervento di un fattore esterno, come in *C. pallens* per una parte della popolazione sottoposta a sperimentazione, in *C. carnea*, in *M. flavifrons* e, per una parte della popolazione sottoposta a sperimentazione, in *M. clathratus* e *M. picteti*. Tuttavia sperimentalmente il fotoperiodo con lunghe fotofasi funziona come fattore riattivante sulla diapausa immaginale di *C. carnea* e in quella larvale delle specie del gen. *Mallada*. È necessario invece l'intervento di un fattore riattivante, nei casi presi in esame rappresentato da un periodo di esposizione a basse temperature (di pochi gradi sopra lo 0 °C), per ottenere la fine della diapausa eopupale in *C. perla* e, per una parte della popolazione sottoposta a sperimentazione, in *C. pallens*.

La capacità di movimento e di assumere cibo è stata osservata per le immagini diapausanti in *C. carnea* e per le larve del 3° stadio colpite da diapausa nelle specie del gen. *Mallada*. In tali larve si assiste altresì a un accrescimento ponderale, che si verifica tuttavia con una velocità notevolmente ridotta.

Una considerazione speciale merita il rallentamento dello sviluppo sotto l'azione dei giorni brevi, che si osserva nella larva di 1° stadio ibernante in *N. pallida*. Tale comportamento infatti, almeno per il momento, è stato considerato a parte, in quanto non si sono riscontrate per esso le caratteristiche necessarie per classificarlo come una vera diapausa. Da rilevare poi che nella stessa specie i giorni lunghi provocano nei mesi primaverili-estivi un rallentamento dello sviluppo nelle larve di 2° e di 3° stadio.

Le forme di diapausa facoltativa, che interessano gli stati ibernanti, presentano nelle specie studiate una soglia fotoperiodica critica con fotofasi proprie dei giorni brevi, anche se talora superiori alle 12 h come avviene in *C. carnea*, in cui la diapausa è indotta nella seconda metà di agosto o anche prima, fin dal mese di luglio, in un periodo quindi in cui le condizioni di temperatura e la disponibilità di cibo potrebbero permettere un pieno sviluppo. Si tratta di specie rientranti nella categoria «a giorno lungo». Un comportamento differente è presentato invece da *N. flava*, per quanto riguarda la diapausa facoltativa riproduttiva che colpisce gli adulti in primavera-estate e che viene indotta dai giorni lunghi. Tale specie pertanto può rientrare nella categoria di quelle «a giorno breve».

Quanto sino ad ora è stato reso noto dai contributi dei vari Autori, che riguarda le modalità di ibernamento ed il manifestarsi dello stato di diapausa durante lo svolgimento dei cicli biologici in alcune specie di Crisopidi, non ci consente tuttavia di tratteggiare per ora un quadro generale delle strategie utilizzate nella famiglia per il superamento delle condizioni avverse delle stagioni, in particolare dell'inverno. Ulteriori ricerche, estese a un maggior numero di specie (nell'ambito dello stesso genere infatti i comportamenti sono talora al riguardo assai differenti tra una specie e l'altra) potranno un giorno permettere una migliore e più approfondita conoscenza dell'azione

fotoperiodica e di altri fattori ambientali (quali la temperatura e la disponibilità di cibo) nella regolazione dei cicli biologici.

Insect diapause and its occurrence in some species of Chrysopidae (Insecta Neuroptera) as a result of photoperiodic influence.

SUMMARY

Researches carried out into insect diapause and photoperiodic influence on its induction and regulation have much developed in the last twenty years. The Author shortly summarizes the most important results so as to show diapause in its general aspects.

As regards Neuroptera Chrysopidae such researches have been stimulated especially by the family economic importance, in that some species are today used as predators on arthropodous plant pests in biological and integrated control. Therefore, ecological researches have been proved necessary to define the action of the various environmental factors, particularly of photoperiod, on the biological cycles.

