

DIAPAUSA: CAUSAS, MECANISMOS Y CONSECUENCIAS

DAYANA GUTIERREZ MORENO

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA

FACULTAD DE CIENCIAS

CARRERA DE BIOLOGIA

2005

DIAPAUSA: CAUSAS, MECANISMOS Y CONSECUENCIAS

DAYANA GUTIERREZ MORENO
PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA

TRABAJO DE GRADO
Presentado como requisito parcial
Para optar al título de Bióloga

ALBERTO ACOSTA MORENO
Director

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE CIENCIAS
CARRERA DE BIOLOGIA
2005

DIAPAUSA: CAUSAS, MECANISMOS Y CONSECUENCIAS

DAYANA GUTIERREZ MORENO

APROBADO,

Alberto Acosta Moreno
Director Ph.D

Andrés Acosta
Jurado

Diana Álvarez
Jurado

DIAPAUSA: CAUSAS, MECANISMOS Y CONSECUENCIAS

DAYANA GUTIERREZ MORENO

APROBADO

Ángela Umaña
Decana académica

Cecilia Espíndola
Directora Carrera de Biología
Facultad de Ciencias

A mis padres, mi hermana y Mariana por la paciencia y compañía

*“El secreto de mi éxito fue rodearme
de personas mejores que yo”
Andrew Corgenie*

Artículo 23 de la Resolución N° 13 de Julio de 1946

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará por que no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”.

AGRADECIMEINTOS

Le agradezco especialmente a mis padres, pues si en ellos esta meta hubiera sido inalcanzable.

A mi hermana por sus consejos y por ser una de mis mejores amigas.

A Mariana por ser porque sus sonrisas no me dejaron desfallecer.

A mis amigas, a Paola y Sandra por su compañía y en especial a Natalia y Angélica por tomarse la molestia de leer y corregir el documento.

A mi director Alberto Acosta, por sus valiosos aportes, los cuales fueron de vital importancia para el desarrollo de este trabajo; quiero destacar su paciencia, tolerancia y la confianza que tuvo en mí.

A todos los que de una u otra manera soportaron la carga de mi trabajo grado, gracias por su compañía y comprensión.

TABLA DE CONTENIDO

1. Introducción	11
2. Formulación del problema y justificación	12
2.1 Formulación del problema	12
2.2 Pregunta de investigación	12
2.3 Justificación de la investigación	12
3. Objetivos	13
3.1 Objetivo general	13
3.2 Objetivos específicos	13
4. Métodos	13
4.1 Recolección de la información	14
5. Revisión	14
5.1 Acerca de la diapausa	14
5.2 Diapausa vs. tiempo	15
5.3 Diapausa vs. taxones	18
5.4 Diapausa vs. áreas geográficas	20
6. Principales causas que desencadenan la diapausa	22
6.1 Fotoperíodo	22
6.1 Temperatura	25
6.2 Disponibilidad de alimento	27
6.3 Depredación	28
7. Mecanismos presentes en la diapausa	30
7.1 Evolución	30
7.2 Expresión Genética	36

7.3 Componente fisiológico	41
7.3.1 Participación de proteínas en la diapausa	41
7.3.2 Control Endocrino	42
7.3.3 Metabolismo	43
8. Consecuencias de la diapausa	46
8.1 Ciclo de vida	46
8.2 Apuesta diversificada y <i>Fitness</i>	48
9. Conclusiones	49
10. Recomendaciones	51
11. Glosario	53
12. Referencias Bibliográficas	55

Índice de tablas

Tabla 1. Frecuencia de individuos con diapausa en verano e invierno en los diferentes estados de desarrollo. 16

Tabla 2. Número de especies que presentan diapausa dentro de los ordenes de insectos y la etapa del ciclo de vida. 19

Tabla 3. Grupos, ordenes, familia y especies que presentan diapausa en el ciclo de vida. 32

Índice de figuras

Figura 1. Árbol filogenético donde se muestran los grupos donde se ha reportado diapausa (azul). 20

Figura 2. Modelo conceptual didáctico que sintetiza los principales componentes que se deben tener en cuenta al realizar estudios teóricos y empíricos sobre la diapausa. 52

Resumen

La diapausa es un fenómeno adaptativo importante para muchos organismos que ocurre en respuesta al inicio de condiciones ambientales adversas y ha sido estudiado desde los años 50, sin embargo pese a su importancia, a la fecha no hay una revisión actualizada del tema que sintetice los avances teóricos y experimentales en este campo. En la presente revisión del fenómeno de la diapausa se sintetizó su ocurrencia en diferentes estados de desarrollo, distribución geográfica y estaciones del año en el que se ha observado. Adicionalmente se identificaron las principales causas que desencadenan este fenómeno, así como los mecanismos genéticos y fisiológicos involucrados. Por último, se revisó la consecuencia que tiene en el ciclo de vida y en la idoneidad. El documento pone en evidencia las contradicciones teóricas, como el papel que juega la presencia del depredador en la inducción de la diapausa, los vacíos de conocimiento, por ejemplo el efecto genético materno en la diapausa, y las generalizaciones, como es el papel que juega el fotoperíodo y la temperatura como desencadenante de este fenómeno en todos los organismos; al igual que propone prioridades de investigación teórica y experimental de ciertos aspectos de la diapausa para un mejor entendimiento del fenómeno. La revisión actualizada sobre el fenómeno de la diapausa indica que las principales causas desencadenantes de la diapausa son el cambio en el fotoperíodo, temperatura y disponibilidad de alimento. Existen mecanismos que participan en el inicio, mantenimiento y finalización; en donde lo más relevante es que para cada etapa se expresan genes diferentes, ligados estrechamente a la producción de proteínas. Se ha comprobado la participación de la hormona de la diapausa (mantenimiento) y la hormona juvenil (se reprime para evitar la maduración de órganos reproductivos). Durante la fase de mantenimiento de la diapausa, ocurre una disminución de la biosíntesis, por lo que, la demanda de energía es menor y el organismo mantiene solo la glicólisis como fuente de energía. Como consecuencia de la diapausa hay una disminución en la reproducción contrarestando por un incremento en la

probabilidad de sobrevivencia, además de un aumento geométrico de la idoneidad.

Abstract

Diapause is an important adaptative phenomenon for many organism, it occurs at the answer for the beginning of the adverse environment conditions and it has been studied from the fifties, nevertheless in spite of its importance at the time doesn't exist a review about this subject which synthesize the theory and experimental advances in this topic. The present review is a synthesis of the occurrence of diapause's phenomenon in different taxa like plants, mammals and invertebrates, development stages, geographical distribution and season of the years that it has been observed. Additionally were identified the principal causes that produce this phenomenon also the involved genetics and physiologic mechanisms. Finally were review the consequences the diapause in the life cycle and fitness. The documents shows the evidence of the theory contradiction, the knowledge less and the generalizations that are possible to be made based actual information, also argue and propose the unification of the concept and the priorities of the experimental and theory investigation the some aspects of diapause for the best understanding of this phenomenon. The actual review about diapause shows the principal causes that produce the diapause are the photoperiod change, temperature and food availability. Exist mechanism that participate in the beginning, maintenance, and finalization; where the most important is that for each stage were expressed different genes closely bounds with the protein production. The participation of the diapause hormone (maintenance) and juvenile hormone (it is repressed to avoid the maturation of reproductive organs) have been verified.

During the maintenance of diapause and the consequence of the biosynthesis diminution, the energy demand is low (less amount of ATP/ADP) and the organism just continuance the glycolysis like source of

energy. The metabolic different between the organisms in each stage of life cycle (ej. insects: embryo, pupa, youthful, adult) are determinate for the use of cytochromes a, b and c, besides the sensitivity to the presence of HCN and CO. As a consequence of the diapause there is a diminishment in the reproduction against a survive probability besides an increase in the geometrical fitness.

1. Introducción

Los científicos han estudiado las pausas que se dan en los ciclos de vida de animales y plantas, la más conocida de estas pausas es la hibernación, pero adicionalmente existe la dormancia, quiescencia, torpor estiviación, latencia y diapausa, la cual es descrita en el presente documento. La diapausa es una suspensión en el desarrollo que puede ocurrir como embrión, pupa o adulto. En algunas especies la diapausa es facultativa y ocurre únicamente cuando es inducida por condiciones ambientales; en otras especies el período de diapausa es una parte obligatoria del ciclo de vida. Es comúnmente visto en las zonas templadas que este fenómeno sea inducido por cambios en el fotoperíodo; así mismo, se observa en diferentes áreas geográficas y etapas del ciclo de vida. El fenómeno de la diapausa ha sido estudiado desde los años 50 por investigadores de diferentes disciplinas de la biología como la genética, ecología y fisiología para responder preguntas acerca de la evolución, historia de vida y dinámica de las poblaciones. Su estudio ha dilucidado diversos aspectos relacionados con las causas, mecanismos y consecuencias que intervienen en éste fenómeno.

A pesar de que se han realizado diferentes estudios en torno a las causas, mecanismos y consecuencias del fenómeno de la diapausa, en la actualidad no existe una revisión científica que integre estudios empíricos y teóricos acerca de estos tres aspectos. Este documento presenta una síntesis crítica sobre la evidencia empírica y teórica publicada, con base en la teoría recopilada se planteó un modelo conceptual didáctico que

permite avanzar en el entendimiento de la diapausa en los organismos. Además, se hizo una síntesis y posterior discusión de la información publicada hasta el momento, lo cual facilitará la generalización de la teoría existente acerca de su ocurrencia en estados de desarrollo y escalas espacio-temporales; así como la respuesta genética y fisiológica y promoverá el avance científico en dicho fenómeno.

1. Formulación del problema y Justificación

2.1 Formulación del Problema

A nivel mundial no existe una revisión que permita conocer el desarrollo teórico y empírico del fenómeno de la diapausa.

2.2 Preguntas de Investigación

- ¿En que grupos biológicos existe evidencia de la presencia de diapausa?
- ¿Qué evidencia empírica existe sobre las causas, mecanismos y consecuencia de la diapausa?
- ¿De las causas que desencadenan la diapausa en los organismos cual es más importante o sobre la que existe mas evidencia empírica?
- ¿Son los mecanismos involucrados en la diapausa bien conocidos?
- ¿Se puede llegar a hacer generalizaciones con la literatura existente?
- ¿Como se ve afectado la idoneidad de los organismos que desarrollan diapausa como estrategia evolutiva?

2.3 Justificación de la investigación

La diapausa es un fenómeno evolutivo importante que han desarrollado diversos organismos como estrategia a cambios drásticos en el ambiente y ha sido estudiado por investigadores en diferentes áreas del conocimiento. Debido a la importancia de la diapausa, es de gran utilidad

realizar una revisión bibliográfica sobre el desarrollo teórico de este fenómeno, lo cual le permitirá a la comunidad científica integrar información dispersa y buscar patrones en el desarrollo de la diapausa en etapas del ciclo de vida y áreas geográficas; igualmente, explorar y sintetizar las consecuencias que pueda tener sobre la idoneidad.

2. Objetivos

3.1 Objetivo General

Generar una revisión sobre la diapausa, incluyendo las causas, mecanismos y consecuencias.

3.2 Objetivos Específicos

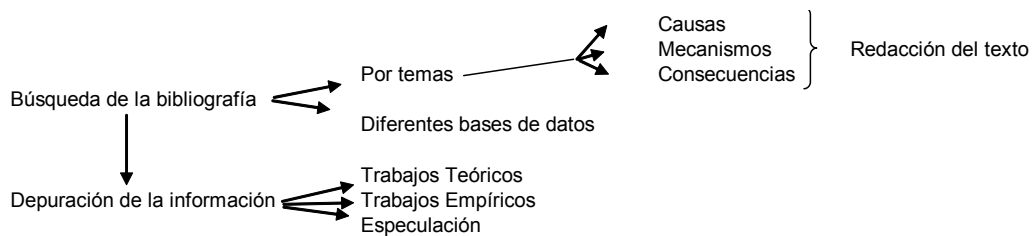
- Revisar y sintetizar lo que se conoce sobre la ocurrencia de la diapausa en estados de desarrollo y escalas temporales y espaciales.
- Identificar en la literatura los factores que inducen la diapausa en un organismo
- Describir la respuesta a nivel genético y fisiológico en organismos que desarrollan diapausa.
- Especificar como la diapausa afecta el ciclo de vida de algunos grupos.
- Identificar las consecuencias de la diapausa a nivel individual (idoneidad)
- Identificar vacíos teóricos y experimentales, que se requieren investigar para lograr un mejor entendimiento de este fenómeno.

3. Métodos

Se realizó una búsqueda bibliográfica en diferentes bases de datos (ISI, ProQuest, Annual Reviews, Medline, ScienceDirect, SpringerLink, Animal Behaviour Abstracts) en los manuscritos se identificó la problemática de la existencia de múltiples definiciones que describen el mismo fenómeno.

Luego de la revisión y depuración de la literatura (para esto se tuvieron en cuenta dos categorías: trabajo empírico y teórico) encontrada se verificó si es posible llegar a generalizaciones en cuanto al concepto, las causas, mecanismos y consecuencias. Además se identificaron los temas mas reportados y se señalaron los que se deben profundizar, así mismo se planteó el rumbo y la prioridad de nuevas investigaciones.

4.1 Recolección de la información



4. Revisión

5.1 Acerca de la diapausa

La mayoría de los organismos han desarrollado adaptaciones fisiológicas y comportamentales al cambio que se da durante el año en las condiciones ambientales (Nibouche 1998). Dentro de estas adaptaciones se encuentra la diapausa, que contribuye a sobrellevar las condiciones ambientales extremas como el frío o el calor. La diapausa es generalmente hecha por insectos; hay dos tipos de diapausa la obligatoria y la facultativa (Masaki, 1980). En la primera los animales deben entrar en este estadio en la alguna etapa del ciclo de vida, es decir, no tienen opción. Al contrario de lo sucedido en la facultativa pues en esta los animales entran en diapausa cuando las condiciones ambientales cambian drásticamente (Tauber y Tauber, 1976).

La diapausa no es una respuesta fisiológica a condiciones ambientales adversas, este fenómeno es una respuesta a estímulos ambientales los cuales predicen cambios en las condiciones ambientales (Polgar y Hardie

2000). La diapausa comienza antes de que los cambios ambientales inicien y es de gran importancia en animales que habitan las zonas templadas, pues los ayuda a sobrevivir el invierno (Inoue 2001).

