

MATERIAŁY METODYCZNE I PRZEGLĄDOWE**METHODICAL AND REVIEW MATERIALS****Diapauza owadów i roztoczy a ochrona roślin
przed szkodnikami ***

Diapause in insects and mites and plant protection against pests

Jan BOCZEK

Katedra Entomologii Stosowanej SGGW, Nowoursynowska 159, 02-787 Warszawa;
e-mail: jan_boczek@sggw.pl

ABSTRACT: Forms of reaction to environmental conditions in insects and mites, and the onset, maintenance and termination of diapause are described. The influence of diapause on the population level of plant pests are given.

KEY WORDS: diapause, insects, mites, hibernation, estivation, plant protection.

Wstęp

Zarówno rośliny jak i zwierzęta w określony sposób reagują na stresy środowiska. Zwierzęta albo migrują, niekiedy na znaczne odległości, kryją się, lub pozostają, lecz w odpowiedni sposób przystosowują się do zmienionych warunków i w ten sposób ograniczają niekorzystne oddziaływania. Dla ochrony przed mrozem owady mogą tworzyć kokony, otaczać się warstwą wosku lub innych produktów, wnikać głęboko w glebę. W tym stanie mogą przeżywać nawet bardzo niskie temperatury. Liczne zwierzęta zapadają w stan „uśpienia” i wtedy zmniejszają metabolizm, przez co zachowują energię i ograniczają potrzeby ze strony środowiska. Okres „uśpienia”, czyli

* Druk pracy w 20% sfinansowany przez Katedrę Entomologii Stosowanej SGGW w Warszawie

odrętwienia może trwać krótko lub nawet bardzo długo. Również stopień obniżenia metabolizmu może być bardzo różny. Nie można więc oczekiwać, że po mroźnej zimie liczebność wszystkich organizmów będzie bardzo niska. Śmiertelność przezimowanych owadów i roztoczy bywa raczej wysoka wiosną, zwłaszcza jeśli są duże różnice wilgotności i temperatury między dniem a nocą. Nawet zimą w słoneczne dni obserwujemy wychodzące mrówki, biedronki, które zakończyły już okres diapauzy i oczekują warunków dla rozwoju i rozmnażania.

Zapadanie w stan uśpienia wiąże się ze zmianami w fizjologii organizmu. U wielu gatunków uśpienie jest istotną częścią cyklu życiowego i organizm może przeżywać w tym stanie ogromne zmiany środowiska, niekorzystne warunki.

Rodzaje „uśpienia”

Procesy odrętwienia wywoływać mogą różne czynniki: najczęściej są to zmiany temperatury, pożywienia, światła i fotoperiodyzmu, zawartości tlenu lub dwutlenku węgla. Czynniki te mają cykl dzienny lub roczny. Zmiany dzienne temperatury i światła wywołują rytmiczne zmiany metabolizmu, natomiast cykle roczne wiążą się z dostępem do pożywienia i wody. Inne czynniki jak tlen i dwutlenek węgla nie zmieniają się cyklicznie, lecz są wywołane przez sam organizm.

Są różne typy „uśpienia”:

- hibernacja to z reguły sposób przeżywania zimy, zimowanie, gdy następuje znaczny spadek temperatury. Wtedy spada uwodnienie i temperatura ciała i w pewnym stopniu również metabolizm. Hibernacja następuje najczęściej u małych ssaków jak gryzonie, a także u społecznych os (Vespidae) i trzmieli (*Bombus* spp.) (HEINRICH 1993);
- estywacja to uśpienie raczej w okresie lata niż zimy. Zachodzi zwykle przy braku wody i wysokiej temperaturze;
- odrętwienie krótkotrwałe to skutek braku pokarmu i wtedy metabolizm się obniża, jednak stan ten trwa zwykle krótko, nawet tylko kilka godzin. Ślimaki są zwykle uśpione w czasie dnia i wysuwają się z muszli dopiero nocą;
- diapauza to stan który może trwać bardzo różny okres czasu – tygodnie, miesiące lub nawet lata. Najdłuższy okres diapauzy stwierdzono u niektórych chrząszczy kózkowatych (Cerambycidae) i bogatkowatych (Buprestidae) – nawet 51 lat (ZENG 1995) a u *Prodoxus y-inversus* (Lepidoptera: Prodoxidae) żyjącego na juce w Newadzie – 19 lat (DEFARIA 1994). Warto wspomnieć, że inne stawonogi, niesporczaki (Tardigrada), po 120 latach

diapauzy jeszcze się rozwijały. Diapauza jest kompleksem szeregu procesów fizjologicznych oraz zmian w zachowaniu. Ponieważ jest utrwalona genetycznie, podlega ewolucji cykli życiowych i specjacji. W czasie diapauzy organizm zużywa nagromadzone rezerwy tłuszczu. W tym okresie nie rozmnaża się, więc obniża płodność, staje się niekiedy bardziej podatny na atak wrogów (FORDYCE i in. 2006). Oddychanie i metabolizm są bardzo niskie, wielokrotnie niższe niż w czasie rozwoju i rozmnażania (CHIPPENDALE, YIN 1973). Następują także zmiany w poziomie hormonów. LUDWIG (1953) stwierdził, że stężenie oksydazy cytochromowej w czasie diapauzy u szarańczaka *Melanoplus differentialis* było bardzo niskie i bardzo szybko wzrastało po wznowieniu rozwoju.

Diapauza owadów i roztoczy

Liczne owady i roztocze zapadają w stan hibernacji, estywacji lub diapauzy. W naszych warunkach klimatycznych większość stawonogów przeżywa zimę w stanie diapauzy. Diapauza może występować w każdym pokoleniu (u owadów uniwołtynnych) lub tylko w niektórych. Może to być stan fakultatywny (przy zaistnieniu niekorzystnych warunków), lub obligatoryjny – owad czy roztocze (każdy osobnik) zapada w stan diapauzy co roku, czy też zapadać w stan diapauzy może tylko jedna płeć. U pluskwiaków *Orius sauteri* i *O. minutus* stwierdzono zapadanie w stan diapauzy przy krótkim dniu tylko samic, natomiast samce ginęły w zimie. Samice przed zimowaniem miały nawet dwukrotnie więcej lipidów w swoim ciele niż w tym samym okresie samce (ITO, NAKATA 1998). Podobnie jest także u niektórych gatunków szpecieli (Eriophyoidea), u których zimę przeżywają zwykle zapłodnione samice.

Wszystkie stadia mogą zapadać w stan diapauzy i mówimy o diapauzie jajorowej, larwalnej, poczwarkowej czy imaginalnej. W czasie tego stadium następuje ograniczenie rozwoju, wzrostu i rozmnażania. Dla danego gatunku jest to zawsze to samo stadium. Diapauza jaja oznacza zatrzymanie embriogenezy, larwy – zahamowanie wzrostu i linień, poczwarki – zahamowanie zróżnicowania, a imago – zatrzymanie aktywności seksualnej i produkcji komórek płciowych. Jest to więc stan ograniczenia a nie zatrzymania procesów życiowych. Stan diapauzy jest stanem dynamicznym, a nie statycznym. Owady i roztocze w czasie diapauzy oddziałują na różne czynniki środowiska.

Czynniki wywołujące i wyprowadzające ze stanu diapauzy

Czynniki wprowadzającymi w stan diapauzy są: wilgotność, pokarm, temperatura, przegęszczenie, ale najważniejszy to fotoperiodyzm. Diapauza rozpoczyna się przed nastaniem niekorzystnych warunków i nie mija natych-

miast po ich ustaniu. Tym diapauza różni się od hibernacji, czyli zimowania i estywacji. Temperatura a niekiedy także pokarm wpływają na oddziaływanie długości dnia na diapauzę. Na przykład niska temperatura wpływa w ten sposób, że zwiększa się liczba stanów diapauzy (np. u poczwarek bielinka kapustnika – *Pieris brassicae*). Czynniki indukujące diapauzę działają z reguły wcześniej, na stadium poprzednie. Na przykład u jedwabnika – *Bombyx mori*, czy niektórych gatunków komarów, stan diapauzy przechodzi jajo, ale indukcja tego stanu następuje jeszcze w czasie embriogenezy rodziców pod wpływem długości dnia. Imaginalna diapauza jest indukowana najczęściej długością dnia jeszcze w okresie larwalnym.

Można wyróżnić stawonogi, które zapadają w stan diapauzy przy dniu krótkim (np. piętnówka kapustnica – *Barathra brassicae*), a inne – przy dniu długim (np. stonka ziemniaczana – *Leptinotarsa decemlineata*) oraz takie, u których rozwój diapautyczny zachodzi przy dniu o 2 różnych długościach (np. omacnica prosowianka – *Pyrausta nubilalis*, bielinek kapustnik – *Pieris brassicae*). Temperatura, a niekiedy także pokarm wpływają na oddziaływanie długości dnia na diapauzę. Niska temperatura wpływa w ten sposób, że zwiększa się liczba stadiów diapauzujących poczwarek (np. u bielinka kapustnika). Według NUNES (1998) u niektórych owadów ważna jest amplituda temperatury, a u innych – spadek (diapauzujące latem) lub wzrost temperatury (diapauzujące w chłodnych okresach). Długość dnia jest także czynnikiem kończącym diapauzę, natomiast w tym przypadku temperatura rzadziej ma jakiś wpływ. Pod koniec okresu diapauzy owad czy roztocz pochłania wodę z otoczenia (w ilości nawet kilka razy większej niż zawarta w organizmie przed tym procesem), wilgotność środowiska jest więc w tym wypadku ważnym czynnikiem. Długość dnia i temperatura wpływają na intensywność diapauzy, czyli stopień zahamowania rozwoju (BOCZEK i in. 2000). TAUBER i TAUBER (1976) badali wpływ długości dnia – jesienią i zimą – na złotooka *Chrysopa carnea*. Stwierdzili, że naturalne zmiany w długości dnia jesienią i zimą wywołują diapauzę, zachowują owada w tym stanie, ale nie decydują o wychodzeniu z tego stanu. Autorzy ci podają komplikacje w reakcji na fotoperiod (TAUBER, TAUBER 1973).

Temperatura i długość dnia stymulują neurohormony gruczołów protorkalnych (produkujących ekdyzon) i zwojów podprzelykowych. Zmiany w produkcji hormonów prowadzą do zahamowania rozwoju lub jego uruchomienia. Spadek produkcji ekdyzonu wprowadza w stan diapauzy, a wzrost jego produkcji wiąże się z uruchomieniem wzrostu i rozwoju. Ekdyzon jednak nie jest czynnikiem wywołującym diapauzę, ale wiąże się z procesami kończącymi diapauzę. Zmiany te są różne w zależności od gatunku sta-

wonoga, stadium diapauzującego a nawet rodzaju czynników wywołujących diapauzę. Istnieje także hipoteza, według której jednym z czynników sprzyjających wywołaniu stanu diapazy może być nagromadzenie się w organizmie produktów metabolizmu.

Okres trwania diapauzy może być różny dla różnych populacji danego gatunku a nawet w obrębie jednej populacji. Zapadanie w stan diapauzy zachodzi jeszcze w okresie, kiedy warunki środowiska są korzystne, a w okresie tego stanu muszą istnieć warunki konieczne dla utrzymania diapauzy – nie może się rozwijać i rozmnażać. Organizm więc niejako oczekuje tych niekorzystnych zmian.

Organizm w czasie diapauzy

Diapauza jest cechą genetycznie utrwaloną dla gatunku i reguluje cykl życiowy. Przed diapauzą owad czy roztocz gromadzi pokarm jako rezerwę w organizmie. Może w tym czasie okrywać się kokonem, produkować w organizmie cukry złożone i zmieniać kolor. Po zakończeniu diapauzy cukry te są przekształcane w związki wykorzystywane w procesach rozwoju i rozmnażania. Następnie ogranicza żerowanie, metabolizm i wzrost. Stan diapauzy trwa określony okres czasu, również genetycznie utrwalony. Wszystkie te zmiany odbywają się przy udziale zmian w systemie endokrylnym.

Ten sam gatunek, w zależności od temperatury, długości dnia, populacji i szerokości geograficznej, może zapadać w stan diapauzy na krótszy lub dłuższy okres lub nie zapadać w ten stan wcale. Głównym źródłem energii w czasie rozwoju diapautycznego są tłuszczowce, natomiast w czasie normalnego wzrostu i rozwoju wykorzystywany jest do produkcji energii glikogen, a w mniejszym stoniu tłuszczowce i aminokwasy.