Afterwards, on the ground of the Author and her Collaborators' findings and also of those exposed by other Authors, who are quoted, the chief characteristics of biological cycles and types of diapause occurring in the European species, subject of study, are reported and discussed.

The ontogenetic stages destined to overwinter according to the species taken into consideration may be: the 1st larval instar in *Nineta pallida*; the 2nd larval instar or, most frequently, the 3rd larval instar not yet full-grown in the species belonging to the gen. *Mallada*; the eopupa («sensu» Grandi) within its cocoon in *Nineta flava* and in species of the gen. *Chrysopa* s. s.; and, at last, the adult in *Peyerimhoffina gracilis* and in the species belonging to the gen. *Chrysoperla*.

Except *N. flava*, experimentally exhibiting two different diapauses, which in turn are undergone by two different ontogenetic stages (adult and eopupa within its cocoon) meeting the peculiar requirements of the biological cycle, all the other species studied have during their cycles only one diapause in the stage destined to overwinter.

In some species with univoltine cycle diapause seems to be obligatory, that is, it would not depend on environmental conditions, particularly photoperiod: so it is for diapause of the overwintering eopupa in *N. flava*, of the eopupa, as well destined to overwinter, in univoltine individuals of *Chrysopa perla* (mixed in the wild population with multivoltine individuals); for diapause of the overwintering eopupa in *Chrysopa regalis* and, with some reservations, in overwintering adults in *P. gracilis*. However, at least in some of such types of diapause, apparently obligatory, experiments pointed out that the stages undergoing diapause feel in some degree the influence of photoperiodic action exerted on the same diapausing stage and/or on the foregoing stages.

In the species, with facultative diapause, where photoperiodic influence was experimentally shown, induction may occur only during the stages preceding the diapausing stage (as in *C. perla* and *Chrysopa pallens* in the 1st, 2nd and, mainly, 3rd larval instars, while it is eopupa which undergoes diapause; as in *M. flavifrons* and *M. picteti* during the 1st and, chiefly, 2nd larval instars, while diapause is undergone by the 3rd larval instar); otherwise induction may occur in the same diapausing stage too (as in *Chrysoperla carnea*, where induction may occur during preimaginal stages and also in the adult stage destined to undergo diapause; as in *M. clathratus*, where induction may occur in the 1st and, mainly, 2nd larval instars, and also, at least in a small portion of its population, in the 3rd diapausing instar).

Diapause may end spontaneously without action of any external agent as in *C. pallens* for a portion of the population subject to experiments, in *C. carnea*, *M. flavifrons* and, for a portion of the population subject to experiments, in *M. picteti* and *M. clathratus*. However, experimentally a long day photoperiod acts as a reactivating agent of adult diapause in *C. carnea* and of larval diapause in species belonging to the gen. *Mallada*. Instead, a reactivating factor, in the cases taken into account given by a period of time at low temperatures (few degrees above 0 °C), is

necessary to end eopupal diapause in *C. perla*, and, for a portion of population experimented, in *C. pallens*.

Ability of motion and feeding was observed in the diapausing adults of *C. carnea* and diapausing 3rd instar larvae of the species belonging to the gen. *Mallada*. Such larvae show also a weight increase, even if at a noticeably lessened rate.

Slowing down of development caused by short days observed in the overwintering 1st instar larva of *N. pallida* deserves a particular consideration; indeed, such behaviour, at least for the present, has been considered as a separate topic, in that characteristics necessary to consider it as a true diapause, were not found out. Then, it is necessary to point out that in the same species during spring-summer months long days bring about a slowing down of development in the 2nd and 3rd larval instars.

In the species studied the types of facultative diapause regarding overwintering stages show a critic photoperiodic threshold with daylengths peculiar to short days, even if sometimes longer than 12 hours; this happens in *C. carnea*, in which diapause is induced in the second half of August or even before since July, during, therefore, a period of time when temperature conditions and food availability could allow a full development. They are species which can be included in the group of «long day» species. Instead, a different behaviour is exhibited by *N. flava* as concerns facultative reproductive diapause induced by long days, which adults undergo in spring and summer months; therefore, *N. flava* may be considered as a «short day» species.