Además de la diapausa existen otros tipos de pausa en la naturaleza, es el caso de la dormancia la cual ocurre en plantas. Se presenta en semillas y hace parte de una fase inactiva, durante la cual el crecimiento y el desarrollo se aplazan y la tasa de respiración se reduce significativamente (Rees, 1997). Por otro lado, la quiescencia y latencia, observadas principalmente en plantas, son una detención en el crecimiento del individuo o de un determinado órgano, debido a condiciones ambientales desfavorables (Podrabshy y Hand, 1999). Los anteriores se consideran diferentes a la diapausa, ya que este es un término especialmente usado en el reino animal, en donde se define como una detención en el ciclo de vida, en el cual intervienen factores ambientales, pero sobre todo, es producida por factores internos, relacionados con mecanismos que tienen un componente genético que participa en la inducción, mantenimiento y terminación del proceso (Podrabshy y Hand, 1999).

Por su parte, la estivación, que se presenta en serpientes, es un estado de letargo en regiones tropicales, donde las temperaturas son muy elevadas y los organismos deben reducir la tasa metabólica y la temperatura corporal para su supervivencia (A dictionary of Biology, Oxford University, 2004; Ruiz y Gamboa, 2005). Por último la hibernación y el torpor son comúnmente usados en mamíferos como una estrategia para sobrevivir a bajas temperaturas (inviernos), y al igual que las serpientes, se presenta una disminución en la tasa metabólica y en la temperatura corporal; así mismo, disminuye el ritmo cardíaco y aumentan las reservas alimenticias obtenidas durante la época de mayor disponibilidad de recursos antes de hibernar (Van y Martin. 2002, *A Dictionary of Biology*. Oxford University Press, 2004).

Estos fenómenos son estudiados por una rama de biología llamada cronobiología la cual se encarga de estudiar la organización temporal de los procesos que ocurren en los seres vivos, los mecanismos que las originan y sus alteraciones (Muñoz, 2004)

5.2 Diapausa vs tiempo

Al revisar la literatura se puede generalizar que la diapausa ocurre principalmente en dos épocas del año: invierno y verano, porque representan para el organismo un mayor estrés y por lo tanto se ven afectadas las funciones vitales como la reproducción y la sobrevivencia. Los estudios teóricos y empíricos reportan estas dos estaciones del año como las de mayor incidencia de diapausa en los organismos (Tauber *et al*, 1982; Hairston y Kearns, 1995; Roux, 1997; Nibouche, 1998; Inoue, 2001; Xue *et al*, 2001) y se encuentra como regla que los organismos que entran en diapausa durante el invierno se caracterizan por que la etapa activa del ciclo de vida coincide con la fase caliente del año (Masaki, 1980), contrario a lo sucedido en los que presentan diapausa durante el verano (tabla 2); por otro lado, existen organismos que pueden entrar en diapausa durante el verano y el invierno en un año y varias veces en el ciclo de vida (Kozhanchikov, 1998).

Tabla 1. Frecuencia (%) de individuos con diapausa en verano y/o invierno en los diferentes estados de desarrollo para insectos. Tomado de Masaki (1980)

Orden	Tipo de diapausa	Huevo (%)	Larva (%)	Pupa (%)	Adulto (%)
Coleoptera	Invierno	2	12	0	86
	Verano	0	4	0	96
Lepidoptera	Invierno	4	9	53	34
	Verano	4	44	49	4
Diptera	Invierno	15	10	50	25
	Verano	0	28	50	22

Dentro del género Diptera, por ejemplo la especie *Sitodiplosis mosellana*, entra en diapausa durante el invierno lo cual es desencadenado por temperaturas bajas de -5 a 2.5° C. Estos individuos sobreviven 500 días bajo estas condiciones sin aumentar su mortalidad (Wise y Lamb, 2004).

El entrar en diapausa en una determinada época del año retrasa la fase reproductiva, hasta que las condiciones ambientales sean optimas, esto se ha observado por ejemplo en *Longitarsus jacobaeae* (Coleoptera: Chrysomelidae; Frick, 1971), en escarabajos pertenecientes a la familia carabidae (Thiele, 1969), en algunos dípteros (Butterfield, 1976) y en determinadas familias pertenecientes al género *Limnephilus* (Bounard, 1978). Por otra parte, en *Lagria hirta* (Coleoptera: lagriidae) la diapausa evita que se de una metamorfosis antes de que las condiciones ambientales sean las adecuadas, por lo tanto sirve para coordinar el ciclo de vida, con el ciclo anual del medio (Zhou y Topp, 2000).

En organismos en donde al diapausa ocurre durante el verano como *Hylemya floralis* (Diptera: Anthomyiidae) la diapausa, de igual manera que lo sucedido durante el invierno, sincroniza el ciclo reproductivo con el ciclo anual del medio. De esta manera, los organismos solo se pueden reproducirse después de terminada la diapausa (Masaki, 1980).

En algunos casos, una misma especie puede entrar en diapausa durante el verano y el invierno; es el caso de *Agrotis infusa* (Lepidoptera: Noctuidae), en donde entran en diapausa de invierno como huevos y en el verano lo hacen como pupas (Common, 1954). Se cree que el que lo haga durante el invierno como huevos es para que en la siguiente estación puedan conseguir alimento de mejor calidad y que lo hagan como pupas en verano, para que la siguiente etapa del ciclo de vida no coincida con condiciones ambientales extremas como las que se presentan durante el verano. Existen especies que realizan diapausa de verano e invierno en la misma etapa del ciclo de vida (ej: como pupa) es el caso de *Pegomya bicolor* (Diptera: Anthomyiidae; Xue y Shao, 2001). Este tipo de diapausa se da cuando un insecto tiene dos ciclos reproductivos al año y la descendencia del primer ciclo reproductivo entra en diapausa como pupa durante el verano y la descendencia del segundo ciclo reproductivo entra en diapausa igualmente como pupa durante el invierno (Masaki, 1980).

En conclusión, la diapausa se lleva a cabo principalmente durante el verano e invierno pues son estas las dos estaciones en donde las condiciones ambientales son mas extremas y por lo tanto en donde la mayoría de los organismos la utilizan como estrategia para sobrevivir o sincronizar su desarrollo con el medio. Además existen especies que entran en diapausa durante el verano y el invierno bien sea en el mismo estadio (ej: pupa) o en diferentes estadios del ciclo de vida. La diapausa se presenta en etapas del ciclo de vida en donde se maximiza en el organismo el paso al siguiente estadio o incrementa la posibilidad de sobrevivir y reproducirse.

5.3 Diapausa vs. taxones

Se debe tener en cuenta que la diapausa no esta filogenéticamente restringida, o sea que no la presenta un solo grupo en la naturaleza, ya que se ha documentado repetida e independientemente en diferentes grupos (Bradford y Dereck, 1993). Esto se ve reflejado en la literatura pues este fenómeno se encuentra ampliamente reportado (Juskaitis, 2004; Hand y Podrabsky, 2004; Geiser *et al*, 2005; Nadgafi *et al*, 2005; Shine, 2005; Albrecht y McCarty, 2005).

Dentro de los grupos mas representativos de insectos que presentan diapausa en alguna etapa del ciclo de vida (ej: huevo, larva, pupa, adulto), se encuentran los órdenes Ortoptera (Roff y Bradford, 1999), Coleoptera (Zhou y Topp, 2000; Inoue, 2001; Kurota y Shimada, 2001), Diptera (Krafsur *et al*, 1999; Hong y Werner, 2000; Xue *et al*, 2001), Hymenoptera (Tsukada, 1999; Wise y Lamb, 2004), Heteroptera (Kiyomitsu y Nakata, 1998), Lepidoptera (Nibouche, 1998; Butterfield *et al*, 1999) y Acari (Broufas, 2001; Fourie *et al*, 2001; Belozarov *et al*, 2002). Al observar la presencia de diapausa en estos órdenes se encuentra que son los lepidópteros los que presentan diapausa en mayor proporción (Tabla 3). En ellos el estado de pupa y de adulto exhibe una mayor cantidad de individuos que entran en diapausa, esto puede ser debido a que estos estadios son los mas sensibles a cambios, por ejemplo, cuando el

individuo se encuentra en estado de pupa necesita que el alimento que consume sea de una alta calidad y si el alimento no tiene la calidad necesaria, la mejor opción es entrar en diapausa hasta cuando las condiciones del alimento sean mejores; para el adulto la causa de entrar en diapausa puede ser reproductiva, pues si cuando las condiciones ambientales se hacen menos favorables no ha logrado reproducirse, el entrar en diapausa puede incrementar las posibilidades de reproducción en una estación mas favorable.

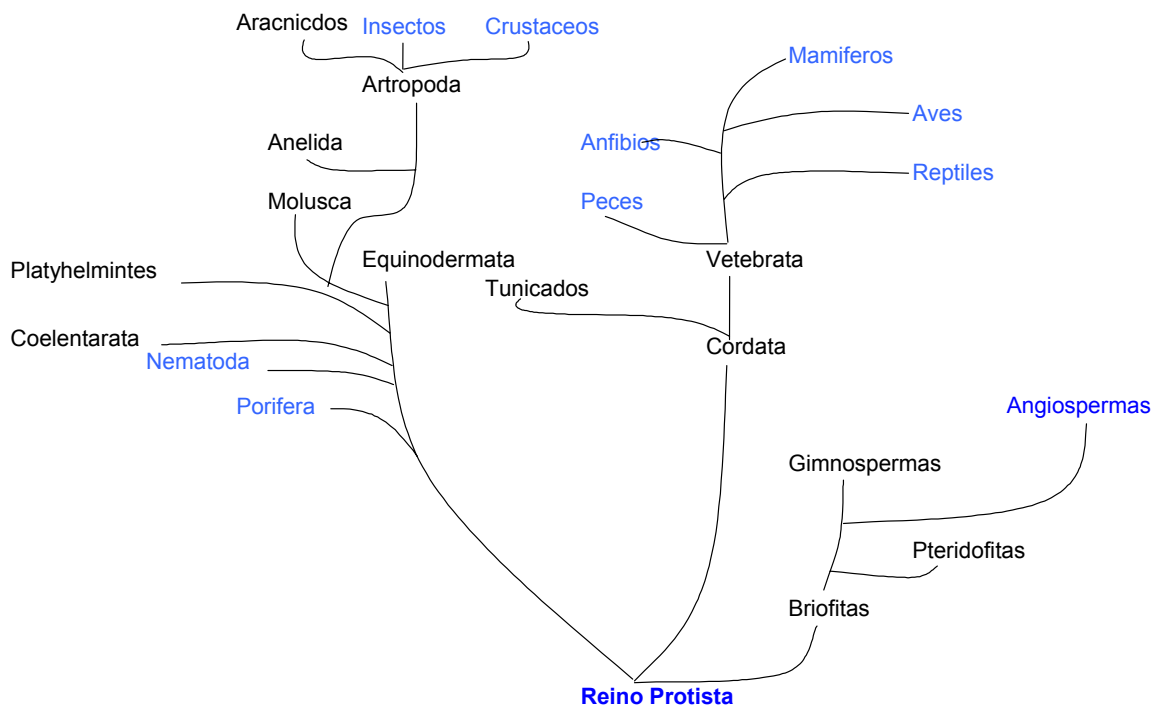
Tabla 2. Número de especies que presentan diapausa dentro de los órdenes de insectos y la etapa del ciclo de vida.

Orden	Huevo	Larva	Pupa	Adulto	Total	Fuente
Lepidoptera	3	7	42	27	79	Nibouche (1998)
Coleoptera	1	5		38	44	Inoue (2001)
Diptera	3	2	10	5	20	Xue <i>et al.</i> (2001)
Hymenoptera		8		4	12	Wise y Lamb (2004)
Heteroptera		7		3	10	Kiyomitsu y Nakata (1998)
Acari	3			1	4	Belozarov <i>et al.</i> (2002)
Orthoptera	3			1	4	Roff y Bradford (1999)
Total	13	29	52	79		

Respecto al orden Coleoptera, la diapausa ocurre con mas frecuencia en el estado adulto; mientras que en los Lepidoptera y Díptera ocurre en pupa (Saunders, 1976). Las semejanzas en la frecuencia de la diapausa en los diferentes estados de desarrollo sugiere un ancestro común de la diapausa de invierno y verano (ver figura 1), a pesar de que las condiciones ambientales son contrastantes entre las dos estaciones. Adicionalmente, las adaptaciones que poseen algunos insectos hacen que determinadas etapas del ciclo de vida como la pupa o el adulto, sean más propicias para el desarrollo de la diapausa. (Masaki, 1980). Tal es el caso de los coleópteros, en donde su cutícula esclerotizada permite que sea en la etapa de adulto en donde se observe con más frecuencia la diapausa puesto que la cutícula sirve como escudo protector que evita la perdida excesiva de agua y permite utilizar algunos de los componentes de la cutícula como alimento. Lo contrario sucede en Lepidoptera y Díptera, en donde el estado de pupa es la etapa más sensible para entrar

en diapausa (Saunders, 1976). Por otro lado en *Porites asteroides* (Scleractina: Poritiidae) la categoría juvenil es la más sensible para entrar en este estado, lo cual ayuda al desarrollo óptimo de la colonia e incrementa las posibilidades de reproducción (Torres, 2003)

Figura 1. Árbol filogenético en donde se muestran los grupos en los que se ha reportado diapausa (azul).



En resumen la diapausa se puede presentar en cualquier etapa del ciclo de vida. Se encontró que para el caso de los artrópodos el estadio de pupa y adulto son los más sensibles a entrar en diapausa, esto puede estar relacionado con las necesidades específicas que tienen los organismos en estas etapas (alimento – reproducción). Por otro lado no se encontraron estudios teóricos ó empíricos que reporten diapausa en

equinodermos, moluscos, tunicados, anélidos, briofitos, pteridofitos y gimnospermas.

5.4 Diapausa vs. áreas geográficas

La distribución de la diapausa en diferentes áreas geográficas esta condicionada por la variación interespecífica poblacional y latitudinal. Shimizu (2001) encontró que en las especies de Orius (Heteróptero: Anthocoridae) de Japón, la latitud es un factor que determina la incidencia de diapausa en una especie que se encuentra distribuida en diferentes áreas geográficas. De tal manera que, a menor latitud, menor la incidencia de la diapausa (Shimizu y Kawasaki, 2001). De igual forma en adultos de la garrapata africana *Rhipicephalus appendiculatus* (Acari: Ixodidae) la latitud, es un factor importante para el desarrollo de la diapausa, puesto que poblaciones que se encuentran cerca al Ecuador, no responden a la duración del día en la inducción de la diapausa si no al cambio en otras condiciones como la disponibilidad de agua. La respuesta de organismos a la duración del día se presenta en latitudes altas (Madder *et al*, 2002). En cuanto a los organismos que desarrollan diapausa durante el verano es común creer que ésta se presenta solo en zonas cálidas, de manera que en algunos insectos, como *Sitona hispidulus* (Coleoptera: Curculionidae), se observa diapausa de verano en condiciones frías, pues esta se encuentra en Finlandia (Rautapaa y Markkula, 1999).