Pokarm pobierany przez owada przed zapadnięciem w stan diapauzy jest gromadzony w organizmie i są to głównie lipidy. U motyla *Diatraea grandiosella* stanowiły one 80% materiałów zapasowych a triglicerydy stanowiły łącznie 90% lipidów; około 15% stanowiły: białko, aminokwasy i glikogen. Natomiast w hemolimfie stwierdzono wysoki procent białka a mało aminokwasów, lipidów i glikogenu (CHIPPENDALE 1973).

Diapauzę embrionalną spotykamy m.in. u jedwabnika (*Bombyx mori*), znamionówki tarniówki (*Orgyia antiqua*), ozdobnika lucernowca (*Adelphocoris lineolatus*), mszycy brzoskwińowej (*Myzodes persicae*), mszycy grochowej (*Acyrtosiphon pisum*) i mszyc innych gatunków, u przędziorka owocowca (*Panonychus ulmi*) i niektórych gatunków szpecieli (Eriophyoidea). Jaja podczas diapauzy są wysuszone, zwykle takie jaja mają gruby chorion. Ich diapauza jest indukowana wpływem długości dnia na organizm rodziców.

Diapauza larwalna zachodzi m.in. u owocówki jabłkówekczki (*Carpocapsa pomonella*), omacnicy prosowianki (*Pyrausta nubilalis*), gnatarza rzepakowca (*Athalia colibri*), złotooków (*Chrysopa* spp.). Obserwujemy wtedy wysuszenie ciała larwy, nagromadzenie tłuszczu, spadek metabolizmu i zahamowanie wzrostu. Larwa podczas diapauzy nieruchomieje. Indukcja diapauzy następuje zwykle pod wpływem długości dnia w okresie jaja.

Diapauza poczwarkowa zachodzi np. u piętnówki kapustnicy (*Barathra brassicae*), bielinków (*Pieris* spp.) i śmietek (*Hylemyia* spp.). Wyraża się spadkiem metabolizmu, zahamowaniem różnicowania się organów imago oraz odpornością na straty wody. Jest indukowana fotoperiodyzmem w okresie wcześniejszych stadiów rozwojowych.

Diapauza imaginalna występuje np. u stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata*), oprzędzików (*Sitona* spp.) chowaczy (*Ceutorhynchus* spp.), niektórych miodówek (*Psylla* spp.), przędziorka chmielowca (*Tetranychus urticae*), przędziorka głogowca (*Tetranychus viennensis*). Stawonogi diapauzujące mają dużo tłuszczu, glikogen i nie wykazują zachowań związanych z rozmnażaniem (stąd nazwa: diapauza płciowa), są wysuszone, często nie żerują. Wywoływana jest ona określoną długością dnia w rozwoju larwalnym lub samych owadów dorosłych.

Reakcja na fotoperiodyzm wiąże się z obecnością pigmentów absorbujących światło. Są one rozmieszczone w centralnym systemie nerwowym i światło bezpośrednio działa na nie. U przędziorka chmielowca, podobnie jak u badanych motyli, te pigmenty to karotenoidy, ale u *Drosophila* sp. są to inne związki (VEERMAN, HELLE 1978). Niekiedy nie tylko karotenoidy ale także witamina A, jako prowitamina może indukować diapauzę (VEERMAN i in. 1983). U owadów i roztoczy rytmiczność dobową decyduje o reakcji na fotoperiod (VEERMAN, NUNES 1980). Przędziorek chmielowiec zapadający w diapauzę zmienia kolor ciała z zielonego na czerwony. Diapauza wiąże się więc z szeregiem procesów morfologicznych, fizjologicznych, biochemicznych i związanych z zachowaniem (TAUBER, TAUBER 1976). Proces zapadania w ten stan, trwania w nim i wyjście z niego i dalszy okres wzrostu, rozwoju i rozmnażania to wyraźne fenologiczne etapy w cyklu życiowym gatunku występującego w danym rejonie. TZANAKAKIS (2003) porównywał cykle życiowe 116 gatunków owadów i roztoczy drzew oliwnych. Stwierdził sezonowe uśpienie wszystkich, oprócz jednego gatunku, a większość z nich zapadała w stan diapauzy.

Także pokarm może sprzyjać zapadaniu w stan diapauzy. HUNTER i MCNELL (2000) badali wpływ liści różnych roślin i szerokości geograficznej na diapauzowanie *Choristoneura rosaceana* (Tortricidae). Stwierdzili wzrost proporcji larw zapadających w ten stan w miarę wzrostu szerokości geogra-

ficznej. Larwy hodowane przez dwa pokolenia w stałych warunkach insekcyjnych traciły tę cechę. Żywność liśćmi roślin różnych gatunków nie wykazywały istotnych różnic, natomiast żywność gorszym pokarmem (liście fasoli z celulozą) liczniej zapadały w ten stan. Potwierdzili także wpływ środowiska rodziców.

ITO (2003) badał wpływ kondycji liścia na wywoływanie diapauzy u przedziorka *Tetranychus kanzawai*. Stwierdził, że oprócz podstawowych czynników wywołujących diapauzę: krótki dzień i temperatura, także kondycja liści była ważnym czynnikiem. Wcześniej autor ten (ITO 1986) porównywał zdolność głodowania i przeżywania diapauzujących i niediapauzujących pluskwiaków *Cletus punctiger* (Coreidae). Stwierdził istotne różnice, które jednak zależały od nagromadzenia w ciele lipidów i długości dnia. Owad ten, przy krótkim dniu zapada w stan fakultatywnej diapauzy. Wpływ pokarmu u pluskwiaka *Leptocoris oratorius* (Heteroptera) powodował krótkotrwałe odrętwienie lub diapauzę. Pozbawione pokarmu nie składały jaj, tolerowały głodowanie, obniżały pobieranie tlenu, jednak nie gromadziły lipidów. Dostarczenie pokarmu przywracało ich aktywność. Przy krytycznej długości dnia zapadały w stan diapauzy i wtedy powiększały się ich zapasy tłuszczu w organizmie, spadał pobór tlenu i nie pobierały pokarmu, nawet jeśli był on dostępny (ITO, NOOR 1993).

OKU i współautorzy (2003) badali wpływ matki na powstawanie diapauzy. Okazało się, że u przedziorka chmielowca (*Tetranychus urticae*) występowanie diapauzy u osobników pochodzących od matek żyjących w warunkach dnia krótkiego było liczniejsze niż u osobników pochodzących od matek z dnia długiego. Wpływ miał także czynnik zagęszczenia: matki żyjące w liczniejszych koloniach dawały liczniejsze diapauzujące roztocze. Natomiast u *T. kanzawai* zarówno fotoperiod jak i zagęszczenie kolonii matek nie miało wpływu na liczebność diapauzujących roztoczy. Stwierdzono znaczne różnice w reakcji na fotoperiod, populacji z różnych rejonów geograficznych (TAKE-DA, SKOPIK 1997)

Dla niektórych gatunków owadów przeanalizowano układ hormonów związanych z diapauzą. Z zatrzymaniem rozwoju następuje zahamowanie produkcji ekdyzonu a hormony juwenilne regulują jej trwanie (CHIPPENDALE, YIN 1973). Równocześnie z wychodzeniem ze stanu diapauzy następuje uruchomienie produkcji ekdyzonu w zwojach podprzełykowych (ADKISSON 1999). Stwierdzono hormony diapauzy. U jedwabnika (*Bombyx mori*) hormonem indukującym diapauzę embrionalną jest neuropeptyd wpływający na rozwijające się jajniki poczwarki. Jego biosynteza zachodzi w zwoju podprzełykowym. U innego gatunku – biedronki *Gastrophysa atrocyanea*, u którego diapauzują imagines, hormonem diapauzy jest inny, specyficzny neuropeptyd (TOSHINOBU 2003; ZHAND i in. 2004).

Diapauza a ochrona roślin

Sztuczne indukowanie diapauzy pozwoliłoby na zahamowanie żerowania lub rozmnażania gatunku szkodliwego, natomiast sztuczne przerwanie diapauzy w okresie niesprzyjających warunków mogłoby spowodować dużą śmiertelność gatunku. Manipulowanie tym procesem mogłoby stać się jedną z form ograniczania liczebności gatunku szkodliwego. Takie możliwości są intensywnie badane.