However, what till now has been made known through the contributions by various Authors, concerning the ways of overwintering and diapause occurrence in the course of biological cycles in some species of Chrysopidae, does not allow us to outline for the present a general framework of tactics used in the family for overcoming adverse seasonal conditions, especially in winter. Further researches regarding a greater number of species (within the same genus, indeed, diapause behaviours may vary noticeably from one another species) will allow one day a better and deeper knowledge of the influence of photoperiod and other environmental factors (as temperature and food availability) on the regulation of biological cycles.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- ALROUECHDI K., CANARD M., 1979. - Mise en évidence d'un biotype sans diapause photopériodique dans une population méditerranéenne de *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Insectes, Neuroptera). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 289: 553-555.
- ANDREWARTHA H. G., 1952. - Diapause in relation to the ecology of insects. - *Biol. Rev.*, 27: 50-107.
- BECK S. D., 1980. - Insect photoperiodism. - 2° edit., *Academic Press*, New York.
- BOWDEN J., 1979. - Photoperiod, dormancy and the end of flight activity in *Chrysopa carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae). - *Bull. ent. Res.*, 69: 317-330.
- BROOKS S. J., BARNARD P. C., 1990. - The green lacewings of the world: a generic review (Neuroptera: Chrysopidae). - *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, 59: 117-286.
- CANARD M., 1973. - Voltinisme, diapause et sex-ratio de *Chrysopa perla* (L.) (Neuroptera, Chrysopidae) dans le sud-ouest. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 5: 29-37.
- CANARD M., 1976. - La diapause chez *Chrysopa perla* (L.) (Neuroptera, Chrysopidae). Induction et élimination dans des conditions naturelles et expérimentales. - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 8: 393-404.
- CANARD M., 1982. - Diapause reproductrice photopériodique chez les adultes de *Nineta flava* (Scopoli) (Neuroptera, Chrysopidae). - *Neuroptera international*, 2: 59-68.
- CANARD M., 1983. - La sensibilité photopériodique des larves de la chrysope *Nineta flava*. - *Entomologia exp. appl.*, 34: 111-118.
- CANARD M., 1985. - Caractéristiques bioécologiques de *Nineta pallida* (Schneider) (Neuroptera, Chrysopidae) dans les Pyrénées. - *Neuroptera international*, 3: 175-185.
- CANARD M., 1986a. - A cautious univoltine strategy in the lacewing *Nineta flava* (Scopoli) (Neu-