Aunque se ha comprobado que según la ubicación geográfica los individuos entran o no en diapausa, la evidencia es poca y se hace necesario realizar estudios con especies que se encuentren en el trópico y zonas templadas para aclarar si es la latitud la que induce a los animales ó plantas a entrar en diapausa o son otras las causas que desencadenan este fenómeno. En resumen, la diapausa se ve influenciada por la variación en la latitud en donde viven los organismos. Así pues, entre mas cerca se encuentren del Ecuador, la inducción de la diapausa no estará determinada por la cantidad de horas luz disponible,

pero si por otros factores desencadenantes de orden fisiológico y genético. Lo anterior implicaría que la diapausa para organismos ubicados en zonas tropicales y polares responde contrariamente a los organismos de zonas templadas, expuestos a los cambios estacionales, donde la variación en el fotoperíodo, es la principal causa de inducción de éste fenómeno, si no a la disponibilidad de alimento (Takeda, 1998) y otras causas que se expondrán en otra sección.

5. Principales causas que desencadenan la diapausa

Existen varias causas conocidas y reportadas para los procesos de inducción, mantenimiento y terminación de la diapausa; en orden de importancia encontramos: el fotoperíodo (Tauber y Tauber, 1976), la temperatura (Aristón y Kearns, 1995), sin embargo algunos autores reconocen otros posibles desencadenantes para la diapausa como son la disponibilidad de alimento (Takeda, 1998) y la presión por parte del predador (Slusarczyk, 1999). A continuación se mostrara la evidencia para cada una de ellas.

6.1 Fotoperíodo

Antes de entrar de lleno a hablar sobre el control del fotoperíodo, el cual ha sido ampliamente estudiado (Nibouche, 1998; Ito y Nakata, 1998; Polgar y Hardie, 2000; Kurota y Shimada, 2001; Xue *et al.*, 2001; Inoue, 2001), es necesario aclarar algunos conceptos relacionados con este desencadenante de la diapausa. Existen algunos términos que se encuentran frecuentemente en la literatura, donde se incluyen las siglas LD (Light - Dark) que se refieren a las horas de luz disponibles (mayor y menor cantidad de horas luz respectivamente) que tienen los organismos para sus actividades, y el fotoperíodo crítico, entendido como el cambio necesario en la duración del día (horas luz) para que un organismo entre en diapausa. Es importante tener estos conceptos en cuenta ya que, de acuerdo con Belozero (2002), el cambio en la duración del día (horas luz) es usado como señal para la iniciación, mantenimiento y terminación

de la diapausa, la cual se presenta durante el inicio de los ciclos estacionales.

Para el cambio que se da en la duración del día (fotoperíodo), el cual es causado por el inicio de cada una de las estaciones, Tauber y Tauber (1976) proponen 2 categorías. La primera de ellas, el Fotoperíodo crítico, en donde se tienen en cuenta principalmente la duración de los días (días largos vs. días cortos) y la respuesta de los individuos para entrar o no en diapausa. Respecto a esta primera categoría existen dos variaciones, primero el fotoperíodo crítico (número de horas límite) no aumenta ni disminuye durante la diapausa y los organismos generalmente responden manteniéndola durante los días largos y terminándola durante los días cortos (ej. *Sitodiplosis mosella*; Wise y Lamb, 2004). En segundo lugar, se encuentran los organismos en los cuales el fotoperíodo crítico decrece (disminuye el número de horas luz) mientras la diapausa progresa, es decir que mientras menos horas luz hayan mayor va a ser la intensidad de la diapausa, es decir, los cambios fisiológicos se desencadenan mas rápido, indicando que los días cortos mantienen la diapausa y el cambio en la duración del día no tiene un rol activo en la terminación de la misma. En este caso es la temperatura es la que juega un papel principal en la terminación de la diapausa (ej. *Chysopa harrisi*; Tauber y Tauber, 1974).

La segunda categoría se denomina absoluta duración del día, en donde la respuesta de los organismos se realiza de manera gradual dependiendo del aumento o la disminución en las horas de luz. Al igual que la primera existen dos variaciones; primero, a medida que la fase de mantenimiento de la diapausa va llegando al final, la respuesta a la duración del día disminuye, de esta manera la disminución en la duración de los días desacelera el desarrollo de las fases de la diapausa, como se ha observado en *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae; Nibouche, 1998). Segundo, mientras la diapausa se acerca a su fin, la respuesta a la duración del día también disminuye, es así como los días cortos

mantienen la diapausa y el aumento en la duración del día la terminan (Tauber y Tauber, 1976).

Hay dos tipos de diapausa que son estudiados ampliamente, la que ocurre durante el invierno y la que ocurre durante el verano. La primera es inducida por días cortos y la segunda por días largos, como los de verano (Xue, 2001). En *Argopistes coccinelliformis* (Coleoptera: Chysomelidae), la diapausa se presenta en la fase larval y es inducida por el incremento en el fotoperíodo (LD 13 de luz: 11 de oscuridad) y prevenida por fotoperíodos constantes (LD 10:14) (Innoue, 2001). En las hembras adultas de las especies *Orius sauteri* y *Orius minutus* (Heteroptera: Anthocoridae), el estado de diapausa aparece en reacción a la aparición de días cortos (LD 11:13) y es terminada con fotoperíodos de LD 12:87 (Ito, 1998), lo mismo se observa en *Gonyaulax polyedra* (Dinoflagelado) en donde días (LD 6: 18) inducen la diapausa (Balzer y Hardeland, 1991).

En cuanto el papel que juega el fotoperíodo en el mantenimiento de la diapausa, se sabe que una vez iniciada la misma se necesitan mecanismos que aseguren que este estado va a persistir hasta que las condiciones se hagan lo suficientemente favorables para asegurar la morfogénesis (Tauber y Tauber, 1976). El mantenimiento responde principalmente a la duración del día (horas luz), por lo tanto, para los organismos que entran en diapausa durante el invierno (menos horas luz), entre menos horas luz tengan mas rápido se va a desencadenar la diapausa, por el contrario los organismos que entran en diapausa durante el verano responden a periodos de luz mas largos (Tauber y Tauber, 1976).

El incremento en la duración del día, para especies que hacen diapausa durante el invierno, provoca la terminación de la diapausa, por ejemplo en *Wyeomyia smithii* (Diptera: Culicidae) el fotoperíodo critico para el mantenimiento de la diapausa permanece estable desde mediados de noviembre hasta mediados de febrero una vez llegada esta fecha las

horas de luz disponibles aumentan lo cual hace que esta especie termine la diapausa (Smith y Brust, 1971).

En conclusión el fotoperíodo es uno de los factores ambientales abióticos más importante en la inducción, mantenimiento y terminación de la diapausa, puesto que para que se desencadene este fenómeno en todos los organismos es necesario el cambio en la duración del día (Hairston y Kearns, 1995). Por otro lado, se observan diferentes respuestas de las especies al cambio en el fotoperíodo (horas luz), la cual se ve reflejado en el inicio o no de la diapausa y por esto hay especies que presentan diapausa durante el verano y otras durante el invierno.

6.2 Temperatura

La temperatura es un factor decisivo para que los organismos entren en diapausa; a menor temperatura menor es la posibilidad de conseguir alimento y por lo tanto de sobrevivir (Tauber y Tauber, 1976; Aristón y Kearns, 1995). Así mismo, cuando la temperatura aumenta las condiciones del medio se hacen más óptimas (Ito y Nakata, 1998; Nibouche, 1998; Butterfield *et al*, 1999; Polagar y Hardie, 2000) y los organismos logran suplir sus necesidades básicas (Zhou y Topp, 2000; Fourie *et al*, 2001; Inoue, 2001; Kurota y Shimada, 2001; Xue, 2001; Belozarov *et al*, 2002; Broufas, 2002; Sommerville y Davey, 2002; Renaud *et al* 2004; Wise y Lamb, 2004).

La temperatura junto con el fotoperíodo son las causas más reportadas teórica y empíricamente para el inicio de la diapausa (Tauber *et al*, 1982; Hairston y Kearns, 1995; Blanckenhorn, 1997; Nibouche, 1998; Ito y Nakata, 1998; Polgar y Hardie, 2000; Kurota y Shimada, 2001; Xue *et al*, 2001; Inoue, 2001). Tanto en verano como en el invierno, en la mayoría de los casos, las altas temperaturas se relacionan con días largos (mayor horas luz) y bajas temperaturas con días cortos (menos horas luz; Masaki, 1980), afectando el inicio, mantenimiento y la terminación de la diapausa, de tal forma que las bajas temperaturas desencadenan el inicio de la

diapausa y las temperaturas altas la evitan. Un caso típico es el de *Euseius finlandicus* (Acari: Phytoseiidae), en donde temperaturas bajas de 2.5 °C inducen diapausa y temperaturas mayores de 20° C la evitan (Nibouche, 1998). Por otro lado en *Gonyaulax polyedra* (Dinoflagelado) la diapausa es inducida por temperaturas de 15°C y al igual que en *E. finlandicus* es prevenida por temperaturas mayores a 20°C (Balzer y Hardeland, 1991). Adicionalmente, *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa), entra en diapausa durante el invierno, y en respuesta a las bajas temperaturas del mar forma una capa de mucus sobre las colonias, adicionalmente retrae las colonias (Acosta, 1999).

Contrariamente, en *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) se observa la diapausa de verano (Tauber y Tauber, 1976), en donde se favorece su inducción a temperaturas altas, incluso hasta de 37°C, y las bajas temperaturas la evitan (Nibouche, 1998)

La temperatura ha sido ampliamente estudiada en artrópodos y aunque es considerada como uno de los factores ambientales mas importantes, se ha encontrado que los organismos no responden a ella si no esta íntimamente ligada con el cambio del fotoperíodo, porque se considera que la temperatura es un factor que cambia constantemente convirtiéndose de esta manera en un factor muy variable en comparación con el fotoperíodo (Hairston y Kearns 1995). En contraste con organismos acuáticos como *Diaptomus sanguineus* (Copepoda: Calanoida), la baja temperatura es un factor determinante en la inducción de la diapausa, ya que en los ecosistemas acuáticos es tan confiable como el fotoperíodo, debido a que existen organismos acuáticos que se encuentran a grandes profundidades y el cambio en la duración de día no se siente de la misma manera a lo largo de la columna de agua, y por esto el cambio en la temperatura puede indicar, de una manera mas verídica, el cambio de las condiciones ambientales (Black y Hairston, 1988)

En conclusión, aunque la temperatura no es un factor decisivo para inducir la diapausa en organismos terrestres, contrario a los acuáticos, es de gran importancia en cada etapa del ciclo de vida puesto que cada organismo necesita una determinada temperatura para poder desarrollarse, lo cual está directamente relacionado con la etapa en la cual los individuos entran en diapausa (Tauber y Tauber, 1976).

6.3 Disponibilidad de alimento

La importancia de la oferta de alimento en la evolución de la diapausa se observa, principalmente, en organismos donde las fases de actividad coinciden con las condiciones ambientales más favorables y la fase de diapausa con aquellas menos favorables (Masaki, 1980). En el caso de los herbívoros se debe, probablemente, al marchitamiento de las plantas en verano (Takeda, 1998). De esta manera, en algunas especies de fitófagos, la calidad del alimento es responsable de la inducción de la diapausa.

Por otro lado, en algunos estudios se ha observado que las plantas jóvenes y en etapa de crecimiento retrasan la aparición de la diapausa en *Chloropus aryzae* (Coleoptera: Curculionidae), pues son aptas para la alimentación y por tanto para el desarrollo de los individuos (Takeda, 1998). Por su parte, *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) se alimenta de diferentes clases de plantas silvestres como *Rumex* y *Chenopodium*, cuya calidad como alimento de las larvas es menor durante el verano, induciendo así el proceso de diapausa que se prolonga hasta el otoño, cuando las plantas renuevan su crecimiento vegetativo, termina la diapausa y las larvas se alimentan, pues las plantas vuelven a ser de nuevo viables (Masaki, 1980). Por último, en *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae), Hunter y McNeil (1997) encontraron que la diapausa en esta especie está determinada por la calidad en el alimento, demostrando que si la calidad del alimento no es óptima para el

desarrollo del individuo él desarrolla este fenómeno, pero si la planta de la cual se alimenta es de alta calidad los individuos no son sensibles a las principales causas de la diapausa como el cambio en el fotoperíodo y la temperatura, y por esta razón la posponen, terminan su desarrollo y entran en diapausa hasta que la baja cantidad y la calidad del alimento los haga sensibles a entrar en este estado.

En cuanto a los insectos tropicales, existe evidencia en donde se observa que el fin de la temporada de crecimiento (pupa – adulto) puede presentarse por una señal en los cambios de la composición química y el contenido de agua en las plantas que le sirven como alimento, implicando que la diapausa puede estar inducida por la alimentación o por la madurez del recurso. Algo similar sucede en los organismos que no son herbívoros. Por ejemplo, en *Synchaeta pectinata* (Rotifera: Synchaetidae) las hembras que se encuentran bien alimentadas producen huevos de desarrollo directo, contrario a lo que sucede cuando no lo están, puesto que producen huevos que están en diapausa (Gilbert y Schreiber, 1998).

Lo anterior lleva a concluir que los organismos (herbívoros y depredadores) responden de manera general a la alimentación (ya sea que estén o no alimentados). Dicha respuesta se presenta de diferente forma, de tal manera que la falta de alimento hace que algunos organismos entren en diapausa en una determinada estación del año en la que el alimento sea escaso, de baja calidad o nulo. En *Ixodes rubicundus* (Acari: Ixodidae), las ninfas responden a la alimentación, es decir, ninfas alimentadas entran en diapausa en invierno y en las ninfas que no han sido alimentadas lo hacen durante el verano (Belozarov, 2002). Finalmente, en insectos tropicales la diapausa esta determinada por la calidad del alimento mas que por la disponibilidad del mismo. Por último, aunque la literatura sobre el tema es abundante es necesario realizar estudios empíricos que demuestren si solo la baja calidad del alimento o la disponibilidad del mismo es un desencadenante de la diapausa, adicionalmente es de gran importancia investigar si la

competencia intra e interespecifica por el alimento puede desencadenar este fenómeno.