JUDD i współautorzy (2006) stwierdzili, że diapauza u owocówki jabłkówekki jest fakultatywna i w warunkach wysokiej temperatury oraz przy długim dniu nie zapadała ona w stan diapauzy. Okazało się, że przy masowej hodowli zarówno osobniki bez diapauzy jak i diapauzujące nadawały się do zwalczania szkodnika metodą wypuszczania sterylnych samców.

Zapadanie lub nie w stan diapauzy jest ważną cechą owadów i roztoczy drapieżnych. U dobroczyńnika wykorzystywanego do zwalczania wciornastków – *Amblyseius cucumeris*, stwierdzono na Florydzie rasy zapadające i nie zapadające w stan diapauzy, a u pokrewnego gatunku – *A. degenerans*, diapauzy nie obserwowano, podobnie jak u *Hypoaspis miles* (LINDQUIST 1999).

Poważny szkodnik w Australii, roztocz *Penthaleus major*, powodujący roczne straty rzędu 200 milionów dolarów, jest tam zwalczany wiosną, gdyż zabieg wykonany wtedy zapobiega składaniu zimujących jaj. Przez krótki okres wiosną, kiedy samice słożyły jaja zimowe i zanim zaczną składać jaja diapauzujące przez lato, nie ma na roślinach jaj. Zabieg wtedy wykonany niszczy roztocze – jaj, które są ogromnie odporne na pestycydy, nie ma wtedy na roślinach (LAWRANCE 2002).

SAITO i współautorzy (2005) uzyskali diapauzujące samice u 2 populacji przedziorków *Stigmaeopsis miscanthi* i *Tetranychus kanzawai*. Samice tych gatunków rozwijały się w warunkach długiego dnia i temperatury 18°C. W warunkach krótkiego dnia, przy temperaturze 18°C, zapadały w stan diapauzy. Samice przedziorka chmielowca nigdy w tych warunkach nie diapauzowały.

Podsumowanie

Z przeglądu tego widać, że stawonogi te w toku setek milionów lat ewolucji doskonale przystosowały się do przeżywania niesprzyjających warunków.

Obserwujemy u nich ogromne zróżnicowania w reakcji na niekorzystne warunki środowiska, wśród których częstą formą jest zapadanie w stan diapauzy.

Układ czynników wywołujących diapauzę i wyprowadzających z tego stanu bywa bardzo różny u różnych gatunków a nawet populacji jednego gatunku.

ku. Sztuczne wywołanie diapauzy lub wyprowadzanie z niej może być w przyszłości metodą ograniczania liczebności gatunków szkodliwych dla gospodarki człowieka.

SUMMARY

The data of this review show that insects and mites are very well adapted to survive in various unfavourable environmental conditions. Different forms of reaction to environmental conditions are noted but very often they induce diapause. The main factor inducing diapause in insects and mites is photoperiod but other factors like temperature, parental food are important, too. The onset, maintenance and termination of diapause are related to the species and often even to the population. Artificial diapause induction and termination might in future become one of the methods of controlling populations of species harmful to human economy.

PIŚMIENNICTWO

- ADKISSON P. L. 1999: Action of the photoperiod in controlling insect diapause. *Amer. Natur.*, **98**: 357-374.
- BOCZEK J., BRZESKI M., KROPCZYŃSKA-LINKIEWICZ 2000: Wybrane działy zoologii. Podręcznik dla studiujących ochronę roślin i środowiska. PWN, Warszawa. 344 ss.
- CHIPPENDALE G. M. 1973: Diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*: utilization of fat body and haemolymph reserves. *Ent. exp. appl.*, **16**: 395-406.
- CHIPPENDALE G. M., YIN C-M. 1973: Endocrine activity retained in diapause insect larvae. *Nature*, **146**: 511-513.
- DEFARIA M. R. 1994: Book of insect records. Longest diapause among insects. Florida Dept. Entomol., Nematol., 3.
- FORDYCE J. A., NICE C. C., SHAPIRO A. M. 2006: A novel trade-off of insect diapause affecting a sequestered chemical defence. *Oecologia*, **149**: 101-106.
- HEINRICH B. 1993: The hot-blooded insects. Springer Verlag, Berlin–London–Paris–Budapest. 601 ss.
- HUNTER M. D., MCNEIL J. N. 2000: Geographic and parental influences on diapause by a polyphagous insect herbivore. *Agric. Forest Entomol.*, **2**: 49-55.
- ITO K. 1986: Starvation longevity and lipid accumulation in non-diapausing and diapausing adults of the coreid bug *Cletus punctiger*. *Entomol. exp. appl.*, **40**: 281-284.
- ITO K. 2003: Effect of leaf condition on diapause induction of a Kanzawa spider mite *Tetranychus kanzawai* KISHIDA (Acari:Tetranychidae) population on tea plants. *Appl. Entomol. Zool.*, **38**: 559-563.
- ITO K., NAKATA T. 1998: Diapause and survival in winter in two species of predatory bugs, *Orius sauteri* and *O. minutus*. *Entomol. exp. appl.*, **89**: 271-276.

- ITO K., NOOR N. M. N. S. 1993: Reproductive diapause and quiescence in a tropical rice bug, *Leptocorisa oratorius*. Entomol. exp. appl., **68**: 71-77.
- JUDD G. J. R., COCKBURN S., EBY C., GARDINER M. G. T., WOOD S. 2006: Diapause improves springtime mating competitiveness of male codling moth mass-reared for a sterile insect programme. Entomol. exp. appl., **120**: 161-166.
- LAWRENCE L. 2002: Controlling the redlegged earth mite. Pesticide Outlook, December: 264-265.
- LINDQUIST R. 1999: Beneficials of the month: predatory mites. Ohio Floriculture, Ohio State Univ., 2.
- LUDWIG D. 1953: Cytochrome oxidase activity during diapause and metamorphosis of the Japanese beetle (*Popillia japonica* NEWMAN). J. Gen. Physiol., **36**: 751-757
- NUNES M. V. 1998: Thermoperiodic responses in insects and mites simulated with the double circadian oscillator clock. J. Biol. Rhythms, **13**: 461-470.
- OKU K., YANO S., TAKAFUJI A. 2003: Different maternal effects on diapause induction of tetranychid mites, *Tetranychus urticae* and *T. kanzawai* (Acari: Tetranychidae). Appl. Entomol. Zool., **38**: 267-270
- SAITO Y., ITO K., SAKAGAMI T. 2005: Imaginal induction of diapause in several "adult female diapausing" spider mites. Physiol. Entomol., **30**: 96-99.
- TAKEDA M., SKOPIK S. D. 1997: Photoperiodic time measurement and related physiological mechanisms in insects and mites. Annu. Rev. Entomol., **42**: 323-349.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A. 1973: Quantitative response to daylight during diapause in insects. Nature, **244**: 296-297.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A. 1976: Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapause development. Annu. Rev. Entomol., **21**: 81-107.
- TOSHINOBU Y. 2003: Molecular mechanisms of individual preservation in insects. Research project results. Nagoya University, 2.
- TZANAKAKIS M. E. 2003: Seasonal development and dormancy of insects and mites feeding on olive: a review. Netherl. J. Zool., **52**: 87-224.
- VEERMAN A., HELLE W. 1978: Evidence for the functional involvement of carotenoids in the photoperiodic reaction in spider mites. Nature, **275**: 234.
- VEERMAN A., VAN NUNES M. 1980: Circadian rhythmicity participates in the photoperiodic determination of diapause in spider mites. Nature, **287**: 140-141.
- VEERMAN A., OVERMEER W. P. J., VAN ZON A. Q., DE BOER J. M., DE WAARD E. R., HUISMAN H. O. 1983: Vitamin A essential for photoperiodic induction of diapause in an eyeless mite. Nature, **302**: 248-249.
- ZENG Y. 1995: Book of insect records. Longest life cycle. University of Florida, 3.
- ZHANG T.-Y., KANG LE, ZHANG Z.-F., XU W. H. 2004: Identification of POU factor involved in regulating the neuron-specific expression of the gene encoding diapause hormone and pheromone biosynthesis-activating neuropeptide in *Bombyx mori*. Biochem. J., **15**: 255-263.