- roptera, Chrysopidae). - In: Recent Research in Neuropterology, J. Gepp, H. Aspöck, H. Hölzel eds., *Druckhaus Thalerhof*, Graz: 145-150.
- CANARD M., 1986b. - Mécanismes de l'univoltinisme chez deux *Nineta* (Insecta, Neuroptera, Chrysopidae) dans le sud de la France. - *Coll. Nat. CNRS «Biologie des Populations»*, Lyon: 487-491.
- CANARD M., 1986c. - Is the Iberian lacewing *Chrysopa regalis* a semivoltine species?. - *Ecol. Ent.*, 11: 27-30.
- CANARD M., 1987. - Cycle annuel et place de *Chrysoperla mediterranea* (Hölzel) (Neuroptera, Chrysopidae) en forêt méditerranéenne. - *Neuroptera international*, 4: 279-285.
- CANARD M., 1988. - Seasonal change in photoperiodic response of the larvae of the lacewing *Nineta pallida*. - *Entomologia exp. appl.*, 47: 153-159.
- CANARD M., 1989. - L'influence de la photopériode sur le développement à l'intérieur du cocon chez *Nineta pallida* (Schneider) (Neuroptera: Chrysopidae): une diapause prénymphe relicte? - *Annls. Soc. ent. Fr. (N. S.)*, 25: 25-32.
- CANARD M., 1990. - Effect of photoperiod on the first-instar development in the lacewing *Nineta pallida*. - *Physiol. Entomol.*, 15: 137-140.
- CANARD M., GRIMAL A., 1988. - Insect photoperiodism: various ways of regulating univoltinism in lacewings (Planipennia: Chrysopidae). - *Experientia*, 44: 523-525.
- CANARD M., GRIMAL A., 1990. - The role of photoperiod in the regulation of the annual cycle in two montane conifer-inhabiting green lacewings in southwestern Europe (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). - In: Advances in Neuropterology, M. W. Mansell, H. Aspöck eds., *Depart. Agric. Develop.*, Pretoria, R. S. A.: 39-46.
- CANARD M., GRIMAL A., HATTÉ M., 1990. - Larval diapause in the mediterranean green lacewing *Mallada picteti* (McLachlan) (Neuroptera Chrysopidae): induction by photoperiod, sensitive and responsive stages. - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 44: 65-74.
- CANARD M., PRINCIPI M. M., 1984. - Development of Chrysopidae. - In: Biology of Chrysopidae, M. Canard, Y. Séméria, T. R. New eds., *Junk publ.*, The Hague: 57- 75.
- CANARD M., QUEINNEC Y., 1971. - Modifications du rythme cardiaque au cours de la diapause de *Chrysopa perla* (L.) (Insectes, Névroptères). - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 273: 1960-1963.
- DANILEVSKY A. S., 1965. - Photoperiodism and seasonal development of insects. - English edit., *Oliver and Boyd*, Edinburgh, London.
- DANKS H.V., 1987. - Insect dormancy: an ecological perspective. - *Biol. Survey Canada, Natl. Mus. Nat. Sci.*, Ottawa.
- DE WILDE J., 1962. - Photoperiodism in insects and mites. - *Ann. Rev. Ent.*, 7: 1-26.
- DE WILDE J., 1970. - Hormones and insect diapause. *Mem. Soc. Endocrinol.*, 18: 487-514.
- DUELLI P., 1986. - Diapause induction in *Chrysoperla carnea*: what photoperiodical parameters are actually measured?. - In: Ecology of Aphidophaga II, I. Hodek ed., *Academia*, Praha: 239-244.
- DUELLI P., 1990. - Diapause induction in *Chrysoperla carnea* (Stephens): how to match laboratory results with reality (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae). - In: Advances in Neuropterology, M. W. Mansell, H. Aspöck eds., *Depart. Agric. Develop.*, Pretoria, R. S. A.: 33-38.
- GRANDI G., 1966. - Istituzioni di Entomologia generale. - *Edizioni Calderini*, Bologna.
- GRIMAL A., 1988. - Exigences photopériodiques du cycle de développement de la chrysope *Tjederina gracilis*. - *Entomologia exp. appl.*, 47: 189-194.
- GRIMAL A., CANARD M., 1990. - Modalités du développement de *Chrysopa pallens* (Rambur) (Neuroptera: Chrysopidae) au laboratoire. - *Neuroptera international*, 6: 107-115.
- HINKE F., 1975. - Autökologische Untersuchungen an mitteleuropäischen Neuropteren. - *Zool. Jb. Syst.*, 102: 303-330.
- HODEK I., 1979. - Intermittent character of adult diapause in *Aelia acuminata* (Heteroptera). - *J. Insect Physiol.*, 25: 867-871.
- HODEK I., 1982. - The peculiarities of diapause termination in adult insects. - *Atti Acc. naz. ital. Ent., Rendiconti*, 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. - In: Diapause and life cycle strategies in insects, V. K. Brown, I. Hodek eds., *Junk publ.*, The Hague: 9-33.

