

MARCELLO EMILIO POSI, GENUARIO BELMONTE

Dipartimento di Scienze e Tecnologie Biologiche e Ambientali,
Laboratorio di Zoogeografia e Fauna, Università del Salento - 73100 Lecce
e-mail: marcello.posi@unisalento.it

RITMI DI PRODUZIONE DI UOVA DI DIAPAUSA IN *PARACARTIA LATISETOSA* (COPEPODA, CALANOIDA)

RIASSUNTO

In *Paracartia latisetosa* il numero di uova diapausali e la durata del periodo refrattario variano in funzione del periodo in cui avviene la deposizione. Nelle femmine mature di questa specie, tuttavia, non si verifica mai una completa transizione di tipologia delle uova prodotte (da subitaneae a diapausali). Questo ultimo dato ha suggerito un ruolo parentale nella determinazione del destino delle uova. Sulla base dei dati raccolti, pare che l'età della femmina matura possa in qualche modo influenzare l'abbondanza relativa di uova di diapausa nella covata e che questo sia indipendente dal periodo dell'anno.

SUMMARY

In coastal zones, copepods can completely disappear from the plankton in the adverse period. Their return, year by year, is due to the wake up of resting stages, once environmental conditions return favorable. In the Acartiidae and Pontellidae families resting eggs are often morphologically different from subitaneous ones for their spiny surface and dimensions. In *Paracartia latisetosa* the duration of refractory period of resting eggs depends on the moment of their deposition. In addition, mature females never shift to a complete production of resting eggs. This suggests a parental role in the determination of the eggs destiny, supposing that the age of mature females could be somehow responsible of such a result. This convincement derives by the fact that four peaks (monthly distanced) have been recognized in the relative abundance of resting eggs in each clutch. Such peaks, from August to December, have not links with Temperature or Photoperiod and could be due to the cyclic presence of different generations of mature females.

INTRODUZIONE

Nelle zone costiere, dove si realizzano le maggiori fluttuazioni delle condizioni chimico-fisiche e dell'abbondanza di plancton, i copepodi, nel periodo avverso, possono completamente scomparire dal plancton e la loro presenza, anno dopo anno, può essere dovuta ad una importazione di propaguli derivanti da popolazioni limitrofe oppure al risveglio di stadi dormienti, *in situ*, una volta che vengono ristabilite condizioni ambientali favorevoli.

Tra i Calanoida di acque costiere e/o confinate, solo i Centropagoidea sono in grado di produrre uova dormienti (vedi MAUCLINE, 1998 per una lista). Queste uova non sono sempre immediatamente distinguibili da quelle a sviluppo normale (KASAHARA *et al.*, 1974). Nelle famiglie Acartiidae e Pontellidae le uova dormienti, in numerosi casi, sono morfologicamente distinguibili da quelle subitane perché di maggiori dimensioni e/o dotate di superfici spinose (GRICE and GIBSON, 1981; SANTELLA and IANORA, 1990; BELMONTE and PUCE, 1994; BELMONTE 1997).

MANSINGH (1971) divide la dormienza in diapausa e quiescenza. La diapausa è una complessa risposta adattativa che comporta un arresto dello sviluppo (GRICE and MARCUS, 1981). Gli stimoli che determinano l'espressione della diapausa, agiscono prima che si realizzi la condizione di avversità ambientale e necessitano di un sufficiente tempo di adeguamento legato al fatto che la risposta della diapausa segue ad un aggiustamento a livello biochimico, fisiologico ed endocrino nell'individuo. La durata della diapausa, nelle uova, è legata alla stagione nella quale queste sono state deposte (MARCUS, 1987; BAN and MINODA, 1991), anche se ciò non è risultato del tutto chiaro nelle *Acartia* (UYE, 1980).

È noto che le femmine mature "sentono" il momento dell'anno in cui prepararsi a produrre uova diapausali in anticipo rispetto al sopraggiungere delle condizioni sfavorevoli. MARCUS (1980) ha dimostrato che il fotoperiodo è il più importante fattore che innesca la produzione di uova di diapausa in *Labidocera aestiva*. Ella allevò varie generazioni di femmine in differenti condizioni di fotoperiodo e trovò che una alternanza di otto ore di illuminazione e sedici di oscurità (8L:16D) rappresentava la condizione ottimale per innescare il passaggio da produzione di uova subitane a produzione di uova di resistenza. Questo risultato poteva essere condizionato dalla temperatura che agisce, assieme al fotoperiodo, nel determinare la produzione della giusta tipologia di uova nel preciso contesto ambientale. UYE (1985) ha riscontrato che il fotoperiodo 14L:10D innesca, indipendentemente dalla temperatura, la massima produzione di uova di diapausa in *Acartia clausi*, una specie che raggiunge elevate densità di popolazione nei mesi freddi ed avvia la produzione di uova di resistenza nei mesi estivi.

BAN (1992a,b) trovò una correlazione tra le condizioni ambientali in cui

erano cresciuti i nauplii e la produzione di uova di diapausa che si otteneva una volta che questi erano divenuti femmine adulte. SULLIVAN and McMANUS (1986) hanno riscontrato, studiando la successione stagionale di *A. hudsonica* ed *A. tonsa*, che la produzione di uova di resistenza in queste due specie, pur essendo legata alla temperatura, sembra essere indotta anche dalla competizione intraspecifica. BAN and MINODA (1994) hanno affermato che la produzione di uova di diapausa da parte di *Eurytemora affinis* sia indotta da metaboliti probabilmente prodotti in risposta al sovrappollamento. MARCUS (1987), in aggiunta, ha dimostrato che le uova di diapausa di *Labidocera aestiva* manifestano differenti durate del periodo refrattario, in funzione del momento in cui vengono deposte. Avviata la produzione di uova di diapausa, le prime uova manifestano un periodo refrattario più lungo rispetto alle uova prodotte in un secondo momento. Non esisterebbe, quindi, solo un comando per l'inizio della diapausa, ma anche una modulazione della sua durata.

BELMONTE and PATI (2007) hanno recentemente ripreso questa ipotesi, trovando che in *Paracartia latisetosa* sia il numero di uova diapausali che la durata del periodo refrattario variano in funzione del periodo in cui avviene la deposizione. In aggiunta, tali autori hanno notato come non si verifici mai una completa transizione di tipologia di uova prodotte (da subitane a diapausali) nelle femmine mature. Questo ultimo dato, in particolare, li ha spinti ad ammettere un ruolo parentale nella determinazione del destino delle uova, rispolverando l'ipotesi che una determinata concentrazione di metaboliti nell'uovo fecondato sia la responsabile del destino del suo sviluppo. Meccanismi del genere, sostanzialmente, spostano l'oggetto degli stimoli ambientali dall'uovo all'organismo che lo produce.

Lo scopo del presente lavoro è quello di investigare il ruolo parentale nella durata della diapausa per le uova di *Paracartia latisetosa*. Nell'ipotesi di una sua dipendenza da metaboliti inseriti nell'uovo fecondato, si è voluto investigare se e quanto la madre fosse importante nell'influenzare la quantità o la tipologia di messaggio trasferito all'uovo da mandare in diapausa.

MATERIALI E METODI

Da Luglio 2005 a Marzo 2006, sono stati effettuati 19 campionamenti di zooplankton, con periodicità circa quindicinale, nel bacino di Acquatina (S-E Italy) per raccogliere femmine adulte di *Paracartia latisetosa* da cui ottenere uova. Il periodo è stato scelto per studiare la produzione di uova diapausali che, in questa specie, è tipicamente autunnale (FANELLI *et al.*, 1992; BELMONTE and PATI, 2007). I campioni sono stati prelevati con retino di 200 μm di maglia e portati in laboratorio entro 1 h per la separazione delle femmine adulte.

In laboratorio, le femmine adulte di *Paracartia latisetosa* sono state isolate dopo una leggera anestesia con $MgCl_2$ al 10%, della durata non superiore ai 2 minuti. 36 femmine (al massimo) per campione sono state isolate, ciascuna, in un pozzetto da 6 ml di acqua originaria (Acquatina) filtrata a 20 μm . Le piastre di allevamento sono state tenute per 24 h alle condizioni di temperatura e fotoperiodo ambientali (corrispondenti al momento del prelievo). Allo scadere delle 24 ore si è proceduto alla raccolta delle uova presenti sul fondo di ciascun pozzetto (perciò prodotte da ciascuna femmina) ed alla loro classificazione in base alla morfologia (tre tipi morfologici, secondo BELMONTE, 1992). Si è scelto di lavorare solo con le uova deposte entro le prime 24 h per evitare qualunque influenza delle condizioni di allevamento sul tasso di produzione di uova. In questo modo si sono adoperate solo le uova che ciascuna femmina avrebbe comunque deposto in risposta a fotoperiodo, temperatura e alimentazione naturali. Le uova prodotte da ogni singola femmina sono state trasferite in pozzetti da 2,5 ml di volume, in acqua originaria (Acquatina) filtrata a 20 μm e sono state tenute per 3 giorni in condizioni di temperatura e fotoperiodo ambientali. Dopo questo periodo, quelle ancora non schiuse sono state trasferite, singolarmente, in pozzetti da 0,5 ml, in acqua originaria filtrata a 20 μm , mantenendo il riferimento alla madre. I pozzetti sono sempre stati riempiti con acqua proveniente da Acquatina, filtrata a 20 μm . Queste piastre, con pozzetti da 0,5 ml, sono state mantenute in camera termostata, in condizioni costanti di fotoperiodo (12 h di luce e 12 h di oscurità) e temperatura ($18 \pm 1^\circ C$), sino alla schiusa od alla decomposizione di tutte le uova. Le condizioni costanti di fotoperiodo e temperatura sono state scelte per garantire la durata del periodo refrattario delle uova di diapausa (per definizione indipendente dalle condizioni esterne). Le uova conservate in queste condizioni sono state controllate giornalmente per i primi 7 giorni e, successivamente, una volta alla settimana. L'analisi della regressione lineare è stata utilizzata per valutare la correlazione tra durata della fase refrattaria e fotoperiodo (minuti di luce/die), nonché tra durata della fase refrattaria e temperatura del bacino alla deposizione.

RISULTATI

La valutazione della schiusa delle uova, in condizioni controllate, permette di distinguere tra uova subitane e uova di diapausa. Si è proceduto a considerare come subitane le uova schiuse entro 7 giorni e come diapausali quelle schiuse dopo più di 30 giorni dalla deposizione. È stata evidenziata la presenza di un terzo gruppo di uova le quali si sono schiuse tra gli 8 ed i 30 giorni dalla deposizione.

Dal 21/07/2005 al 13/12/2005 sono state raccolte 478 femmine di *Para-*

cartia latisetosa che hanno prodotto, entro le prime 24 h, 957 uova di 3 tipi morfologici. Il 25,29 % presentava una superficie liscia, il 19,23 % spine corte, il 55,48 % spine lunghe. Dopo il 13/12/2005 non sono stati più rinvenuti copepodi adulti nel plancton.

I dati relativi alla schiusa delle uova nel tempo hanno permesso di costruire un grafico (Fig. 1) che ne descrive l'andamento. Nel grafico (Fig. 1) la presenza di uova subitane è dimostrata da un picco di schiuse al secondo giorno dalla deposizione. Sono inoltre visibili uova di diapausa, che schiudono oltre i 30 gg dalla deposizione, e uova che manifestano un comportamento intermedio, schiudendo tra gli 8 ed i 30 gg, con un picco di schiuse a 15 gg dalla deposizione.

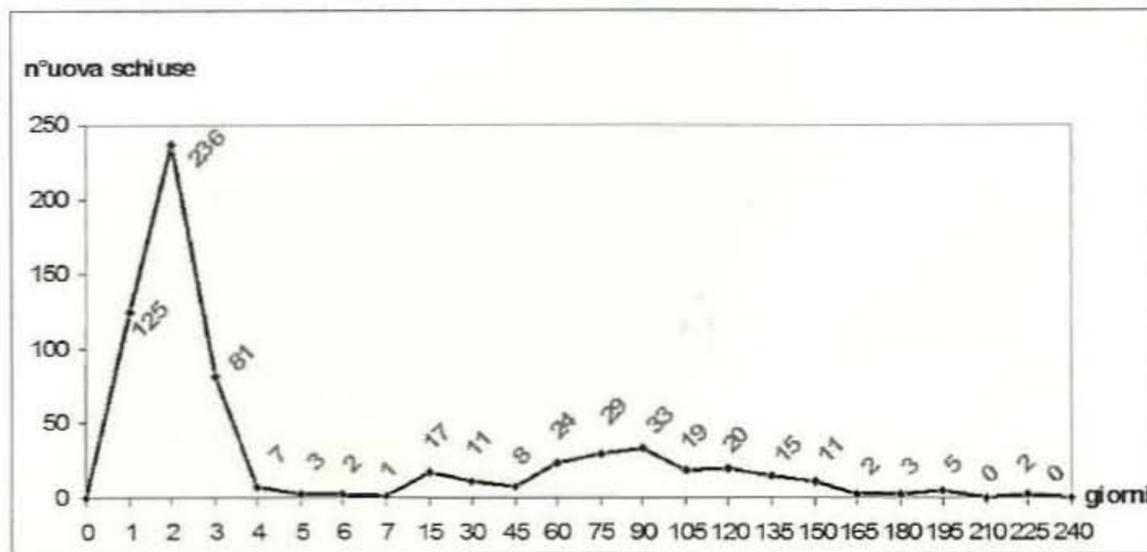


Fig. 1 - Andamento delle schiuse nel tempo. In ascissa il tempo è indicato come numero di giorni dalla deposizione delle uova.

All'interno di questo andamento complessivo è importante conoscere il comportamento di schiusa relativo a ciascun tipo morfologico delle uova (Fig. 2).

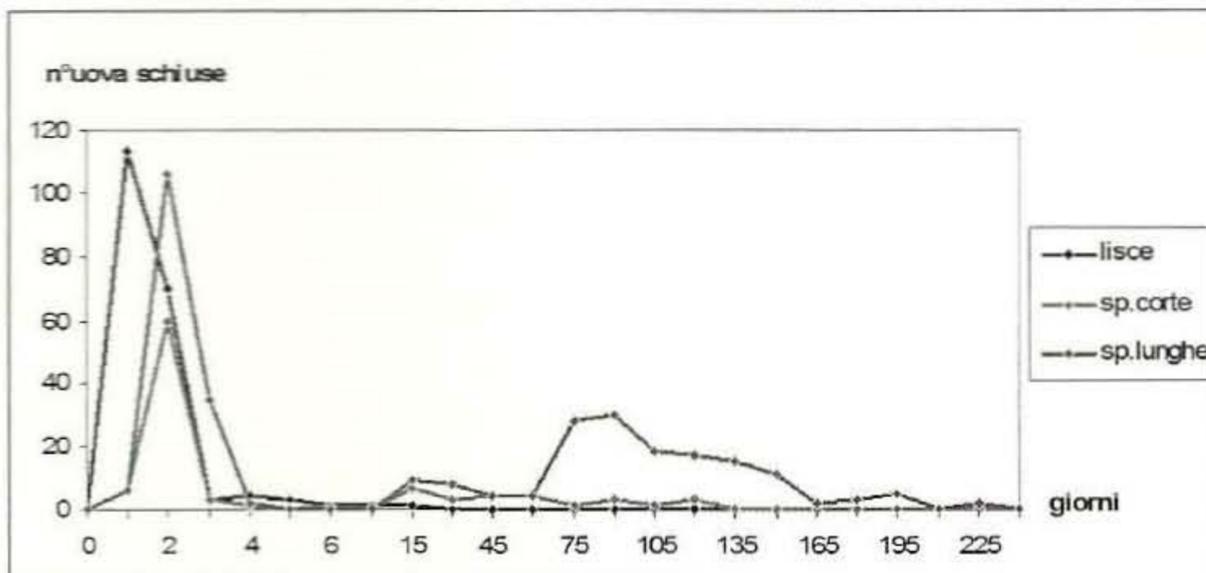


Fig. 2 - Andamento delle schiuse nel tempo relativo a ciascun tipo morfologico delle uova prodotte. In ascissa il tempo è indicato come numero di giorni dalla deposizione delle uova.

Come si evince dal grafico in Fig. 2, le uova subitane di *Paracartia latisetosa* possono essere sia lisce che a spine corte o a spine lunghe; tuttavia solo le uova spinose schiudono oltre i 30 gg dalla deposizione.

Delle 957 uova prodotte nelle prime 24 h dal campionamento, 24 uova, pari al 2,51% del totale, presentavano una morfologia spinosa, ma il rivestimento spinoso esterno non era intatto e poteva abbandonare completamente l'uovo embrionato in un involucro liscio (Fig. 3). Queste uova risultavano, tuttavia, ancora vitali, ed hanno manifestato, tutte tranne una (abortiva), un comportamento tipico di uova di diapausa.

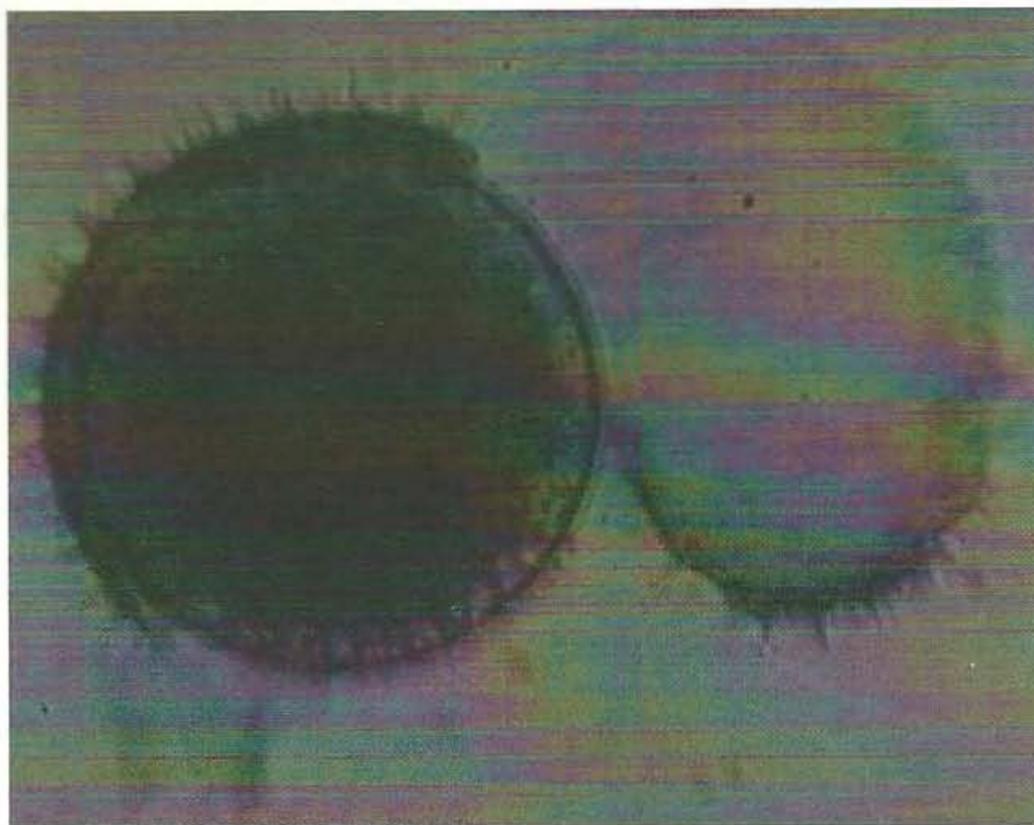


Fig. 3 – Un uovo con rivestimento spinoso esterno non intatto.

La percentuale di uova di diapausa prodotte, rispetto al totale, non è costante nel tempo. I dati raccolti hanno permesso di costruire un grafico (Fig. 4) che descrive l'andamento di tale produzione in funzione del tempo. Il grafico prende in considerazione le uova che si sono schiuse più di 30 giorni dopo la data di deposizione e non sono state coinvolte da processi degenerativi.

La presenza di uova di resistenza, in ciascuna covata, comincia nella prima metà di agosto, ma raggiunge un primo picco di produzione solo al termine dello stesso mese. I picchi successivi ricorrono, fino alla prima settimana di dicembre, con periodicità all'incirca mensile (Fig. 4).

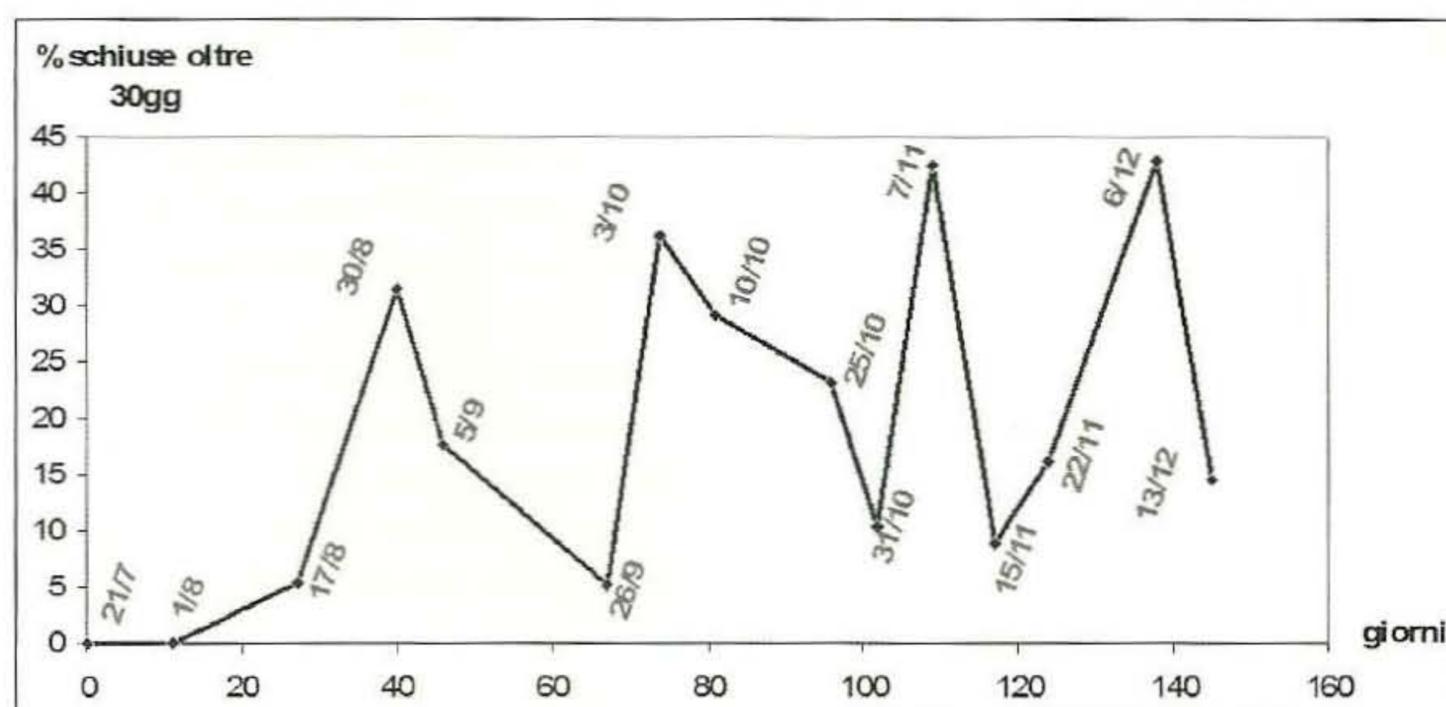


Fig. 4 - Andamento della presenza percentuale di uova di diapausa sul totale di uova mediamente prodotte da ogni femmina. In ascissa il tempo è indicato come numero di giorni dalla prima data di raccolta di uova da femmine di *Paracartia latisetosa* prelevate dal lago di Acquatina (21 luglio 2005).

Il grafico in Fig. 4 definisce la presenza di 4 picchi di produzione di uova di diapausa che distano temporalmente, l'uno dall'altro, di circa un mese e che occorrono a fine agosto, e poi nella prima metà dei mesi di ottobre, novembre e dicembre. Dal 1° di Agosto in poi, in ogni covata erano sempre presenti uova diapausali. In nessuna data, però, la specie è passata completamente alla deposizione di uova diapausali.

I dati raccolti in merito alla durata del periodo refrattario di ogni singolo uovo di diapausa sono stati utilizzati per determinare se vi fosse una correlazione tra questa variabile ed i parametri ambientali relativi alla data di campionamento, in cui si è realizzata (entro 24 ore) la deposizione delle uova. È stata verificata una significativa correlazione positiva tra le condizioni ambientali (fotoperiodo e temperatura del bacino) in cui la madre viveva quando si apprestava a deporre le uova e la durata del periodo refrattario delle uova di diapausa prodotte.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Gli adulti di *Paracartia latisetosa* sono stati rinvenuti fino al 13/12/2005 e la loro assenza successiva viene interpretata come una scomparsa dal plancton dell'intera popolazione. Le uova subitane di questa specie possono essere sia lisce, che a spine corte, che a spine lunghe, tuttavia solo le uova spinose possono essere di diapausa. Delle 957 uova ottenute, 24 uova (2,51% del totale) presentavano una morfologia spinosa, ma il rivestimento spinoso ester-

no non era intatto e poteva abbandonare completamente l'uovo embrionato lasciandolo protetto da un involucro liscio. Queste uova risultavano ancora vitali, ed hanno manifestato, tutte tranne una (abortiva), un comportamento tipico di uova di diapausa. Alla luce di questo dato non è possibile escludere che, nel sedimento, uova apparentemente lisce e durature siano anch'esse state spinose.

La percentuale di uova di diapausa prodotte, rispetto al totale, varia nel tempo. Dal 1° di agosto in poi, in ogni covata erano sempre presenti uova diapausali. In nessuna data, però, la specie è passata completamente alla deposizione di tali uova. Quattro picchi di produzione di uova diapausali (sul totale delle uova prodotte) sono ricorsi dalla fine di agosto sino alla prima settimana di dicembre, con periodicità all'incirca mensile. Questo dimostrerebbe che fattori abiotici, quali la temperatura ed il fotoperiodo, ritenuti i principali responsabili dell'avvio della produzione di uova di diapausa in *Labidocera aestiva* (MARCUS, 1982a; b), *Acartia clausi* (UYE, 1985) e *Diaptomus sanguineus* (HAIRSTON and OLDS, 1986; Hairston *et al.*, 1990) non possano essere considerati i soli responsabili dell'innesco della stessa attività in *P. latisetosa*. Fattori biotici, quali l'affollamento e la limitazione delle risorse alimentari, che sono ben noti in qualità di induttori della diapausa negli insetti terrestri (TAUBER *et al.*, 1986) e nei cladoceri (STROSS and HILL, 1965; STROSS, 1969a; b; 1987), possono essere legati alla produzione di uova di diapausa anche nei calanoidi (WALTON, 1985). A tal riguardo BAN (1992a; b) ha riscontrato che, anche in condizioni abiotiche primaverili costanti (15°C e 12L:12D o 14L:10D), quando si allevano femmine di *Eurytemora affinis* a densità crescenti, la produzione di uova di diapausa aumenta marcatamente sino a raggiungere il 60% del totale quando la densità è di 120 femmine l⁻¹. È difficile separare gli effetti dell'affollamento sulla produzione di uova diapausali dagli effetti della ridotta quantità e/o qualità del cibo (TAUBER *et al.*, 1986), tuttavia BAN (1992a; b), che ha allevato femmine di *E. affinis* (anche singolarmente) in presenza di una stessa specie algale quale risorsa alimentare, e le ha allevate anche in condizioni di limitazione del cibo, ha verificato che la produzione di uova di diapausa in *E. affinis* non sembra essere influenzata né dalla qualità né dalla quantità del cibo.

Studi condotti da MARCUS (1982a; b) su *Labidocera aestiva* hanno dimostrato che l'avvio della produzione di uova di diapausa è un processo reversibile. Le femmine mature di quello studio raccolte in agosto quando producevano solo uova subitane, se poste a 17-19°C e 8L:16D, condizioni per le quali in natura si determina la produzione di uova diapausali, entro una o due settimane avviano la produzione di uova diapausali fino a deporre solo queste. Allo stesso modo, femmine mature raccolte in ottobre, e che producevano solo uova diapausali, poste a 17-19°C e 18L:6D, entro una o due settimane smettevano la produzione di uova diapausali fino a deporre

solo uova subitane. Inoltre, femmine allevate insieme ai maschi, sin dalla schiusa dei nauplii, in condizioni di 13,5-15,5°C e 8L:16D (tardo autunno), al raggiungimento della maturità sessuale, se venivano poste a 12L:12D producevano inizialmente solo un 14% di uova subitane, ma la percentuale aumentava sino al 43% della produzione totale entro due settimane di esposizione al nuovo fotoperiodo. MARCUS (1982a; b) suggerisce che le femmine adulte della popolazione riconoscano un certo fotoperiodo come valore soglia, e rispondano con una produzione di uova subitane se la fase di luce supera, per un intervallo di tempo sufficiente, il valore soglia, mentre rispondono con la produzione di uova diapausali se per un adeguato intervallo di tempo la fase di luce è inferiore alla soglia. Il tempo necessario alla conversione della tipologia di uova prodotte è dovuto al fatto che l'individuo deve completare una conversione biochimica e fisiologica innescata dalla esposizione al determinato fotoperiodo. La stessa MARCUS (1982a; b) vide che femmine di *Labidocera aestiva* allevate insieme ai maschi, dallo stadio naupliare, in condizioni di fotoperiodo 8L:16D, oppure 12L:12D, producevano una percentuale maggiore di uova subitane di quanto accadeva se allevate a temperatura di 23-25°C, anziché 13,5-15,5°C, oppure 17-19°C. Questo dimostra che per *Labidocera aestiva* il fotoperiodo è il principale induttore della produzione di uova di diapausa, ma il suo effetto è modulato dalla temperatura. Tuttavia BAN (1992a; b) in studi analoghi su *Eurytemora affinis* ha verificato che il tipo funzionale delle uova prodotte (subitaneo o diapausale) è determinato in risposta alle condizioni ambientali affrontate durante lo stadio naupliare dalle madri.

I picchi qui riscontrati in relazione alla produzione percentuale di uova di diapausa (rispetto alla produzione totale di uova) non sono giustificabili in termini di temperatura e/o fotoperiodo (entrambe regolarmente in diminuzione da agosto a dicembre, e non soggette a tali oscillazioni). Anche la qualità/quantità del cibo, per quanto non valutata, non dovrebbe essere considerata come responsabile di tale ciclicità. Infatti è poco verosimile, pur non del tutto escludibile, che il cibo in sospensione (fitoplancton e particolato) possa essere stato periodicamente abbondante con ritmicità mensile.

Una ipotesi alternativa potrebbe fare riferimento alla demografia delle popolazioni. I picchi potrebbero, in effetti, rappresentare la produzione di uova da parte di generazioni successive di femmine le quali siano andate incontro ad un processo di conversione della tipologia di uova deposte, come negli esperimenti realizzati da MARCUS (1982a; b), ma non in dipendenza delle condizioni esterne, bensì di quelle interne, generalmente definibili come età dell'individuo. A tal riguardo WALTON (1985), studiando la diapausa in *Onychodiptomus birgei*, verificò che le femmine che avevano appena raggiunto la maturità sessuale tendevano a produrre uova subitane, mentre si innescava un processo di conversione della produzione di uova,

da subitane a diapausali, all'avanzare dell'età della madre. Questo dato era confortato anche dal fatto che i picchi relativi alla produzione di uova subitane erano preceduti da picchi di abbondanza di individui alla quinta età dello stadio copepodite. Anche AVERY (2005), giustificando una imprevista produzione di uova subitane di *Acartia hudsonica* in mezzo ad un periodo di tipica produzione di uova diapausali, ha ipotizzato che, per questa specie, la deposizione di uova di diapausa sia almeno parzialmente dipendente dall'età della madre, così che femmine che abbiano appena raggiunto la maturità sessuale produrrebbero solo uova subitane.

IANORA *et al.* (1996) hanno verificato in laboratorio che la longevità delle femmine mature di *A. clausi* è di circa 30 giorni, mentre per *A. tonsa*, che vive in ambienti costieri simili al bacino di Acquatina, PAFFENHÖFER (1991) ha stimato in laboratorio una longevità delle femmine mature di circa 26 giorni. Se anche le femmine di *Paracartia latisetosa* avessero una longevità paragonabile, i picchi di abbondanza relativa di uova diapausali (rispetto alla produzione totale di uova), che hanno manifestato una periodicità pressappoco mensile, potrebbero essere stati determinati da generazioni successive di femmine, in ciascuna delle quali la tipologia di uova prodotte evolveva con l'età delle madri.

Le femmine mature di *Paracartia latisetosa*, quindi, potrebbero produrre in giovinezza una tipologia di uova, per poi passare, con l'avanzare dell'età, ad altra tipologia. La diapausa potrebbe perciò essere innescata, nelle femmine mature, dalle condizioni ambientali (fotoperiodo e temperatura, secondo MARCUS, 1982a; b), ma i picchi di abbondanza relativa di uova di diapausa (rispetto al totale delle uova prodotte) potrebbero essere legati a metaboliti prodotti in funzione dell'età della madre e trasferiti all'uovo. Perché questa ipotesi regga, tuttavia, le specie devono produrre generazioni separate o al massimo minimamente sovrapposte. Se la prima generazione si origina dalla schiusa, più o meno sincrona, delle uova di resistenza presenti nei sedimenti, una volta ristabilite le condizioni ambientali favorevoli alla vita planctonica, almeno le prime due generazioni dovrebbero essere separate. Con l'avanzare della stagione riproduttiva le generazioni dovrebbero, poi, parzialmente sovrapporsi (UYE, 1982).

È stato già dimostrato che la femmina adulta è "responsabile" della durata della diapausa delle proprie uova (BELMONTE and PATI, 2007). Nel presente studio la responsabilità appare estendersi allo stesso destino delle uova (diapausali o subitane).