6.4 Depredación

La depredación es un aspecto poco estudiado en relación con la inducción de la diapausa en los organismos, pero se conoce que los que entran en diapausa logran evadir eficazmente a sus depredadores; sin embargo ésta no es la única manera de evitar ser capturado por un predador. Entre las mas comunes, están esconderse en un banco de arena (Pijanowska, 1997), encontrar lugares seguros (Loose *et al*, 1993), realizar movimientos evasivos (Pijanowska y Kowalczewski, 1997) y migrar verticalmente en la columna de agua (Hairston *et al*, 1990); estas formas logran que los organismos puedan escaparse del peligro solo de forma momentánea, pero cuando la amenaza por parte del depredador es por largos periodos de tiempo, entrar en diapausa, en un lugar de difícil acceso al depredador, se convierte en la mejor alternativa (Slusarczyk 1999)

Slusarczyk (1999) encontró que *Daphnia magna* (pulga de agua) produce huevos en diapausa cuando el depredador esta presente. El estudio demostró que al igual que los organismos que responden al cambio en el fotoperíodo o en la temperatura, las pulgas de agua responden a una señal, en este caso química, que proviene no solo del depredador si no de las presas cuando son atacadas; esto asegura que el gasto energético que conlleva producir huevos en diapausa no vaya a ser en vano, ya que el hecho de la presencia del depredador no asegura que vaya a atacar al individuo. Adicionalmente *Porites astreoides* (Scleractinia: Poritidae), crea una capa de mucus a partir del aporte orgánico natural de los pólipos, la cual protege a la colonia de los depredadores, y logra disminuir la mortalidad y las enfermedades durante la etapa juvenil (Torres, 2003; Coffroth, 1985). Por otro lado *Palythoa caribaeorum* posee una toxina llamada palytoxina que también protege a la colonia de los depredadores (Acosta, 1999) Contrario a esto, Hairston (1990) realizó un estudio con

Diaptomus sanguineus (Copepoda: Diaptomidae), en donde no pudo demostrar que el depredador le indujera diapausa, solo pudo demostrar que ésta coincide con la presencia del depredador.

En conclusión, aunque la bibliografía disponible sobre este tema es escasa, existe mayor evidencia que apoya el hecho de que la presencia del depredador induce diapausa y aunque existen otras formas de evitar el ataque del depredador es la diapausa la que permite asegurar que parte de la población sobreviva; pero para un organismo no es ventajoso entrar en diapausa al solo sentir la presencia del predador, ya que conlleva a un gran gasto energético, por esto algunos han desarrollado sensibilidad a respuestas químicas que les permiten conocer cuando se encuentran realmente en peligro. Es necesario realizar estudios que evidencien el papel que tiene la presencia de depredadores como desencadenante de la diapausa, ya que es lógico pensar que la presencia del mismo es una amenaza para la reproducción y obviamente para la sobrevivencia de los individuos.

7. Mecanismos presentes en la diapausa

En cada una de las fases de la diapausa ocurren cambios en la expresión de genes y cambios fisiológicos los cuales por se únicos son de gran importancia. Se sabe que desde el punto de vista genético se encienden y se apagan genes específicos y a nivel fisiológico suceden cambios importantes a nivel metabólico y endocrino. Adicionalmente estos cambios tienen un impacto evolutivo sobre las especies. Es igualmente importante conocer como las adaptaciones al medio pueden contribuir de alguna manera a la especiación.

7.1 Evolución

Cada especie tiene un conjunto de características genéticas que responden a los cambios ambientales. Debido a esto y a la diversidad y complejidad de los organismos, existe dificultad en el análisis genético de las adaptaciones a los cambios ambientales. Para el estudio de estas

características se tienen en cuenta tres categorías: la primera de ellas es la etapa sensitiva que tienen los individuos, ya que ésta generalmente es influenciada por los genes transmitidos por la madre (Saunders, 1965). La segunda es la influencia y respuesta al cambio en las condiciones ambientales (ej: cambio en el fotoperíodo ó temperatura), que inducen al organismo a entrar o no en diapausa. Por último, la respuesta específica a dos causas ecofisiológicas que inducen la fijación de la diapausa: la variación que se presenta en respuesta al cambio en el fotoperíodo para la inducción de la diapausa en cada organismo con respecto al área geográfica en donde este ubicado y la duración de este fenómeno en los individuos de una población (Tauber y Tauber, 1980).

Además de los caracteres que se deben estudiar para conocer la respuesta de los individuos de una población a los cambios ambientales, se deben tener en cuenta la variación genética interespecífica. Los organismos no relacionados filogenéticamente (ej. Mamíferos, insectos, corales, etc) muestran respuestas similares a los cambios en el ambiente (Tauber y Tauber, 1978); pero esto no plantea una explicación satisfactoria a la evolución en la respuesta de los organismos a condiciones poco favorables, aunque al realizar comparaciones dentro de *phylum* y géneros los patrones evolutivos aparecen. Encontré evidencia teórica y empírica (Tabla 4) que demuestra que las pausas en el ciclo de vida de los organismos ocurren desde protistas, pasando por invertebrados marinos (Figura1; esponjas) hasta plantas superiores (gimnospermas) y mamíferos (marsupiales). Adicionalmente, se realizaron con éxito hibridaciones entre organismos con diapausa vs. sin diapausa (Danilevskii, 1965; Fraser y Smith, 1963) y otros con varios o con un ciclo reproductivo al año, lo cual mostró que estas características no están sexualmente restringidas. Es por esto que para observar la evolución intraespecífica de la respuesta a los cambios ambientales en la misma población es importante tener en cuenta la variación geográfica, pues esta ofrece una gran diversidad climática y por lo tanto diferentes respuestas por parte de los mismos organismos. Dentro de las respuestas a observar

a nivel genético, se encuentran el cambio en el fotoperíodo y la temperatura, entre otras. Si se observa la variación genética intrapoblacional en la respuesta al cambio en el fotoperíodo y a la temperatura, así como en la iniciación, mantenimiento y terminación de la diapausa, se puede encontrar una asincronía en cuanto al inicio y la terminación de la misma. Este es el caso de *Hyalophora cecropia*, en donde se observa una emergencia bi y trimodal durante el verano (Waldbauer y Sternburg, 1973), de tal forma que mientras unos individuos terminan la diapausa otros siguen por más tiempo en ella.

Tabla 3. Grupos, órdenes, familias y especies que presentan una pausa en el ciclo de vida

Grupo	Orden	Familia	Especie	Cita	
Porifera	Zoanthidea	Sphenopidae	<i>Palythoa caribaeorum</i>	Acosta (1999)	
	Scleractina	Poritidae	<i>Porites astreoides</i>	Torres (2003)	
	Haplosclerida	Spongillidae	<i>Eunapius fragilis</i>	Loomis et al (1996)	
Bryozoa	Plumatellida	Plumatellidae	<i>Plumatella emarginata</i>	Callaghan y Karlson (2002)	
Nematoda	Rhabditida	Rhabdithidae	<i>Caenorhabditis elegans</i>	Sommerville y Davey (2002)	
Artrópoda	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Sitodiplosis mosellana</i>	Wise y Lamb (2004)	
	Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Longitarsus jacobaeae</i>	Frick (1971)	
	Lepidoptera	Noctuidae	<i>Agrotis infusa</i>	Common (1954)	
	Heteróptero	Anthocoridae	<i>Orius sauteri</i>	Shimuzu y Kawasaki (2001)	
	Acari	Ixodidae	<i>Rhipicephalus appendiculatus</i>	Madder et al (2002)	
		Diptomidae	<i>Diaptomus sanguineus</i>	Black y Hairston (1988)	
	Crustacea	Copepoda	Centropagidae	<i>Boeckella triarticulata</i>	Couch, K et al (2001)
		Cladocera	Daphnidae	<i>Daphnia magna</i>	Slusarczyk (1999)
	Peces	Cyprinodontiformes	Aplocheilidae	<i>Nothobranchius korthausae</i>	Levels et al (1986)
		Cyprinodontiformes	Rivulidae	<i>Austrofundulus limnaeus</i>	Hand y Podrabsky (2000)
Reptiles	Squamata	Colubridae	<i>Thamnophis sirtalis parietalis</i>	Randolph et al (2002)	
Anfibios	Anura	Hylidae	<i>Cyclorana maini</i>	Bayomi et al (2002)	
	Anura	Limnodynastidae	<i>Neobatrachus sutor</i>	Bayomi et al (2002)	
Aves	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Chordeiles minor</i>	Fletcher et al (2000)	
	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	Fletcher et al (2000)	
	Apodiformes	Trochilidae	<i>Selasphorus rufus</i>	Hiebert et al (2000)	
Mamíferos	Chiroptera	Furipteridae	<i>Syconycteris australis</i>	Geiser (2005)	
	Rodentia	Myoxidae	<i>Muscardinus avellanarius</i>	Juskaitis (2005)	
	Marsupiales	Macropodidos	<i>Macropus eugenii</i>	Renfree y Shaw (2000)	
	Diprotodontia	Tarsipedidae	<i>Tarsipes rostratus</i>	Renfree y Shaw (2000)	
Angiospermas	Lamiales	Lamiaceae	<i>Collinsonia canadensis</i>	Albrecht y McCarthy (2005)	
	Liliales	Dioscoreaceae	<i>Dioscorea villosa</i>	Albrecht y McCarthy (2005)	
	Apiales	Apiaceae	<i>Ferula gummosa</i>	Nadgafi et al (2005)	
		Labiatae	<i>Teucrium polium</i>	Nadgafi et al (2005)	

Son tres las clasificaciones propuestas para explicar la evolución de la diapausa en insectos. La primera de ellas fue propuesta por Muller (1970) e incluye cuatro categorías: quiescencia y tres formas de diapausa (oligopausa, parapausa y eudiapausa). La quiescencia y la oligopausa es inducida por la respuesta a condiciones ambientales no favorables; la parapausa es independiente de los cambios medioambientales y la

eudiapausa es la anticipación a condiciones ambientales desfavorables por respuesta a un estímulo. De acuerdo con esta clasificación, parapausa y eudiapausa, presentan una gran complejidad evolutiva en comparación con la quiescencia y la oligopausa, respectivamente (Thiele, 1973).

Mansingh's (1971) clasifica la dormancia en hibernación, estivación y "atermopausa" (definida como la dormancia que tiene más de dos factores no térmicos para el desarrollo de la diapausa). Cada una de ellas se encuentra dividida en tres categorías (quiescencia, oligopausa y diapausa), las cuales hipotéticamente representan la secuencia en la evolución de esta adaptación de las más primitivas a la más evolucionada.

La tercera clasificación es propuesta por Ushatinskaya's (1976) y combina aspectos de las dos anteriores. Como Muller, éste divide dormancia en categorías con base en la respuesta a condiciones ambientales adversas. La divide en hibernación y estivación, las cuales a su vez están compuestas por cuatro: dormancia, oligopausa, diapausa y superdiapausa. Estas cuatro categorías se diferencian en la profundidad (entiéndase como intensidad de la diapausa) y duración de la diapausa. Adicionalmente las cuatro representan una línea creciente de desarrollo en la evolución (Ushatinskaya, 1976).

Aunque estas teorías son un primer acercamiento que permite entender una parte de la evolución de la diapausa, dormancia, hibernación y estivación, no están apoyadas por estudios empíricos donde se evalúen integralmente aspectos fisiológicos, genéticos o ecológicos, lo cual las hace poco verídicas o confiables. Por otro lado, en estudios posteriores Chippendale (1977) y Wantanabe y Tanaka (2000) muestran que la naturaleza de la regulación hormonal de la diapausa, hace posible proponer que ésta ha evolucionado más en comparación con la quiescencia (Tauber y Tauber, 1980)

En cuanto al origen de la diapausa, existe una teoría que propone al trópico como el sitio donde se originó y que luego se extendió a las zonas templadas. La teoría está apoyada por recientes hallazgos en donde especies que se han extendido de zonas tropicales a zonas templadas generalmente tienen la capacidad genética de entrar en diapausa, aunque no la puedan desarrollar cada año (Denlinger, 1979; Dingle *et al*, 1980). El estudio de la diapausa en el trópico ha sido lento debido a varias razones: por ejemplo, los insectos que habitan zonas templadas pueden responder a los cambios dados por la duración del día, porque estos cambios son fuertes y pronunciados, dando una señal de alerta de los cambios drásticos que se avecinan. En contraste, los insectos que habitan el trópico confían en el ligero cambio del fotoperíodo (Norris, 1965), cambio en la temperatura y calidad del alimento como factores inductores de diapausa (Masaki, 1980). En el trópico, se presentan ciclos estacionales que muestran una gran variación anual y entre localidades, permitiendo que las poblaciones del trópico puedan mostrar una gran variación en la expresión de la diapausa y entren en ella únicamente en los años donde se presentan condiciones ambientales poco favorables.

La diapausa en el trópico muchas veces puede pasar inadvertida puesto que es de corta duración y ocurre en una fracción pequeña de la población (Blackman, 1974). La presencia de ciclos estacionales, aparecen para convertirse en una función vital para las poblaciones que habitan zonas templadas, y esta no es mantenida por flujo de genes desde el trópico. Por ejemplo en *Pteronemobius fascipes* (Ortoptera: Gryllidae) la diapausa es mantenida en las poblaciones tropicales sin la intromisión de características morfológicas de poblaciones ubicadas más al norte (Masaki, 1978). Parece ser que la evolución de la diapausa en climas agrestes, ocurre aparentemente por una selección natural de los que no entran en diapausa en poblaciones tropicales. En especies estudiadas en el trópico y en zonas templadas, la habilidad para sentir y responder a estímulos ambientales aparece como uno de los primeros

pasos a seguir para la evolución de la diapausa. Esta actividad puede estar relacionada directamente con la función endocrina (Morris y Fulton, 1970), de tal manera que la capacidad de responder a un cambio en las condiciones ambientales puede influenciar al aparato endocrino, en el control de las migraciones, y esta respuesta puede ser la base en la expresión del fenómeno de la diapausa (Douglas y Gula, 1978). Adicionalmente los cambios genéticos, fisiológicos y endocrinos que se dan durante la diapausa, hacen pensar como actúa esta en los modelos de especiación alopátrico, parapátrico y simpátrico, pues son éstos los que tienen como premisa la selección natural.

Las diferentes respuestas a los cambios ambientales son parte de la variación de los organismos de diferentes poblaciones a la divergencia geográfica y ambiental. Por tal razón es razonable pensar que el cambio en la respuesta al medio y a las adaptaciones puedan contribuir de alguna manera a especiación alopátrica en las poblaciones (Bush, 1975), ya que la respuesta a éstos cambios en un área geográfica nueva puede influir la selección de un determinado fenotipo. Adicionalmente se ha propuesto que la especiación alopátrica envuelve cambios evolutivos en los caracteres poligénicos (cuantitativos), esto se demuestra en las diferentes respuestas al cambio en el fotoperíodo (horas luz) para el desarrollo de la diapausa, así como la duración de la misma (Tauber y Tauber, 1979).

La especiación parapátrica se basa en las barreras reproductivas que existen entre los organismos (Endler, 1977). La capacidad de las especies de responder de diferente manera a los cambios climáticos que se presentan en las diferentes zonas geográficas, se puede convertir en la característica que tiene mayor importancia para este tipo de especiación. En la especiación parapátrica, el aislamiento reproductivo puede ser una adaptación a las condiciones locales y un resultado directo de la selección natural. En dos variedades de *Ceuthorrhynchus pleurostigma* (Coleoptera: Curculionidae), el aislamiento reproductivo ocurre por que la diapausa tiene lugar en dos estaciones diferentes del año, otoño y primavera,

evitando así que se sobrelapen las generaciones en el tiempo (Masaki, 1980).

Por último en la especiación simpátrica, se tiene en cuenta la selección por denso dependencia (Rosenzweig, 1978). La diapausa puede influir sobre éste tipo de especiación porque existe evidencia de polimorfismo en la inducción y terminación de la misma, lo cual permite que se cumplan los pasos propuestos por Maynard (1966), que favorecen la especiación simpátrica; así pues el primer paso es el establecimiento de dos nichos polimórficos basados en pequeños cambios genéticos, seguido de la creación de barreras reproductivas (segundo paso).

En conclusión, la importancia de responder de manera diferente a los cambios ambientales tiene un papel muy importante en la evolución de las poblaciones y en la especiación, porque ésta capacidad le permite a las poblaciones de la misma especie que se encuentren en la misma ubicación geográfica, explotar mas adecuadamente los diferentes habitat. Por otra parte, ya sea porque existe un aislamiento reproductivo, la diapausa se presenta durante estaciones diferentes, y/o la iniciación, mantenimiento y terminación de la misma se lleva a cabo en tiempo e intensidades diferentes.

7.2 Expresión Genética

Tauber y Tauber (1980) proponen que el control genético de la diapausa esta condicionado principalmente por dos aspectos: 1) la herencia poligénica (genes que expresan una característica determinada y varían constantemente), y 2) herencia mendeliana (segregación de caracteres). La primera controla aspectos cuantitativos de la diapausa, como el valor del fotoperíodo crítico que desencadena la diapausa (ver fotoperíodo), y la velocidad a la cual se dan cada una de las fases de la diapausa (Tauber y Tauber, 1979). Es así como individuos de una sola especie pueden responder a diferentes fotoperíodos, como es el caso de *Acronycta rumicis* (Lepidoptera: Noctuidae) en donde el cambio necesario en el

fotoperíodo para la iniciación de la diapausa, se da con cuatro horas de diferencia (Danilevskii, 1965). La existencia de varias especies cuya distribución geográfica sea diferente y que el hecho de que en todas ocurra diapausa, es otra prueba de que esta determinada en parte por genes poligénicos. Por ejemplo, en el gusano de seda, *A. rumicis*, se observa que la aparición de un ciclo reproductivo anual está controlado por tres alelos sexualmente ligados en un locus y un par de alelos ligados a loci autosómicos (Less, 1955). La alta varianza en la aditividad genética que influye en la respuesta al fotoperíodo sirve para ajustar la temporada de diapausa y migración a las condiciones variables en el ambiente, ya que una de las funciones de la diapausa en el ciclo de vida de las especies que la poseen, es coordinar las funciones vitales con el ciclo anual (Dingle *et al*, 1977). En cuanto a la herencia mendeliana, ésta ha sido demostrada en dos especies de *Chrysopa* (Neuroptera: Chrysopidae). La especie *C. carnea* se reproduce sin la intervención de la diapausa cuando es mantenida con periodos constantes de alta luminosidad. Por su parte, *C. downesi* requiere una secuencia de días cortos seguida por una de días largos para evitar la diapausa, como resultado de alelos recesivos en cada uno de los loci autosómicos (Tauber y Tauber, 1980).

Por otro lado, el estudio de los mecanismos genéticos que se desarrollan durante la diapausa muestra que esta parcialmente determinada por la madre. En *Bombyx mori* el desarrollo de la diapausa como embrión está determinada por la liberación de una hormona, en este caso la hormona actúa directamente en los ovarios influenciando el contenido de carbohidratos y de polyol (ver fisiología) en los huevos. Un estudio realizado por Roff y Bradford (1999) mostró que la proporción de diapausa es heredable y la correlación entre edades, en proporción con los huevos en diapausa, muestra que a mayor edad de la madre mayor es el número de huevos que entran en diapausa en estrecha correlación con el medioambiente. Por otro lado, en un estudio realizado sobre *Chlorops oryzae* (Coleoptera: Curculionidae) se observó la existencia de un gen en el cromosoma X que ejerce un gran efecto en el desarrollo de la diapausa;

adicionalmente explican por que es mayor la posibilidad que el gen se encuentre en el cromosoma X. La razón, el gen que determina la diapausa es recesivo y la probabilidad de fijación es mas alta para cromosomas sexuales que para autosómicos. Así pues, los caracteres de la diapausa en *C. oryzae* están determinados sexualmente, puesto que la hembra puede retener mas variabilidad genética en comparación con el macho (Takeda 1998).

Durante la diapausa, la expresión de los genes es múltiple y así como hay unos genes que se encienden hay otros que se apagan durante el desarrollo de la misma, debido probablemente a la disminución en el metabolismo o a la detención en el desarrollo. Se ha demostrado que existen genes que se apagan durante la diapausa; tal es el caso de la proteína que transporta el fosfato mitocondrial en *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae), en donde el bajo nivel de esta durante la diapausa refleja la poca cantidad de fosfato que es transferida desde la mitocondria para la síntesis de ATP.

Dolezel *et al* (2005) buscaron determinar la relación del gen "*period*" con el cambio en el fotoperíodo (horas luz) y la inducción de la diapausa en *Pyrrhocoris apterus* (Hemiptera: Pyrrhocoridae). Los investigadores concluyeron que el gen *Per* (o "*period*") no tiene una acción directa sobre la inducción de la diapausa causada por el cambio del fotoperíodo, pero si en combinación con otros genes no descubiertos hasta el momento. Por su parte en pupas de *Sarcophaga crassipalpis* (Diptera, Sarcophagidae) se conoce que el gen *hsp70* se expresa al inicio de la diapausa, adicionalmente en *S. crassipalpis* se encontró que el gen pScD14 tiene una acción directa en el inicio de la diapausa y pScD86 mostró una gran identidad con una enzima que es crítica a la hora de procesos de reparación del DNA. Esta reparación es, posiblemente, de gran importancia para insectos que están expuestos a condiciones ambientales extremas y de gran duración (Flannagan *et al* 1998).

Durante la diapausa de *S. crassipalpis*, las células del cerebro permanecen detenidas en la etapa G_0 / G_1 del ciclo celular y aunque es conocido que durante ésta el ciclo celular se detiene, no en todas los organismos se realiza en la misma fase del ciclo celular (Tammariello y Delinger, 1998). Por otro lado hay genes que solo son expresados durante la diapausa en este grupo se encuentra el *hsp23* presente en *S. crassipalpis*. Por otro lado, en *B. mori* el gen *Samui* aparece por primera vez días después del inicio de la diapausa, continua aproximadamente durante treinta días y luego deja de actuar (Delinger, 2002). Los genes que se expresan durante la diapausa pueden determinar el inicio en el desarrollo o los eventos que se dan después de ésta. En *S. crassipalpis* el gen *usp* tiene una baja expresión en el inicio de la diapausa pero se va incrementando a medida que esta avanza (Rinehart *et al*, 2001). La aparición de este gen puede estar relacionado con la preparación del individuo para responder a los ecdisteroides liberados al final de la diapausa (Delinger, 2002). Un gen que tiene gran importancia durante la diapausa en *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae) es el llamado *defensin*, que sirve de protección contra las infecciones microbianas aunque se encuentra activado desde el principio, solo cinco semanas luego de iniciada la diapausa se incrementa y diez semanas después se encuentra en su máxima expresión y esta expresión disminuye dos días antes de terminar la diapausa (Delinger, 2002).

En la terminación de diapausa la proteína codificada por el gen *Samui*, puede estar posiblemente relacionada con la activación del gen del sorbitol deshidrogenasa (*sdh*), el cual es usado para convertir sorbitol (explicación más adelante) en glicógeno que es la energía requerida para el fin de la diapausa para la terminación de la diapausa (Yaginuma, 1990). Una vez terminada la diapausa, los genes que tienen como función, reestablecer el receptor de ecdisona son el gen *hsp90*, que se expresa doce horas después de terminada la diapausa y el EcR que lo hace una hora después, siendo éste el primer gen activado una vez terminada esta (Rinehart *et al*, 2001)

Por otra parte, existe un gen llamado *hsp90* el cual se expresa antes y después de la diapausa. Su expresión esta controlada por la 20-hidroxicodisona (Thomas y Lengyel, 1986), de tal forma que es expresado en presencia de ecdisteroides y apagado sin la presencia de éstos. Adicionalmente algunos procesos de gran importancia se ven afectados por la no expresión de algunos genes, es el caso de la regulación en el ciclo celular de *S. crassipalpis* en donde el *Antígeno nuclear de la proliferación celular (pcna)* se apaga durante el inicio de la diapausa y su expresión no se detecta hasta la terminación de esta (Tammariello y Delinger, 1998).

Dentro de los genes que se expresan intermitentemente durante la diapausa en invertebrados, el gen PO esta principalmente relacionado con el ciclo de consumo de oxígeno. Cada ciclo dura aproximadamente cuatro días, es corto al principio de la diapausa se incrementa en la mitad y vuelve a decrecer al final de la misma (Delinger, 2002)

En conclusión, el componente genético de la diapausa, al igual que todo el fenotipo, esta determinado por la presencia de la herencia poligénica y la herencia mendeliana, adicionalmente, la expresión de cada uno de los genes que actúan antes y durante la diapausa, se cree que están determinados por la madre, ya que esta los trasmite a su progenie. Por otro lado, en cada etapa de la diapausa se expresan diferentes genes; el gen *period* participa en la inducción de la diapausa en animales, pues la activación de este permite al organismo sentir los cambios ambientales (fotoperíodo y temperatura). En el inicio de la diapausa se encuentran los genes *pScD14*, *pScD86* y *sdh*, los que se expresan durante el desarrollo de esta son los genes *usp* y *defensin*, y existen unos que lo hacen de manera intermitente durante la diapausa como el gen PO y una vez finalizada la diapausa los genes *hsp90* y EcR, los cuales activan la recepción de ecdisona, son expresados. De esta manera se puede concluir que la variedad en la expresión de genes en el fenómeno de la

diapausa podría deberse a la variabilidad genética la cual es mantenida por el cambio en las condiciones ambientales, favoreciendo a los organismos con una capacidad de modificar la estrategia óptima para realizar diapausa de acuerdo con los cambios que se dan anualmente en el ambiente. Por otro lado es de gran importancia realizar estudios donde se encuentre la relación del gen *Per* con el inicio de la diapausa y descubrir cuales son los genes que al ser combinados con el gen *Per* logran desencadenar la diapausa, adicionalmente es necesario conocer los efectos genéticos maternos, pues aunque se sabe que parte de la herencia es determinada por la madre, no se conoce como esta toma la decisión de producir huevos que entren o no en diapausa.

7.3 Componente fisiológico

Al ser la diapausa una adaptación primordial dentro del ciclo de vida de algunas especies, estas requieren mecanismos para monitorear las causas ambientales, almacenar y analizar información que permita alcanzar la etapa del ciclo de vida en cual entran en diapausa, detenerla y finalmente continuar con ésta y reproducirse una vez finalizada la diapausa, además de coordinar los eventos metabólicos que ocurren durante el proceso.

7.3.1 Participación de proteínas en la diapausa.

El primer evento que ocurre antes de la iniciación de la diapausa es la síntesis y almacenamiento de proteínas específicas, las cuales se liberan en la hemolinfa de *Diatraea grandiosella* (Lepidoptera: Crambidae), y luego mantiene su concentración abundante durante la diapausa, una vez terminada desaparecen rápidamente. *D. grandiosella* fue la primera especie en la que se describieron las proteínas que participan en este fenómeno (Brown y Chippendale, 1978). Dichas proteínas son hexoméricas, generalmente de almacenamiento, algunas tienen un alto contenido de aminoácidos aromáticos y están clasificadas como glicoproteínas (Denlinger, 2002); estas son sintetizadas antes del inicio de

la diapausa en la mayoría de los casos, aunque particularmente en *Galleria. Mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) son también sintetizadas durante éste estado (Godlewski y Kludkiewicz, 2001). Adicionalmente, estas proteínas no son utilizadas durante la diapausa, son almacenadas como fuente de aminoácidos para la terminación del desarrollo ocurrida inmediatamente después de finalizada la diapausa.

La información sobre la caracterización de las proteínas que actúan antes, durante y después de la diapausa es poca, lo cual hace necesario un estudio que se enfoque a encontrar cada una de las proteínas presentes en el inicio, durante y después de la diapausa, así como la relación de estas con el componente fisiológico. En la actualidad se encuentran mejor identificados los genes que codifican estas proteínas, es por esto que los nombres de las mismas no aparecen y por ello aquí se trata de dar una explicación desde el punto de vista genético en el capítulo anterior.

7.3.2 Control endocrino

Una gran cantidad de hormonas son usadas para regular la diapausa, sin embargo estas son determinadas por la especie y la etapa del ciclo de vida en la cual se presente. La diapausa que ocurre durante la etapa embrionaria se encuentra ampliamente explicada en *Bombix mori* (Lepidoptera: Rhopalocera; Sato *et al*, 1993). En esta especie, la diapausa es inducida por la acción de la hormona DH, llamada también la hormona de la diapausa; esta es un neuropéptido liberado desde el ganglio supraesofagal de la hembra, después de que el desarrollo embrionario ha terminado, pero antes de que el primer estado de larva rompa su corion. En recientes estudios se encontró que la expresión del gen que codifica la DH es promovido por la acción de altos niveles de dopamina presente en el sistema nervioso central (CNS) y en la hemolinfa de hembras que producen crías que entran en diapausa en alguna etapa del ciclo de vida (Noguchi y Hayakawa 1997, 2001). La DH promueve la diapausa estimulando la actividad de la trehalasa en ovarios inmaduros (Su *et al*, 1994). Una inyección de DH eleva rápidamente la producción de

mRNA trehalasa que a su vez genera altos niveles de glicógeno en huevos maduros, lo cual es un prerrequisito para entrar en diapausa. El glicógeno es convertido en glicerol y polyol que solo están presentes en huevos en diapausa (Watanabe y Tanaka, 2000). Se conoce que la elevación en la producción de polyols le sirve a los huevos como crioprotección, adicionalmente el sorbitol sirve para el mantenimiento de la diapausa, de esta manera la disminución de sorbitol a medida que avanza el estadio capacita al embrión para salir de diapausa y continuar con su desarrollo (Harvey, 1962).

La diapausa que ocurre en el estado de larva y pupa está caracterizada por el detenimiento de la glándula cerebro-torácica y por consiguiente la glándula protoraxica no puede sintetizar los ecdisteroides necesarios para terminar la diapausa y continuar con el desarrollo (Denlinger, 2002). La diapausa en los adultos se desarrolla por la ausencia de hormona juvenil JH (Masahiko y Tanaka, 2000) y esta a su vez sirve de mediadora en un gran número de eventos reproductivos, por lo tanto el bloqueo de su producción, como ocurre en la diapausa, conlleva al detenimiento en la maduración de los huevos de insectos, atrofia de las glándulas accesorias, degeneración de los músculos del vuelo y un retraso en el apareamiento (Montemayor *et al*, 1997). La activación del *corpora allatum*, la glándula que segrega la JH, termina la diapausa, reactiva los músculos del vuelo y la reproducción y comienza la maduración de los huevos (Chippendale, 1977).

Para terminar, en la actualidad los estudios realizados sobre el control endocrino abarcan una gran cantidad de literatura, sin embargo la gran mayoría concuerda que las principales hormonas que participan en la inducción, mantenimiento y terminación de la diapausa son la hormona juvenil JH en la mayoría de los organismos y la hormona de la diapausa DH, la cual maximiza su acción en presencia de la dopamina, en el caso de *B. mori*. Adicionalmente se conoce que la presencia de polyols durante la diapausa sirve como crioprotección para los organismos y el sorbitol en

el mantenimiento y la preparación de los individuos para la terminación y posterior continuación del desarrollo en su ciclo de vida.

7.3.3 Metabolismo

Durante el ciclo de vida, la intensidad del metabolismo oxidativo es ajustado permanentemente a las demandas de energía. Estas demandas se pueden analizar en tres componentes: los relacionados con la morfogénesis, los asociados con el mantenimiento de los organismos y aquellos relacionados con las funciones vitales (Andrewartha, 1952).

Durante la diapausa de *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) se observan algunos cambios en las células, diferentes a lo encontrado en etapas activas (Harvey y Williams 1961). Algunos de los cambios están relacionados con el tamaño de los organelos; por ejemplo el núcleo, nucleolo y la mitocondria son más pequeños. Adicionalmente, con base en estudios histológicos, se ha observado poco RNA y proteínas en el citoplasma (Harvey, 1962). La espermatogénesis en todos los organismos es detenida y raramente se realiza mitosis durante el proceso de la diapausa, aunque se ha observado en algunos hemocitos.

Por otro lado, la biosíntesis de proteínas se mantiene durante la diapausa, aunque en menor proporción. Wyatt (1958) encontró que en el epitelio existe una incorporación de fosfato inorgánico dentro del RNA (Harvey, 1962). Adicionalmente, el único intercambio que hacen los organismos durante la diapausa es el intercambio de oxígeno, su incorporación, la expulsión de CO₂ y pérdida de agua (Less, 1956). También se ha observado que las moléculas de los organismos durante la diapausa se encuentran en un estado intermedio entre síntesis y degradación (Loomis *et al*, 1996).

Particularmente en *H. cecropia* se descubrió que la diapausa que ocurre durante el estado de pupa esta caracterizada por la presencia de NADH₂⁵ y enzimas respiratorias como el citocromo a, b y c (Shappiro, 1957).

Respecto a la respiración se observó que tanto ésta como el ritmo cardiaco son débiles e independientes de la presión del oxígeno externo y relativamente insensible a la presencia de HCN (ácido cianhídrico) y de CO (monóxido de carbono) (Harvey y Williams, 1958), lo cual implicaría que la respiración esta mediada por el citocromo oxidasa (Kobayashi y Nasasone, 1960). Para el estado juvenil intervienen las mismas enzimas (citocromos), pero se ven apreciablemente reducidas, lo cual puede estar determinado por el descenso en la hormona juvenil producida por la glándula torácica (Delinger, 2002). En la terminación de la diapausa se observa una clara retracción en la epidermis, cambios en la ultra estructura y el metabolismo, como el aumento en el consumo de oxígeno, función cardiaca, sensibilidad al CO y HCN, actividad del citocromo, síntesis de proteínas y producción de ácidos nucleicos (Less, 1956). Por último cuando la diapausa sucede en adultos, esta se caracteriza por la falta de maduración de los ovarios y de producción de vitelo, lo cual es consecuencia de la detención en la función del *corpora allatum* (Montemayor *et al*, 1997).

En cuanto al metabolismo de los carbohidratos, es claro que durante la diapausa, en la etapa juvenil, se hidrolizan α -glicerofosfato aeróbicamente, encontrando de esta manera gran cantidad de glicerol y sorbitol presente en la hemolinfa y ortofosfato en el abdomen (Harvey, 1962). La energía durante la diapausa se obtiene a través de la glicólisis, para lo cual es necesario un bloqueo parcial de los citocromos, lo cual permite la acumulación no solo de NADH_2 si no de ADP, en contraste con la escasez de ATP; aunque se ha reportado que en la proporción de ATP:ADP de los tejidos se ve favorecido el ATP, deduciendo así que el fosfato es de gran importancia para el control de este fenómeno (Harvey, 1962).

En resumen, la demanda de energía durante la diapausa es baja en consecuencia con la disminución en la biosíntesis, puesto que se requiere una menor cantidad de ATP/ADP y prácticamente se mantiene solo la

glicólisis como fuente de ella. Por otro lado las principales diferencias metabólicas que se observan en cada etapa del ciclo de vida son determinadas por el uso de los citocromos a, b y c, además los sensibles que sean a la presencia de HCN y CO.

8. Consecuencias de la diapausa

La diapausa afecta el ciclo de vida, pues es un fenómeno en el cual la sobrevivencia y la fecundidad se ven afectados. De la misma manera, tiene implicaciones positivas en la idoneidad pues aumenta la probabilidad de desarrollo y reproducción futura.

8.1 Ciclo de vida

La diapausa puede afectar el ciclo de vida, pues se presenta en una o varias partes del mismo afectando el desarrollo directo de los organismos. Así mismo interviene en la historia de vida debido a que solo una época del año es adecuada para el crecimiento y la reproducción, viéndose en la necesidad de encontrar el tiempo óptimo para iniciar la diapausa, generalmente antes de que las condiciones ambientales se tornen adversas, y asegurar de esta manera que parte de los organismos logren sobrevivir y tener descendencia (Nelson *et al*, 1984).

Estudios realizados principalmente en artrópodos (*Sitodiplosis mosellana*: Diptera, *Macroglenes penetrans*; Hymenoptera, *Ixodes sensu*; Acari, *Euseius finlandicus*; Acari) han demostrado que los organismos entran en diapausa cuando los cambios medioambientales ocurren antes del momento de reproducción (Nelson *et al*, 1984; Callaghan y Karlson, 2002). En *Allonemibius socius* la población de hembras madura durante los meses de verano y deben tomar la decisión de sobrevivir, y decidir si producir huevos en diapausa o huevos de desarrollo directo. Si la decisión es producir huevos de desarrollo directo puede ver incrementado el "idoneidad", pero corre el riesgo de que su descendencia no logre reproducirse antes de que llegue el invierno (Bradford y Roff, 1997).

Adicionalmente un estudio realizado en *Plumatella emarginata*, (Bryozoa) encontró que la diapausa se desarrolla al final de la primavera y en el verano, pues la emergencia de individuos ocurre con una menor frecuencia en la entrada de la primavera, estando fuertemente asociada con la alta mortalidad, el estudio arrojó resultados contundentes en cuanto a los cambios temporales que aumentan el riesgo de mortalidad, influyendo en la sincronización de los ciclos de vida. Por otro lado la diapausa también retrasa la reproducción y reduce la tasa intrínseca del incremento poblacional, pero le da oportunidad a un organismo de sobrevivir en condiciones ambientales extremas y dejar descendencia después del disturbio, una vez las condiciones sean las óptimas (Callaghan y Karlson, 2002).

Para Ishiraha y Shimada (1995), hay una relación negativa entre la longevidad y la reproducción en el adulto que entra en diapausa vs el que no lo hace. Las hembras que no tienen diapausa en el ciclo de vida tienen una mayor tasa reproductiva pero una menor longevidad (costo de reproducción), contrario a lo sucede en las que si la tienen, pues tienen una mayor longevidad pero su reproducción se ve disminuida por la cantidad de reservas metabólicas que mantiene el individuo después de la diapausa. En las hembras que no desarrollan diapausa las reservas metabólicas se usan durante el ciclo de vida lo cual permite una mayor disponibilidad de energía para la reproducción, es por esto que en las que si poseen diapausa se incrementa la longevidad del individuo respecto a la media ya que esperan hasta que estas se hagan aptas.

Para *W. Smithi* las consecuencias que tiene la diapausa son negativas, pues hay una reducción en la reproducción. Además la tasa de reemplazo de las cohortes y el crecimiento poblacional también se ve afectado (Bradshaw *et al*, 1998), ya que aquí la diapausa, como la emigración, representa un costo para la población, porque si el individuo no entra en diapausa en el momento justo, el riesgo de morir es alto y si esto sucede

el “idoneidad” se ve gravemente y negativamente afectado, convirtiéndose en una pérdida cuantitativa en el potencial de reproducción.

En conclusión el que la diapausa afecte positiva o negativamente el idoneidad depende del momento en el que el individuo entra en diapausa, pues si este entra antes o después del momento “óptimo” puede morir y por tanto afectar negativamente el idoneidad, pero el que las especies tengan la diapausa como una estrategia para evadir las condiciones adversas a través del tiempo hace que haya un incremento geométrico del idoneidad.

8.2 Apuesta diversificada y *Idoneidad*

La diapausa es una estrategia de apuesta diversificada o *bet hedging*, pues en plantas, la germinación anual de las semillas se da en épocas diferentes del año porque algunos meses no son adecuados para el crecimiento y la reproducción (Bradford y Roff, 1993).

Un ejemplo claro de la apuesta diversificada en un ambiente variable, es el de la diapausa en los artrópodos (*Belozherov et al.*, 2002; Broufas 2002; Sommerville y Davey 2002; Wise y Lamb 2004). Los insectos deben completar su ciclo de vida durante la época del año en que las condiciones son propicias para el crecimiento y la reproducción. Desde que la diapausa se presenta en una etapa del ciclo de vida, la elección, ya sea para entrar en ella o intentar completar otro evento reproductivo se debe realizar al final de la estación. Así el *idoneidad* de un insecto va a depender, en su mayoría de evadir condiciones infavorables y en encontrar el mejor momento para comenzar la diapausa (Bradford y Derek, 1993).

En conclusión, la disminución en la reproducción se ve contrarrestada por el aumento de la apuesta diversificada en las poblaciones o aumento en la probabilidad de sobrevivencia, lo cual hace que el *idoneidad* se vea

afectado positivamente (valor reproductivo), al haber un incremento gradual de la descendencia que entra en diapausa, garantizando la sobrevivencia de algunos individuos frente a las condiciones desfavorables (Sommerville y Davey 2002).

9. Conclusiones

- La diapausa es una estrategia evolutiva que utilizan algunas especies para sobrevivir a condiciones ambientales extremas.
- La diapausa, ocurre principalmente en dos épocas de año, verano e invierno, por ser épocas que representan para el organismo un mayor estrés, y en donde funciones vitales como la reproducción y la sobrevivencia se ven afectadas.
- Un organismo puede entrar en diapausa en el mismo año durante el verano y/o el invierno.
- Usualmente la diapausa no esta restringida a una sola etapa del ciclo de vida. Se ha observado que diferentes estadios larvarios, pupas y adultos, el organismo durante su ciclo de vida suspende el crecimiento y adicionalmente paran el metabolismo.
- La diapausa como adaptación previene que el organismo se desarrolle o cambie a otro estadio (ej: larva – pupa) antes de la llegada del invierno, aumentando sus posibilidades de sobrevivir
- La respuesta al cambio en el fotoperíodo es considerado el factor ambiental más importante para la inducción, mantenimiento y terminación de la diapausa, pues aunque existen otros factores como la temperatura y disponibilidad de alimento, los organismos no responden a ellos como único factor de inducción a la diapausa, por que cada uno de estos esta directamente relacionado con el cambio del fotoperíodo.
- Se conoce que un gen en el cromosoma X ejerce un gran efecto en el desarrollo de la diapausa; el gen es recesivo y la probabilidad de

fijación es mas alta para cromosomas sexuales que para autonómicos.

- Para cada etapa una de las etapas de la diapausa se expresan genes diferentes, que generan una producción de proteínas específica. Adicionalmente al comparar la diapausa en invertebrados con otras formas de dormancia en plantas y vertebrados se observa que comparten algunos genes como *period* y *defensin*.
- En el componente fisiológico se destaca la participación de hormonas diferentes en cada una de las etapas de la diapausa, es el caso de la hormona de la diapausa y la hormona juvenil.
- Durante el desarrollo de la diapausa la demanda de energía es baja en consecuencia de la disminución en la biosíntesis de proteínas y prácticamente, en artrópodos, se mantiene solo la glicólisis como fuente de energía.
- El fenómeno de la diapausa sirve para sincronizar los ciclos de vida con el ciclo ambiental anual.
- Como consecuencia de la diapausa se cree que hay un compromiso en entre el gasto metabólico que se da durante la diapausa y la fecundidad, esto es compensado por una mayor probabilidad de sobrevivencia y un aumento geométrico del *idoneidad*.
- La diapausa puede ocurrir en todos los individuos de una población que posean el alelo que codifica esta característica, el que lo hagan o no depende del cambio en las condiciones ambientales, en el caso de los adultos y juveniles, pero en el caso de embriones y huevos esta decisión es tomada por la madre.
- El cambio en el fotoperíodo, la temperatura y la disponibilidad de alimento son desencadenantes de la diapausa en todos los organismos.
- El cambio en el componente genético y fisiológico es compartido por todos los taxones en donde se presenta la diapausa, es por

esto que el utilizar un solo concepto que describa este fenómeno lograra llenar vacíos existentes en los diferentes *phylum*.

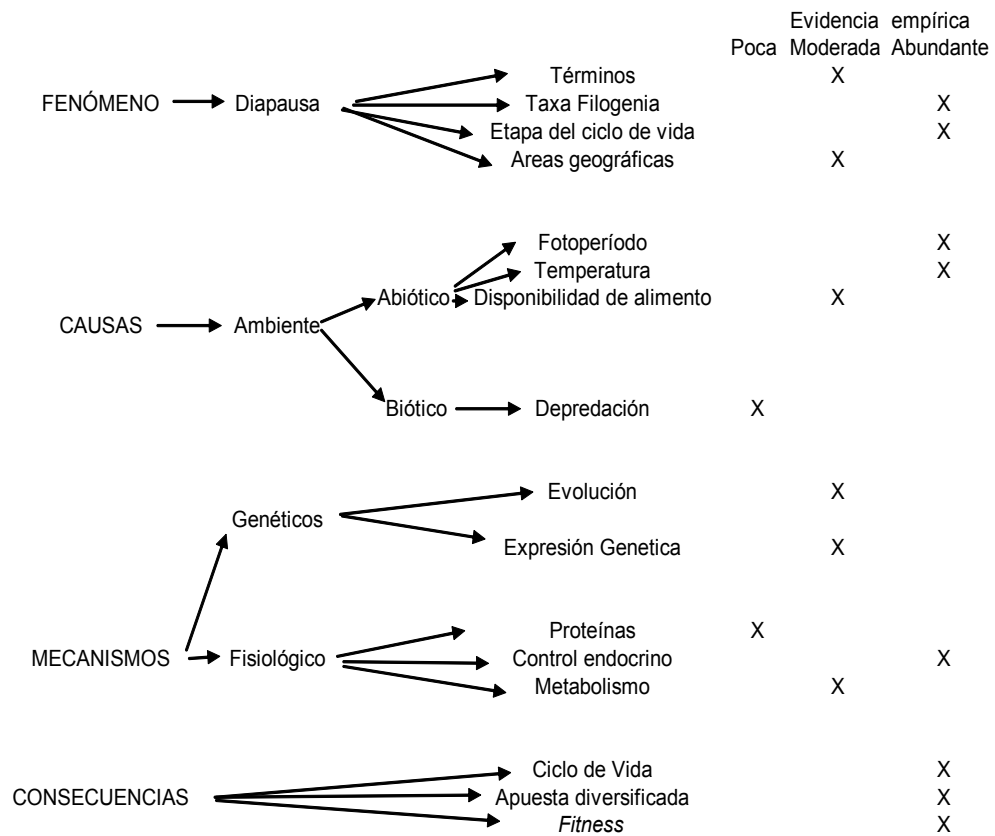
- La disminución de la tasa metabólica junto con el retardo de la fase reproductiva es una característica que poseen todos los organismos que entran en diapausa durante su ciclo de vida

10. Recomendaciones

- Se recomienda utilizar el modelo conceptual didáctico (figura 2) que se plantea en el presente trabajo para encaminar estudios empíricos y teóricos de la diapausa o revisiones de literatura en fenómenos biológicos.
- Se recomienda investigar los efectos genéticos maternos, pues aunque se sabe que parte de la herencia es determinada por la madre, no se conoce como las hembras toman la decisión de producir huevos que entren o no en diapausa. Adicionalmente, los estudios empíricos existentes reportan principalmente como agentes causales el fotoperíodo y la temperatura pero dejan a en segundo plano desencadenantes tan importantes como por ejemplo humedad y presión ejercida por parte del depredador.
- El conocimiento teórico y empírico sobre los cambios metabólicos de la diapausa también se encuentra poco estudiado pues la bibliografía disponible es escasa o muy antigua.
- El estudio de las proteínas que actúan durante la diapausa, esta íntimamente ligado a la expresión genética, y la información existente es poco clara en cuanto a la formación y nombre de las proteínas participantes haciendo difícil avanzar en el tema.
- Los estudios empíricos sobre la diapausa deben tener en cuenta cómo las causas de desencadenamiento de la diapausa (fotoperíodo, temperatura, presencia del predador, disponibilidad de alimento) pueden afectar la respuesta fisiológica y comportamental de los organismos haciendo que entren o no en

diapausa y cuales de estas causas al ser combinadas entre sí logran que los organismos entren o no en diapausa.

Figura 2. Modelo conceptual didáctico que sintetiza los principales componentes que se deben tener en cuenta al realizar estudios teóricos y empíricos sobre la diapausa.



11. Glosario

20-hidroxiecdisona: Hormona de muda en los insectos.

ADP: Adenosin difosfato.

Alelo: Una de las formas variantes de un gen en un locus o de un marcador particular en un cromosoma. Diferentes alelos de un gen producen variaciones en las características hereditarias tales como el color del cabello o el tipo de sangre.

ATP: Adenosin Trifosfato. Nucleotido de gran importancia en el transporte de energía en todos los organismos vivos.

Ciclo de vida: Eventos desde que nace hasta que muere un individuo.

Citocromo: Proteína que desempeña una función vital en el transporte de energía química en todos los seres vivos. Hay tres grandes tipos de citocromos llamados a, b y c. El a contiene cobre, mientras que los b y c contienen hierro.

Corpora allatum: Órgano glandular que produce la hormona juvenil en los insectos.

Dopamina: Neurotransmisor esencial para el funcionamiento del sistema nervioso central.

Ecdisteroides: Hormonas esteroides que se encuentran en los artrópodos y regulan la muda.

Ecdisona: Hormona que promueve el crecimiento en las larvas

Filogenia: Parte de la biología que se ocupa de las relaciones de parentesco entre los distintos grupos de seres vivos.

Idoneidad: Ventaja relativa, competencia de un genotipo conferida por adaptabilidad morfológica, fisiológica y/o comportamental; cuantificada como el número de progenie sobreviviente de un genotipo a la siguiente generación.

Glicerol: Molécula usada como anticongelante en ciertos organismos

Glicógeno: Polisacárido que sirve para almacenar carbohidratos.

Glicoproteínas: Proteína conjugada cuyos componentes no proteicos son hidratos de carbono

Hemolinfa: Fluido del aparato circulatorio en invertebrados

Historia de vida: Característica del ciclo de vida. Es la relación entre la sobrevivencia y reproducción de los organismos.

Latitud: Distancia que hay desde un punto de la superficie terrestre al Ecuador, contada en grados de meridiano.

Locus: El lugar del cromosoma donde está localizado un gen específico, es la dirección física del gen.

NADH: La forma reducida del NAD

Neuropéptido: Sustancias proteicas que actúan como mensajeros

Polyol: Compuesto que tiene más de un grupo de alcohol

Sorbitol: Sustituto del azúcar

Trehalasa: Enzima que acelera la hidrólisis de trehalosa

12. Referencias bibliográficas

Acosta, A. 1999. “Diapause” in *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa). Comunicación personal.

Albrecht, M & McCarthy, B. 2005. Seed germination and dormancy in the medicinal woodland herbs *Collinsonia canadensis* L. (Lamiaceae) and *Dioscorea villosa* L. (Dioscoreaceae). Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, In Press, Corrected Proof, Available online 11 October 2005

Andrewartha, H. 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. Rev. Cambridge Philos. Soc 27:50 – 107

Balzer, I & Hardeland, R. 1991. Photoperiodism and effects of indoleamines in a unicellular alga, *Gonyaulax polyedra*. Science. 253: 795 – 797.

Bayomy, M., Shalan, A., Bradshaw, S., Withers, P., Stewart, T & Thompson, G. 2002. Water content, body weight and acid mucopolysaccharides, hyaluronidase and b-glucuronidase in response to aestivation in Australian desert frogs. Comparative Biochemistry and Physiology Part A 131: 881–892

Beekman, M & Stratum, P. 2000. Does the diapause experience of bumblebee queens *Bombus terrestris* affect colony characteristics?. Ecological Entomology. 25: 1- 6

Beekman, M., Stratum, P & Veerman, A. 1999. Selection for non-diapause in the bumblebee *Bombus terrestris*, with notes on the effect of inbreeding. *Entomologia experimentalis et applicata*. 93: 69 -75

Belozherov V., Fourie L., Kok D. 2002. Photoperiodic control of developmental diapause in nymphs of prostatic ixodid ticks (Acari: Ixodidae). *Experimental & Applied Acarology*. 28(1-4): 163-175

Black, R & Hairston, G. 1988. Predator driven changes in community structure. *Oecologia* 77: 468 - 479

Blackman, R. 1974. Life cycle variation of *Myzus persicae* (Homoptera; Aphididae) in different parts of the world, in relation to genotype and environment. *Bull. Entomol. Res.* 63: 595 - 607

Boivin, T., Bouvier, T., Belsay, D & Sauphanor, B. 2004. Variability in diapause propensity within populations of a temperate insect species: interactions between insecticide resistance genes and photoperiodism. *Biological Journal of the Linnean Society*. 83: 341 - 351

Bradford, M & Derek, A.1993. Bet hedging and the diapause strategies of the cricket *Allonemobius fasciatus*. *Ecology* 74(4): 1129-1135

Bradshaw, W., Armbruster, P & Holzapfel, M. 1998. Idoneidad consequences of hibernal diapause in the pitcher plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Ecology* 79 (4): 1458 - 1462

Broufas Georgios. 2001. Diapause induction and termination in the predatory mite *Euseius finlandicus* in peach orchards in northern Greece. *Experimental & Applied Acarology* 25: 921-932

Brown, JJ & Chippendale, G. 1978. Juvenile hormone and a protein associated with the larval diapause of the southwestern corn borer: *Diatraea grandiosella*. *Insect Biochem* 8: 359 - 367

Bush, G. 1975. Models of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 6: 339 – 364

Butterfield, J., Telfer, G & Coulson, J.C. 1999. The diapause syndrome in the seed-eating caterpillar of *Colophora alticolella*. *Entomologia experimentalis et applicata* 92: 321-330

Callaghan T.P & Karlson R.H. 2002. Summer dormancy as a refuge from mortality in the freshwater bryozoan *Plumatella emarginata*. *Oecologia* 132: 51-59

Chippendale, M. 1977. Hormonal regulation of larval diapause. *Annu.Rev.Entomol* 22:121-138

Coffroth, M. 1985. Mucus sheet formation on poritid corals: effects of altered salinity and sedimentation. *Proceedings of the Fifth international Coral Reef Congress* 4.

Common, I. 1954. A study of the ecology of the adult bogong moth *Agrotis infusa*, with special reference to its behavior during migration and aestivation. *Aust. J. Zool* 2: 223 - 263

Couch, K., Downes, M & Burns, C. 2001. Morphological differences between subitaneous and diapause eggs of *Boeckella triarticulata* (Copepoda: Calanoida). *Freshwater Biology* 46: 925-933

Danilevskii, A. 1965. Photoperiodism and seasonal development of insects. *Annu.Rev.Entomol* 45: 315 - 325

Denlinger, D. 1978. The developmental response of flies (Diptera: Sarcophagidae) to tropical season. *Oecologia* 35: 105 – 107

Denlinger, D. 2002. Regulation of Diapause. *Annu.Rev.Entomol* 47: 93-122

Dingle, H., Brown, C & Heggman, J. 1977. The nature of genetic variance influencing photoperiodic diapause in a migrating insect, *Oncopeltus fasciatus*. *Am. Nat* 111: 1047 - 1059

Dolezel, D., Vaneckova, H., Sauman, I & Hodkova, M. 2005. Is period gene causally involved in the photoperiodic regulation of reproductive diapause in the bug, *Pyrrhocoris apterus*?. *Journal of Insect Physiology* 51: 655 - 659

Douglas, M & Grula, J. 1978. Thermoregulatory adaptations allowing ecological range expansion by the pierid butterfly, *Nathalis iole* Boisduval. *Evolution* 32: 776 - 783

Endler, J. 1977. Geographic variation, Speciation and clines. *Am. Nat* 115: 328 - 341

Flannagan,R., Tammariello, S., Joplin, K., Cakra-Ireland, R., Yocum, G., Denlinger, D. 1998. Diapause specific gene expression in pupae of the flesh fly *Sarcophaga crassipalpis*. *Proc. Natl. Acad* 95: 5616-5620

Fletcher, Q., Fisher, R., Willis, K & Brigham, M. 2000. Free-ranging common nighthawks use torpor. *Journal of Thermal Biology* 29: 9 - 14

Fourie, L.J., Belosero, V.N & Needham, G.R. 2001. *Ixodes rubicundus* nymphs are short-day diapause induced ticks with thermolabile sensitivity and desiccation resistance. *Medical and Veterinary Entomology* 15: 335-341

Fraser, A & Smith, W. 1963. Diapause in the larvae of green blowflies (Diptera:Cyclorrhapha: *Lucilla* spp). Proc. Entomol. Soc. Lond 38: 90 – 97

Geiser, F., Law, B. & Kortner, G. 2005. Daily torpor in relation to photoperiod in a subtropical blossom-bat, *Syconycteris australis* (Megachiroptera). Journal of thermal biology. In press.

Gilbert, J & Schreiber, D. 1998. Asexual diapause induced by food limitation in the rotifer *Synchaeta pectinata* *Synchaeta pectinata*. Ecology 74(4): 1371 - 1381

Godlewski, J & Kludkiewicz, B. 2001. Expression of larval hemolymph proteins (*Lhp*) genes and protein synthesis in the fat body of greater wax moth (*Galleria mellonella*) larvae during diapause. J. Insect. Physiol 47: 759 - 766

Grewal., P., Powe, K & Sheltar, D. 2001. Neonicotinoid insecticides alter diapause behavior and survival of overwintering white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae). Pest Management Science 57: 852-857

Hairston, N., & Kearns, C. 1995. The interaction of Photoperiod and Temperature in diapause timing: A copepod example. Biol Bull 189: 42-48

Hairston, N., Dillon, T & De Stasio B. 1990. A field test for cues of diapause in freshwater copepod. Ecology 71(6) 2218 - 2223

Hairston, N., Hansen, A & Schaffner, W. 2000. The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. Freshwater Biology 45: 133-145

Hand, S & Podrabsky, S. 2000. Bioenergetics of diapause and quiescence in aquatic animals. Thermochemica Acta 349: 31 - 42

Harvey William. 1962. Metabolic aspects of insect diapause. *Annu.Rev.Entomol* 7: 57-80

Harvey, W & Williams, C. 1958. Physiology of insect diapause. XII. The mechanism of carbon monoxide - sensitivity during the pupal diapause of the cecropia silkworm. *Bio. Bull* 114: 36 - 53

Harvey, W & Williams, C. 1961. The injury metabolism of the cecropia silkworm. *J. Insect. Physiol* 6: 152 – 161

Hiebert, S., Salvante, K., Ramenofsky, M & Wingfield , J. 2000. Corticosterone and Nocturnal Torpor in the Rufous Hummingbird (*Selasphorus rufus*). *General and Comparative Endocrinology* 120: 220–234

Hopper, K., Rosenheim, J., Prout T & Oppenheim, S. 2003. Within-generation bet hedging: a seductive explanation?. *Oikos* 101(1): 219-222

Inoue Takenari. 2001. Life history of the flea beetle, *Argopistes coccinelliformis* Csiki (Coleoptera:Chrysomelidae) VII. Effects of photoperiod and temperature on induction of reproductive diapause in newly emerged adults. *Appl. Entomol. Zool* 36(1): 53-58

Ishihara, M & Shimada, M. 1995. Compromiso in allocation of metabolic reserves: effects of diapause on egg production and adult longevity in a multivoltine bruchid, *Kytorhinus sharpianus*. *Functional ecology* 9: 618 – 624