- HODEK I., HODKOVA M., 1988. - Multiple role of temperature during insect diapause: a review. - *Entomologia exp. appl.*, 49: 153-165.
- HODEK I., HONEK A., 1976. - Action of photoperiod at cold in diapausing *Chrysopa carnea* females (Chrysopidae, Neuroptera). - *Oecologia*, 25: 309-311.
- HONEK A., 1973a. - Relationship of colour changes and diapause in natural populations of *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae). - *Acta ent. bohemoslov.*, 70: 254-258.
- HONEK A., 1973b. - Induction of a winter coloration in *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera: Chrysopidae). - *Vestnik Cs. spol. zool.*, 37: 253-257.
- HONEK A., 1976. - Maintien et disparition de la coloration hivernale chez *Chrysopa carnea*; rapports avec le déroulement de la diapause (Neur. Chrysop.). - *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 8: 411-416.
- HONEK A., HODEK I., 1973. - Diapause of *Chrysopa carnea* (Chrysopidae: Neuroptera) females in the field. - *Vestnik Cs. spol. zool.*, 37: 95-100.
- INEICHEN H., RIESEN-WILLI U., FISCHER J., 1979. - Experimental contributions to the ecology of *Chironomus* (Diptera) II. The influence of the photoperiod on the development of *Chironomus plumosus* in the 4th larval instar. - *Oecologia*, 39: 161-183.
- KOGURE M., 1933. The influence of light and temperature on certain characters of the silkworm *Bombyx mori*. - *J. Dep. Agric. Kyushu Univ.*, 4: 1-33. - Citato da BECK S. D., 1980.
- KOWALSKA T., 1971. - The effect of environmental factors on the life cycle of *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae). - *Ekologia Polska*, 19: 387-400.
- LEES A. D., 1968. - Photoperiodism in insects. - In: *Photophysiology*, A. G. Giese ed., IV, Academic Press, New York: 47-137.
- LERAUT P., 1991. - Les *Chrysoperla* de la faune de France (Neur. Chrysopidae). - *Ent. gall.*, 2: 75-81.
- MACLEOD E. G., 1967. - Experimental induction and elimination of adult diapause and autumnal coloration in *Chrysopa carnea* (Neuroptera). - *J. Insect Physiol.*, 13: 1343-1349.
- PRINCIPI M. M., CASTELLARI P. L., 1970. - Ibernamento e diapausa in alcune specie di Crisopidi (Insecta Neuroptera) viventi in Italia. - *Atti Acc. Sc. Ist. Bologna (Cl. Sc. Fis.)*, Rendiconti, S.12, 7: 75-83.
- 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., MEMMI M., SCOBBA D., 1990. - Influenza della temperatura sulla diapausa larvale di *Mallada flavifrons* (Brauer) (Neuroptera Chrysopidae). - *Boll. Ist. Ent. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 44: 37-55.
- 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., RICCI G., SCOBBA D., 1988. - Induzione fotoperiodica nella diapausa immaginale di *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera, Chrysopidae). - *Atti XV Congr. naz. ital. Ent., l'Aquila*, 1988: 755-762.
- PRINCIPI M. M., SCOBBA D., 1985. - La diapausa larvale in *Anisochrysa flavifrons* (Brauer) (Neuroptera Chrysopidae). - *Atti XIV Congr. naz. ital. Ent., Palermo, Erice, Bagheria*, 1985: 483-490.
- PRINCIPI M.M., SCOBBA 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. «G. Grandi» Univ. Bologna*, 41: 209-231.
- PROPP G. D., TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1969. - Diapause in the Neuropteran *Chrysopa oculata*. - *J. Insect Physiol.*, 15: 1749-1757.
- SABROSKY C. W., LARSEN I., NABOURS R. K., 1933. - Experiments with light upon reproduction, growth, and diapause in grouse locusts (Acrididae, Tetrigininae). - *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 36: 298-300. - Citato da BECK S. D., 1980.