BIBLIOGRAFIA

- AVERY D. E., 2005 - Induction of embryonic dormancy in the Calanoid copepod *Acartia hudsonica*: proximal cues and variation among individuals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **314**, 203-214.
- BAN S., 1992a - Effects of photoperiod, temperature, and population density on induction of diapause egg production in *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in Lake Ohnuma, Hokkaido, Japan. *Journal of Crustacean Biology* **12**, 361-367.
- BAN S., 1992b - Seasonal Distribution, Abundance and Viability of Diapause Eggs of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in the Sediment of Lake Ohnuma, Hokkaido. *Bulletin of Plankton Society of Japan* **39** (1), 41-48.
- BAN S., MINODA T., 1991 - The effect of temperature on the development and hatching of diapause and subitaneous eggs in *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in Lake Ohnuma, Hokkaido, Japan. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, Special Volume, 299-308.
- BAN S., MINODA T., 1994 - Induction of diapause egg production in *Eurytemora affinis* by their own metabolites. *Hydrobiologia* **292/293**, 185-189.
- BELMONTE G., 1992 - Diapause egg production in *Acartia (Paracartia) latisetosa* (Crustacea, Copepoda, Calanoida). *Bollettino di Zoologia* **59**, 363-366.
- BELMONTE G., 1997 - Resting eggs in the life cycle of *Acartia italica* and *Acartia adriatica* (Copepoda, Calanoida, Acartiidae). *Crustaceana* **70**, 114-117.
- BELMONTE G., PATI A. C., 2007 - Hatching rate and duration in eggs of *Paracartia latisetosa* (Copepoda: Calanoida). *J. Plankton Res.* 29 (suppl. 1), 39-47.
- BELMONTE G., PUCE M., 1994 - Morphological aspects of subitaneous and resisting eggs from *Acartia josephinae* (Calanoida). *Hydrobiologia*, 292/293, 131-135.
- FANELLI G., IANORA A., SANTELLA L., 1992 - Produzione di uova di diapausa nel ciclo biologico del copepode *Acartia latisetosa* (Kriczaguin, 1873). *Oebalia*, suppl. XVII, 295-302.
- GRICE G. D., GIBSON V. R., 1981 - Hatching of eggs of *Pontella mediterranea* Claus (Copepoda: Calanoida). *Vie et Milieu* **31**, 49-51.
- GRICE G. D., MARCUS N. H., 1981 - Dormant eggs of marine copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **19**, 125-140.
- HAIRSTON N. G. JR., DILLON T. A., DE STASIO B. T. JR., 1990 - A field test for the cues of diapause in a freshwater copepod. *Ecology* **71**, 2218-2223.
- HAIRSTON N. G. JR., OLDS E. J., 1986 - Partial photoperiodic control of diapause in three populations of the freshwater copepod *Diaptomus sanguineus*. *Biological Bulletin* **171**, 135-142.
- IANORA A., POULET S. A., MIRALTO A., GROTTOLI R., 1996 - The diatom *Thalassiosira rotula* affects reproductive success in the copepod *Acartia clausi*. *Marine Biology* **125**, 279-286.
- KASAHARA S., UYE S., ONBÉ T., 1974 - Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. *Marine Biology* **26**, 167-171.
- MANSINGH A., 1971 - Physiological classification of dormancies in insects. *Can. Entomologist* **103**, 983-1009.
- MARCUS N. H., 1980 - Photoperiodic control of diapause in the marine calanoid copepod *Labidocera aestiva*. *Biol. Bull.* **159**, 311-318.
- MARCUS N. H., 1982a - The reversibility of subitaneous and diapause egg production

- by individual females of *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida). *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass.* **162**, 39-44.
- MARCUS N. H., 1982b - Photoperiodic and temperature regulation of diapause in *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida). *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass.* **162**, 45-52.
- MARCUS N. H., 1987 - Differences in the duration of egg diapause of *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida) from the Woods Hole, Massachusetts, region. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass.* **173**, 169-177.
- MAUCHLINE J., 1998 - The Biology of Calanoid Copepods. *Advances in Marine Biology*. (Academic Press.) **33**, 710 pp.
- PAFFENHÖFER G. A., 1991 - Some characteristics of abundant subtropical copepods in estuarine, shelf and oceanic waters. *Bulletin of Plankton Society of Japan, Special Volume*, 201-216.
- SANTELLA L., IANORA A., 1990 - Subitaneous and diapause eggs in Mediterranean populations of *Pontella mediterranea* (Copepoda: Calanoida): a morphological study. *Marine Biology* **105**, 83-90.
- STROSS R. G., 1969a - Photoperiod control of diapause in *Daphnia*. II. Induction of winter diapause in the Arctic. *Biol. Bull.* **136**, 264-273.
- STROSS R. G., 1969b - Photoperiod control of diapause in *Daphnia*. III. Two-stimulus control of long-day, short-day induction. *Biol. Bull.* **137**, 359-374.
- STROSS R. G., 1987 - Photoperiodism and phased growth in *Daphnia* populations: Coactions in perspective. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **45**, 413-437.
- STROSS R. G., HILL J. C., 1965 - Diapause induction in *Daphnia* requires two stimuli. *Science* **150**, 1462-1464.
- SULLIVAN B. K., MCMANUS L. T., 1986 - Factors controlling seasonal succession of the copepods *Acartia hudsonica* and *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island: temperature and resting egg production. *Marine Ecology Progress Series* **28**, 121-128.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., MASAKI S., 1986 - Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, New York. 411 pp.
- UYE S. I., 1980 - Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri*. I. Some environmental factors affecting egg development and nature of resting eggs. *Bulletin of Plankton Society of Japan* **27**, 1-9.
- UYE S. I., 1982 - Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) in inlet waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **57**, 55-83.
- UYE S. I., 1985 - Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bulletin of Marine Research* **37**, 440-449.
- WALTON W. E., 1985 - Factors regulating the reproductive phenology of *Onychodiaptomus birgei* (Copepoda: Calanoida). *Limnol. Oceanogr.* **30**, 167-179.