Juskaitis, R. 2005. Daily torpor in free-ranging common dormice (*Muscardinus avellanarius*) in Lithuania. *Mamm. Biol.* 70(4): 242 - 249

Kiyomitsu, I. & Tadafumi, N. 1998. Diapause and survival in winter in two species of predatory bugs, *Orius sauteri* and *O.minutus*. *Entomologia experimentalis et applicata* 89: 271-276

Kobayashi, M & Nassone, S. 1960. Imaginal differentiation in artificially induced diapausing brainless pupae of the silkworm, *Bombix mori* by the treatment of carbon monoxide and oxygen. *Bull. Sericult. Explitl. Sta* 16: 100 - 112

Kostal, V., Noguchi, H., Shimada, K., Hayakawa, Y. 1999. Dopamine and Serotonin in the larval CNS of a Drosophilid Fly, *Chymomyza costata*: Are they involved in the regulation of diapause?. *Archives of Biochemistry and Physiology* 42: 147-162

Kostal, V., Tamura, M., Tollarova, M & Zahradnickova, H. 2004. Enzymatic capacity for accumulation of polyol cryoprotectants changes during diapause development in the adult red firebug, *Pyrrhocoris apterus*. *Physiological Entomology* 29: 344-355

Krafsur, E.S., Moon, R.D., Kim, Y & Rosales A.L. 1999. Dynamics of diapause recruitment in populations of the face fly, *Musca autumnalis*. *Medical and Veterinary Entomology* 13: 337-348

Kruuk, L., Clutton-Brick, T., Slate, J., Pemberton, J., Brotherstone, S & Guinness, F. 1999. Heritability of diapause in a wild mammal population. *PNAS* 97(2): 698 - 703

Kurota, H & Shimada, M. 2001. Photoperiod- and temperature-dependent induction of larval diapause in a multivoltine bruchid, *Bruchidius dorsalis*. *Entomologia experimentalis et applicata* 99: 361-369

Lees A. 1956. The physiology and Biochemistry of diapause. *Annu.Rev.Entomol* 1: 1- 6

Less, A. 1955. Physiology of diapause in arthropods. Cambridge. Univ. Press 151 pp

Levels, P., Gubbels, M & Denucé, M. 1986. Oxygen consumption during embryonic development of the annual fish *Nothobranchius korthausae* with special reference to diapause. Comparative biochemistry and physiology. Part A: Physiology 84 (4): 767 – 770

Lovegrove, B.G., Raman, J., Perri, M. 2001. Daily torpor in elephant shrews (Macroscelidea: *Elephantulus spp*) in response to food deprivation. J. Comp. Physiol 171:11-21.

Loomis, S.H., Hand, S.C & Feel, P. E. 1996. Metabolism of Gemmules From the Freshwater Sponge *Eunapius fragilis* during Diapause and Post-Diapause States. Biol Bull 191: 385-392

Loose C.J., Elert E von & Dawidowicz P. 1993. Chemically induced diel vertical migration in *Daphnia*: a new bioassay for kairomone exude by fish. Arch. Hydrobiol 126: 329 - 337

Lumme, J & Oikarinen, A. 1977. The genetic basis of the geographically variable photoperiodic diapause in *Drosophila littoralis*. Hereditas 86: 129 - 142

Lumme, J., Lakovaara, S., Oikarinen, A & Lokki, J. 1975. Genetics of the photoperiodic diapause in the *Drosophila littoralis* . Hereditas 79: 143 - 148

Madder M., Speybroeck N., Brandt J., Tirry., Hodek I., & Berkvens D. 2002. Geographic variation in diapause response of adult *Rhipicephalus appendiculatus* ticks. Experimental & Applied Acarology 27(3): 209

Mansingh, A. 1971. Physiological clasification of dormancy insects. Can. Entomol 103: 983 – 1009

Masaki S. 1967. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). Evolution 21: 725 - 741

Masaki, S. 1978. Seasonal and latitudinal adaptations in the life cicle of crickets. Evolution 45: 102-120

Masaki S. 1980. Summer Diapause. Ann. Rev. Entomol 25: 1- 25

Matthee, J. 1951. The estructure and physiology of the egg of *Locustana pardalina*. Dep.Agric.Union.South.Afri.Sci.Bull 316: 1-80

Matthee, J. 1966. Sympatric speciation. Am. Nat 100: 637 - 650

Montemayor, T., Palmer, J & Rankin, M. 1997. Endocrine Regulation of Reproduction and Diapause in the Boll Weevil, *Anthonomus grandis Boheman*. Archives of Insect Biochemestry and Phisiology 35: 455-477

Morris, R &. Fulton, W. 1970. Heritability of diapause intensity in *Hyphantria cunea* and correlated fitnes responses. Can. Entomol 102: 927 – 938

Muñoz, M., Mojón, M., Calderón A., Alonso, I., Rodríguez, C., Fernández J. R.,. Lopez Lóuzara,M. L., Muñoz, V. M., Hermida, R. C. 2004. Cronobiología y cáncer. Oncología 27 (5):279-288

Nadja, F., Bannayan, M., Tabrizi, L & Rastgoo, M. 2005. Seed germination and dormancy breaking techniques for *Ferula gummosa* and *Teucrium polium*. Journal of Arid Environments, In Press, Corrected Proof, Available online 18 July 2005.

Nelson, G., Hairston, Jr., Wayne, R & Munns, Jr. 1984. The timing of copepod diapause as evolutionary stable strategy. *The American Naturalist* 123(6): 733- 751

Nibouche Samuel. 1998. High temperature induced diapause in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Entomologia experimentalis et applicata* 87: 271-274

Noguchi, H & Hayakawa, Y. 2001. Dopamine is a key factor for the induction of egg diapause of the silkworm, *Bombix mori*. *Eur. J. Biochem* 268: 774-780

Noguchi, H & Hayakawa, Y . 1997. Role of dopamine at the onset of pupal diapause in the cabbage armyworm *Mamestra brassicae*. *Federation of European Biochemical Societies* 413: 157-161

Norris, M. 1965. The influence of the constant and changing photoperiods on imaginal diapause in the red locust (*Nomadracis septemfasciata*). *J. Insect. Physiol* 11: 1105 - 1119

Pijanowska J, Kowalczewski A. 1997. Predators can induce swarming behavior and locomotory responses in *Daphnia*. *Freshwater Biol* 37: 649 - 656

Pijanowska, J. 1997. Alarm signals in *Daphnia*. *Oecologia* 112: 12 - 16

Podrabsky, J & Hand, S. 1999. The bioenergetics of embryonic diapause in an annual killifish, *Austrofundulus limnaeus*. *The Journal of Experimental Biology* 202: 2567-2580

Podrabsky, J & Hand, S. 2000. Diapause Induction in aphid parasitoids. *Entomologia experimentalis et applicata* 97: 21-27

Powell, J. 1974. Occurrence of prolonged diapause in ethimiid moths. Pan. Pac Entomol 50: 220 – 225

Randolph, K., Bieganski, G., Baleckaitis, D., Harada, N & Balthazart, J. 2002. Distribution of aromatase immunoreactivity in the forebrain of red-sided garter snakes at the beginning of the winter dormancy. Journal of Chemical Neuroanatomy 23: 59–71

Rautapaa, J & Markkula, M. 1999. Diapausal aestivation of clover root curculio, *Sitona hispidulus*. Annu.Rev.Entomol 53: 474-79

Renfree, M & Sahaw G. 2000. Diapause. Ann. Rev. Physiol 62: 353 – 375

Rinehart, J., Cickra-Ireland, R., Flannagan, R & Delinger, D. 2001. Expression of ecdysone receptor is unaffected by pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpi*, while its dimerization partner, USP, is down regulated. J. Insect. Physiol 47: 915 - 921

Roff, D., Bradford, M. 2000. A quantitative genetic analysis of phenotypic plasticity of diapause induction in the cricket *Allonemobius socius*. Heredity 84: 193-200

Rosenzweig, M. 1978. Competitive speciation. Biol. J. Linn. Soc 10: 275 - 289

Ruiz & Gamboa. 2005. Estructura de la comunidad y dinámica poblacional de gasterópodos en una zona enzoótica de fasciolosis en tabasco, México. Acta zoológica Mexicana 21(2): 79-85

Saboureau, M., Masson, M., Canguilhem, B., Pevet, P. 1999. Circannual reproductive rhythm in the European hamster (*Cricetus cricetus*): Demonstration of the existence of an annual phase of sensitivity to short photoperiod. Journal of pineal research 26 (1): 9-16

Sato, Y., Oguchi, M., Menjo, N., Kunio, I., Hiroyuki, S., Motoko, I., Minoru, I., Yamashita, O. 1993. Precursor polyprotein for multiple neuropeptides secreted from the suboesophageal ganglion of the silkworm *Bombix mori*: Characterization of the cDNA encoding the diapause hormone precursor and identification of additional peptides. Proc. Natl. Acad 90: 3251-3255

Saunders, D.S. 1965. Larval diapause maternal origin: induction of diapause in *Nasonia vitripennis* (Walk) (Hymenoptera: Pteromalidae). J. Exp. Biol 42: 495 -508

Saunders, D.S. 1976. Insect clock. Annu.Rev.Entomol 58: 68-85

Shapiro, D & Williams, C. 1957. The cytochrome system of the cecropia silkworm. Proc. Roy, Soc 32: 147 - 178

Shimizu, T & Kawasaki, K. 2001. Geographic variability in diapause response of Japanese *Orius* species. Entomologia experimentalis et applicata 98: 303-316

Slusarczyk Mirosław. 1999. Predator-induced diapause in *Daphnia magna* require two chemical cues. Oecologia 119: 159-165

Smith, J & Brust, R. 1971. Photoperiodic control of the maintenance and termination of larval diapause in *Wyeomyia smithii* (Coq) with notes on oogenesis in the adult female. Can. J. Zool 49: 1065 – 1073

Sommerville, R & Davey, K. 2002. Diapause in parasitic nematodes: a review. Can. J. Zool 80: 1817 - 1840

Su, Z., Ikeda, M., Sato, Y., Imai, K., Isobe, M & Yamashita, O. 1994. Molecular characterization of ovary trehalase of the silkworm, *Bombix mori*

and its transcriptional activation by diapause hormone. *Biochim Biophys Acta* 1218: 366 - 374

Takeda Mitsuyishi. 1998. Genetic basis of photoperiodic control of summer and winter diapause in geographic ecotypes of the rice stem maggot, *Chlorops oryzae*. *Entomologia experimentalis et applicata* 86:59 – 70

Tammariello, S & Denlinger, D. 1998. Go/G1 cell cycle arrest in the brain of *Sarcophaga crassipalpis* during pupal diapause and expression pattern of the cell cycle regulator, proliferating cell nuclear antigen. *Insect Biochem. Mol. Biol* 28:83-89

Tanaka, S. 1979. Multiple photoperiodic control of the seasonal life cycle in *Pteronemobius nitidus* Bolivar (Orthoptera: Gryllidae). *Kontyu* 47: 465 - 475

Tauber, M & Tauber C. 1976. Insect seasonality diapause maintenance, termination, and postdiapause development. *Annu.Rev.Entomol* 21: 81 – 107

Tauber, M & Tauber C. 1978. Evolution of phenological strategies in insects: a comparative approach with ecofisiological and genetic consideration. *Bull. Entomol. Soc. Am* 20: 53 - 71

Tauber, M & Tauber C. 1979. Inheritance of photoperiodic responses controlling diapause. *Bull. Entomol. Soc.*25: 125 - 128

Tauber, M & Tauber C. 1981. Insect seasonal cycles: Genetics and evolution. *Annu.Rev.Entomol* 12: 281 – 308

Tauber, M ., Tauber C. & Masaki, S.1986. Seasonal adaptation of insects. Oxford University. Press, NY

Taylor, F & Spalding, J. 1988. Idoneidad functions for alternative developmental pathways in the timing of diapause induction. *The American Naturalist* 131(5): 678 - 699

Thiele, H. 1973. Remarks about Mansingh's and Muller classification of dormancies in insects. *Can. Entomol* 105: 925 - 928

Thomas, S & Lengyel, J. 1986. Ecdysteroid - regulated heat shock gene expression during *Drosophila melanogaster* development. *Dev. Biol* 115: 434 - 438

Torres, C. 2003. Aspectos demográficos de la especie coralina *Porites astreoides* en la terraza arrecifal de sotavento en la isla de San Andres. *Ecólogo*. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de estudios Rurales y Ambientales. Bogota.

Tsukada, M. 1999. Interpopulation variation of hibernal-aestival-diapause in the egg parasitoid wasp *Anagrus takeyanus*: adaptation to seasonal host-plant alternation of the tingid host, *Stephanitis takeyai*. *Entomologia experimentalis et applicata* 92: 37 - 43

Ushatinskaya, R. 1976. Insect dormancy and its classification. *Zool. Jahrb. Abt. Syst* 103: 76 - 97

Van, F. B., & S. L. Martin. 2002. Biology of Thermorregulation Invited Review: Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses?. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 92: 2640 - 2647

Vitalis R., Glemin S & Olivieri I. 2004. When genes go to sleep: The population Genetic Consequences of seed dormancy and monocarpic perenniality. *The American Naturalist* 163(2): 295 - 311

Waldbauer, G & Sternburg, J. 1973. Polymorphic termination of diapause by cecropia: genetic and geographical aspects. Biol. Bull 145: 627 - 641

Wallace, M. 1970. Diapause in aestivating egg of *Halotydeus destructor*. Aust. J. Zool 18: 295: 313

Watanabe, M & Tonaka K. 2000. Hormonal control of diapause and overwintering traits in a leaf beetle, *Aulocophora nigripennis*. Physiological Entomology 25: 337 - 345

Wise I., Lamb R. 2004. Diapause and emergence of *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae) and its parasitoid *Macroglenes penetrans* (Hymenoptera:Pteromalidae). Canadian Entomologist 136: 1 - 77

Xue F., Zhu X., Shao, Y. 2001. Control of summer and winter diapause in the leaf - mining fly *Pegomyia bicolor* Wiedemann (Dipt.,Anthomyiidae). Appl. Ent 125: 181 - 187

Yaginuma, T., Kobayashi, M & Yamashita, O. 1990. Distinct effects of different low temperatures on the induction of NADH sorbitol dehydrogenase activity in diapause eggs of the silkworm, *Bombix mori*. J. Comp. Physiol 160: 277 – 285

Yañes, P., Hajime, O., Kiyoshi, O. 2005. Temperature effects on corm dormancy and growth of *Zephyra elegans* D.Don. Scientia Horticulturae 105: 127–138

Zhou, H & Topp W. 2000. Diapause and polyphenism of life history of *Lagria hirta*. Entomologia experimentalis et applicata 94: 201-210