- SAUNDERS D. S., 1982. - Insect clocks. - 2° edit., *Pergamon Press*, Oxford.
- SHELDON J. K., 1975. - Survival of spermatozoa in female *Chrysopa carnea* during diapause. - *Environ. Entomol.*, 4: 651-652.
- SHELDON J. K., MACLEOD E.G., 1974a. - Studies on the biology of the Chrysopidae V. The developmental and reproductive maturation rates of *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). - *Ent. News*, 85: 159-169.
- SHELDON J. K., MACLEOD E. G., 1974b. - Studies on the biology of the Chrysopidae IV. A field and laboratory study of the seasonal cycle of *Chrysopa carnea* Stephens in Central Illinois (Neuroptera: Chrysopidae). - *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 100: 437-512.
- TAUBER C. A., TAUBER M. J., 1987. - Inheritance of seasonal cycles in *Chrysoperla* (Insecta: Neuroptera). - *Genet. Res.*, 49: 215-223.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1969. - Diapause in *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) I. Effect of photoperiod on reproductively active adults. - *Can. Entomol.*, 101: 364-370.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1970a. - Photoperiodic induction and termination of diapause in an insect: response to changing day lengths. - *Science*, 167: 170.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1970b. - Adult diapause in *Chrysopa carnea*: stages sensitive to photoperiodic induction. - *J. Insect Physiol.*, 16: 2075-2080.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1972a. - Larval diapause in *Chrysopa nigricornis*: sensitive stages, critical photoperiod, and termination (Neuroptera:Chrysopidae). - *Entomologia exp. appl.*, 15: 105-111.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1972b. - Geographic variation in critical photoperiod and in diapause intensity of *Chrysopa carnea* (Neuroptera). - *J. Insect Physiol.*, 18: 25- 29.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1973a. - Seasonal regulation of dormancy in *Chrysopa carnea* (Neuroptera). - *J. Insect Physiol.*, 19: 1455-1463.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1973b. - Quantitative response to daylength during diapause in insects. - *Nature*, 244:296-297.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1974. - Thermal accumulations, diapause, and oviposition in a conifer-inhabiting predator, *Chrysopa harrisii* (Neuroptera). - *Can. Ent.*, 106: 969-978.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1976a. - Insect seasonality: diapause maintenance, termination and postdiapause development. - *Ann. Rev. Ent.*, 21: 81-107.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1976b. - Developmental requirements of the univoltine species *Chrysopa downesi*: photoperiodic stimuli and sensitive stages. - *J. Insect Physiol.*, 22:331-335.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1978. - Evolution of phenological strategies in insects: a comparative approach with eco-physiological and genetic considerations. - In: Evolution of insect migration and diapause. H. Dingle ed., *Springer Verlag*, New York: 53-71.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., DENYS C. J., 1970a. - Diapause in *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) II. Maintenance by photoperiod. - *Can. Ent.*, 102: 474-478.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., DENYS C. J., 1970b. - Adult diapause in *Chrysopa carnea*: photoperiodic control of duration and colour. - *J. Insect Physiol.*, 16: 949-955.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., MASAKI S., 1986. - Seasonal adaptations of insects. - *Oxford University Press*.
- VANNIER G., 1988. - Interruption expérimentale de la diapause hivernale dans deux populations de *Chrysoperla carnea* (Insectes, Névroptères): conséquences sur les températures de surfusion et de congélation. - *Neuroptera international*, 5: 25-37.
- VOLKOVICH T. A., 1987. - Role of light and temperature in the control of the active development and diapause of the lacewing *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae). I. Photoperiodic reaction at constant and gradually changing day length. - *Ent. Obozr.*, 66: 3-12.
- VOLKOVICH T. A., 1988. - Role of light and temperature in the control of the active development and diapause of the lacewing *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae). II. Seasonal development in the Belgorod province. - *Ent. Obozr.*, 67: 3-10.
- ZASLAVSKI V. A., 1988. - Insect development. Photoperiodic and temperature control. - English edit., *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg.