



Diapause and its regulation by endocrine signaling in insects: from environmental stimuli to management implications in plant protection

Azam Amiri¹  and Ali Reza Bandani²  

1. Department of Landscape Engineering, College of Geography and Environmental Planning, University of Sistan and Baluchestan, Zahedan, Iran. E-mail: azamamiri@eco.usb.ac.ir
2. Corresponding author, Department of Plant Protection, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran. E-mail: abandani@ut.ac.ir

Article Info	ABSTRACT
Article type: Research Review	Diapause is a major seasonal life-history strategy in insects that enables populations to survive predictable unfavorable periods (e.g., winter cold, summer drought, or host scarcity) through a hormonally regulated, preprogrammed arrest of development and/or suppression of reproduction. This is not a “simple pause”; rather, it is a phase-structured process encompassing induction, preparation, initiation, maintenance, termination, and, in many cases, post-diapause quiescence. The mechanism is accompanied by profound metabolic reorganization, energetic budgeting, and enhanced stress tolerance. The decision to enter, maintain, or terminate diapause is driven primarily by reliable environmental cues—especially photoperiod and subsequently temperature—while nutritional and moisture-related factors can further modulate this response in some systems. These inputs are translated into persistent physiological states through neuroendocrine networks and key endocrine axes involving juvenile hormone, ecdysteroids, and insulin/insulin-like signaling, thereby redirecting resource allocation from growth and reproduction toward storage, maintenance, and survival. This review also emphasizes the importance of distinguishing diapause from quiescence and avoiding the frequent confusion between them, because misclassification directly affects data interpretation and the prediction of emergence timing. From a plant-protection and integrated pest management (IPM) perspective, diapause governs the timing of damaging life stages and the width of control-sensitive windows; therefore, diapause-informed phenology models, coupled with field monitoring, can improve forecasting, sharpen intervention timing, and support more realistic management decisions under climate change.
Article history: Received: 9 April 2025 Revised: 17 May 2025 Accepted: 31 May 2025 Published online: Spring and Summer 2025	
Keywords: <i>Diapause,</i> <i>Photoperiod,</i> <i>Thermoperiod,</i> <i>Endocrine regulation,</i> <i>Pest Management.</i>	
Cite this article: Amiri, A. & Bandani, A. R. (2025). Diapause and its regulation by endocrine signaling in insects: from environmental stimuli to management implications in plant protection. <i>Iranian Journal of Plant Protection Science</i> , 56 (1), 1-23. DOI: https://doi.org/10.22059/ijpps.2026.409902.1007105	
	
© The Author(s). DOI: https://doi.org/10.22059/ijpps.2026.409902.1007105	Publisher: The University of Tehran Press.

Extended Abstract Introduction

Diapause is a central seasonal life-history program in insects that allows populations to persist through predictable adverse periods such as winter cold, summer drought, or transient host scarcity. It is not a brief interruption, but an endogenous, genetically programmed alternative developmental and/or reproductive trajectory: it is initiated in advance of unfavorable seasons, maintained by coordinated neuroendocrine–endocrine control, and terminated so that development or reproduction can resume when conditions improve. The diapause phenotype often expresses a coherent “diapause syndrome,” including suppression of morphogenesis or gonadal maturation, reduced metabolic and respiratory demand, reallocation of resources toward storage and somatic maintenance, behavioral shifts and microhabitat selection, and enhanced tolerance to stressors such as cold, desiccation, and nutritional limitation. For herbivores and many agricultural pests, diapause therefore functions not only as a survival strategy but also as a seasonal timing mechanism that aligns key life-cycle transitions (adult emergence, oviposition, larval feeding) with narrow windows of host phenology and suitable microclimate. This timing role is especially consequential in univoltine species and taxa with obligatory diapause, where phenological mismatch can impose large fitness costs and shape outbreak dynamics.

This review synthesizes how environmental information is translated into diapause decisions and phase-specific physiology through neuroendocrine and endocrine signaling, and why mechanistic diapause biology is increasingly relevant to plant protection and integrated pest management (IPM) under climate-driven variability in thermal and moisture regimes. We integrate three complementary layers: (i) operational definitions and diagnostics that reduce misclassification; (ii) a process-based view of diapause organized into ecophysiological phases; and (iii) implications for phenology forecasting, monitoring design, and intervention timing.

A prerequisite for mechanistic inference and reliable forecasting is distinguishing diapause from other forms of dormancy, particularly quiescence. Dormancy broadly denotes reversible reductions in activity or development. Diapause is initiated within a species- and stage-specific sensitive window (decision point) in response to seasonal “token cues”—most commonly photoperiod and temperature—and it can persist even if short-term conditions temporarily improve. In contrast, quiescence is typically a short-term, exogenous arrest that tracks immediate environmental constraints and resolves rapidly once constraints are removed. Conflating these states is not merely semantic: it can bias experimental interpretation of endocrine regulation and introduce systematic error into field predictions of emergence and vulnerability windows. A recurrent pitfall is post-diapause quiescence, in which internal diapause constraints have been lifted but unfavorable external conditions still prevent renewed activity. Robust diagnosis should therefore rely on convergent evidence—developmental or reproductive status, standardized reversibility assays, metabolic or respiratory proxies, and endocrine/molecular indicators where available—rather than immobility alone.

To move beyond binary thinking, we frame diapause as a dynamic trajectory organized into ecophysiological phases: induction, preparation, initiation, maintenance, termination, and often post-diapause quiescence. This phase structure explains why externally similar individuals can occupy distinct internal states, why termination does not necessarily imply immediate emergence, and why rates of “diapause development” can differ among environments and seasons. Importantly for applied entomology, susceptibility to control measures and the reliability of phenology models can vary across phases, making phase awareness essential for translating biology into decision support.

We then review the environmental inputs that shape diapause decisions and their translation into endocrine outputs. Photoperiod—often encoded as night length—serves as a reliable seasonal calendar cue in many temperate insects. Temperature acts both as a modifier of photoperiodic sensitivity and thresholds and as a direct regulator of rate processes, including diapause development and termination kinetics. In some systems, thermoperiod–photoperiod interactions and the timing of thermal inputs within the light–dark cycle are decisive. Nutritional cues and host quality can shift diapause thresholds, particularly in herbivores experiencing seasonal changes in plant chemistry and in host–parasitoid networks where host condition covaries with season. Moisture and humidity are less universal than photoperiod but can be critical in taxa adapted to dry seasons or in species with drought-resistant diapausing eggs, where survival and hatching integrate combined temperature–humidity histories.

Mechanistically, environmental information is integrated by neuroendocrine circuits that interact with circadian and/or photoperiodic timing systems and are executed via endocrine axes. Across diverse insects, diapause is commonly associated with modulation of juvenile hormone and ecdysteroid signaling, reconfiguration of insulin/insulin-like signaling and FOXO activity, and coupling to nutrient-sensing pathways such as TOR and AMPK. Together, these networks implement the core diapause logic: suppressing growth, metamorphosis, or reproductive maturation; lowering metabolic demand; reallocating resources toward storage and maintenance; and elevating cellular and organismal stress resistance.

From a plant-protection perspective, diapause is often the hidden driver behind failures of calendar-based control. Many major pests overwinter or oversummer in stages that are difficult to target (e.g., soil-dwelling larvae, diapausing pupae, sheltered adults) and synchronize emergence so that susceptible stages occur in brief windows. Degree-day models remain essential, but they can be unreliable unless diapause processes are represented explicitly. Diapause-informed phenology models that incorporate induction thresholds, temperature-dependent diapause development, and termination kinetics can improve forecasts of spring timing, voltinism, and pest–host synchrony under variable winters and increasing thermal fluctuations. Predictive performance can be strengthened further by integrating mechanistic models with field monitoring (e.g., trap time series) using cumulative-emergence approaches that translate weather histories into actionable estimates of stage occurrence and population pressure.

In summary, diapause sits at the intersection of seasonal insect biology and IPM decision support. It determines when pest populations reappear, how tightly risk windows are compressed, and how sensitive population timing is to climate-driven shifts in temperature regimes and host phenology. By unifying cue ecology, neuroendocrine–endocrine control, and phase-based diapause development, this review provides a practical framework for accurate diagnosis, improved forecasting, and more targeted interventions in agricultural and forest systems.

Author contribution

All authors contributed equally to the conceptualization of the article and writing of the original and subsequent drafts.

Data availability

No new data were generated or analyzed in this study. All information is available in the cited literature.

Acknowledgement

We acknowledge the financial support (No. 99017766) for this project from the Iran National Science Foundation (INSF).

Ethical consideration

Not applicable. This study is a narrative review and did not involve experiments on humans or vertebrate animals.

Conflict of interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.



دیپوز و تنظیم آن با سیگنال‌دهی اندوکراین در حشرات: از محرک‌های محیطی تا پیامدهای مدیریتی در گیاهپزشکی

اعظم امیری^۱ و علیرضا بندانی^۲ ✉

۱. دانشکده جغرافیا و برنامه ریزی محیطی، گروه مهندسی فضای سبز، دانشگاه سیستان و بلوچستان، زاهدان، ایران. رایانامه: azamamiri@eco.usb.ac.ir
۲. نویسنده مسئول، گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران. رایانامه: abandani@ut.ac.ir

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله مروری تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۱/۲۰ تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۰۲/۲۷ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۳/۱۰ تاریخ انتشار: بهار و تابستان ۱۴۰۴ کلیدواژه‌ها: دیپوز، فتوپریود، ترموپریود، تنظیم اندوکراین، مدیریت آفات.	دیپوز یکی از مهم‌ترین راهبردهای تاریخچه‌زیستی فصلی در حشرات است که امکان عبور از دوره‌های قابل پیش‌بینی نامساعد (مانند سرمای زمستان، خشکی تابستان یا کمبود میزبان) را از طریق توقف رشدی و/یا سرکوب تولیدمثل از پیش‌برنامه‌ریزی شده و تحت کنترل هورمونی فراهم می‌کند. این پدیده «یک مکث ساده» نیست، بلکه فرایندی مرحله‌مند شامل القا، آماده‌سازی، آغاز، نگهداشت، خاتمه و در بسیاری موارد کمون پسادیپوزی است که با بازآرایی عمیق متابولیک، بودجه‌بندی انرژی و افزایش تحمل تنش همراه می‌شود. تصمیم برای ورود، تداوم یا خروج از دیپوز عمدتاً به نشانه‌های محیطی قابل اعتماد—به‌ویژه فتوپریود و سپس دما—وابسته است و در برخی سامانه‌ها عوامل تغذیه‌ای و رطوبتی آن را تعدیل می‌کنند. این ورودی‌ها از طریق شبکه‌های عصبی—اندوکراین و محورهای کلیدی هورمون جوانی، اکدیستروئیدها و مسیر انسولین/شبه‌انسولین به تغییرات پایدار فیزیولوژیک ترجمه می‌شوند و تخصیص منابع را از رشد و تولیدمثل به ذخیره‌سازی، نگهداشت و بقا سوق می‌دهند. همچنین بر ضرورت تمایز دیپوز از کوایسنس و پرهیز از خلط آن با «کمون پسادیپوزی» تأکید می‌شود، زیرا این تمایز مستقیماً بر تفسیر داده‌ها و پیش‌بینی زمان ظهور اثر دارد. از منظر گیاهپزشکی و مدیریت تلفیقی آفات، دیپوز زمان‌بندی ظهور مراحل خسارت‌زا و پنجره‌های حساسیت به اعمال روشهای کنترلی را تعیین می‌کند؛ بنابراین مدل‌های فنولوژی آگاه از دیپوز و تلفیق آن‌ها با پایش میدانی می‌تواند زمان‌بندی مداخلات کنترلی را دقیق‌تر و در شرایط تغییر اقلیم، تصمیم‌گیری مدیریتی را واقع‌گرایانه‌تر سازد.

استناد: امیری، اعظم و بندانی، علیرضا (۱۴۰۴). دیپوز و تنظیم آن با سیگنال‌دهی اندوکراین در حشرات: از محرک‌های محیطی تا پیامدهای مدیریتی در گیاهپزشکی. نشریه دانش گیاهپزشکی ایران، ۵۶ (۱)، ۱-۲۳. DOI: <https://doi.org/10.22059/ijpps.2026.409902.1007105>



© نویسندگان.

DOI: <https://doi.org/10.22059/ijpps.2026.409902.1007105>

ناشر: مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران.

مقدمه

دیاپوز به‌عنوان یکی از مهم‌ترین برنامه‌های تاریخچه زیستی فصلی در حشرات شناخته می‌شود و به جمعیت‌های حشرات اجازه می‌دهد دوره‌های نامساعد مثل سرمای زمستان، خشکی تابستان، یا نبود میزبان را با ورود به یک وضعیت توقف رشدی تنظیم‌شده توسط دستگاه هورمونی پشت سر بگذارند؛ وضعیتی که با بازآرایی عمیق متابولیک همراه است. برخلاف تصور رایج، دیاپوز فقط «یک مکث ساده» در رشد و نمو حشره نیست بلکه دیاپوز یک مسیر ازپیش‌برنامه‌ریزی‌شده و ژنتیکی است که معمولاً شامل القای پیش‌دیاپوز، مرحله نگهداشت با سرکوب رشد یا تولیدمثل حشره و تغییرات مشخص در فیزیولوژی تنش، و سپس مرحله خاتمه یا فعال‌سازی مجدد است که در آن رشد یا فعالیت تولید مثلی حشره با آغاز شرایط مساعد، از سر گرفته می‌شود (Denlinger, 2023; Schebeck et al., 2024). از منظر اکوفیزیولوژی، دیاپوز محور اصلی راهبردهای خواب زیستی^۱ در حشرات است؛ زیرا فرایندهای حس کردن و تفسیر محرک‌های محیطی، تنظیم اندوکراین، مدیریت و تخصیص انرژی، و زمان‌بندی چرخه زندگی را به‌صورت یکپارچه به هم پیوند می‌دهد. مجموعه این ویژگی‌ها در کنار هم، بقا و در نهایت موفقیت تولیدمثلی را در شرایطی که محدودیت‌های فصلی حاکم است تعیین می‌کند (Wilsterman et al., 2021).

برای حشرات گیاه‌خوار، مسئله فقط «زنده‌ماندن» نیست؛ دیاپوز هم‌زمان یک سازوکار زمان‌سنجی^۲ است که چرخه زندگی حشره مانند شروع تغذیه لارو، ظهور حشره بالغ، یا آغاز تخم‌ریزی را با زمان فصلی مناسب گیاه میزبان هم‌راستا می‌کند. این هم‌راستایی در بسیاری از گونه‌ها، به‌ویژه گونه‌های یک‌نسلی^۳ یا گونه‌هایی با دیاپوز اجباری، می‌تواند بسیار دقیق باشد؛ زیرا هرگونه ناهماهنگی با فنولوژی میزبان ممکن است هزینه‌های قابل توجهی برای شایستگی^۴ ایجاد کند (Schebeck et al., 2024). بنابراین، دیاپوز مانند یک «دروازه فصلی» عمل می‌کند؛ وقتی رشد یا تولیدمثل در یک فصل ناسازگار و پرهزینه باشد، مسیرهای رشدی و تولیدمثلی را مهار می‌کند؛ و زمانی که نشانه‌های محیطی از بهبود دسترسی به منابع و مناسب شدن ریزاقلیم^۵ حکایت کنند، این مهار را تدریجاً برمی‌دارد (Denlinger, 2023).

از نظر سازوکارهای زیستی، تصمیم فصلی برای ورود به دیاپوز، نگهداشت آن، یا خاتمه‌دادن و بازگشت به رشد، از طریق سیگنال‌دهی اندوکراین و نورو-اندوکراین هماهنگ می‌شود. در بسیاری از گروه‌های حشرات، بروز دیاپوز با تغییرات هماهنگ در مسیرهای هورمون جوانی^۶ و اکدیستروئیدها و نیز با دگرگونی در مسیر سیگنال‌دهی انسولین/شبه‌انسولین^۷ همراه است؛ تغییراتی که تخصیص منابع را نه برای تولید مثل و رشد سریع بلکه به سمت ذخیره‌سازی، تحمل تنش و نگهداشت بلندمدت سوق می‌دهند. در نتیجه پیامد اکولوژیک چنین بازآرایی‌ای، یک بازتخصیص برنامه‌ریزی‌شده انرژی و ریسک است که حشره با کاهش نیازهای متابولیک و افزایش تحمل به سرما، خشکی یا کمبود منابع «زمان می‌خرد»، اما ظرفیت رشدی خود را برای فصل مناسب بعدی حفظ می‌کند (Amiri et al., 2012; Wilsterman et al., 2021; Denlinger, 2023).

از آنجا که زمان‌بندی دیاپوز به نشانه‌های محیطی (الگوهای نوری، الگوهای دمایی، و در برخی گونه‌ها سیگنال‌های تغذیه‌ای یا مرتبط با میزبان) وابسته است، دیاپوز یکی از مهم‌ترین نقاط تماس میان تغییر اقلیم و دگرگونی فنولوژی حشرات و برهم‌کنش‌های تغذیه‌ای (تروفیک) محسوب می‌شود. جمع‌بندی‌های اخیر نشان می‌دهند تغییر در رژیم‌های دمایی زمستان و افزایش نوسانات فصلی می‌تواند زمان‌بندی دیاپوز را جابه‌جا کند و در نتیجه بر خطر طغیان، گسترش دامنه پراکنش، و احتمال ناهماهنگی‌های فنولوژیک اثر بگذارد (Rahimi-Kaldehy et al., 2017; Rahimi-Kaldehy et al., 2018a; Schebeck).

1. ~~Dep~~ Metabolic Re-arrangement
2. ~~Domancy~~
3. ~~Timing~~ mechanism
4. ~~Univoltine~~
5. ~~Fitness~~
6. ~~Microclimate~~
7. Juvenile Hormone
8. Insulin/insulin-like signaling (IIS) pathway

(et al., 2024). در سامانه‌های جنگلی و کشاورزی، این تغییرات اهمیت ویژه دارند، چون گیاهان میزبان و حشرات الزاماً به محرک‌های اقلیمی به یک شکل پاسخ نمی‌دهند؛ بنابراین پیش‌بینی اینکه مراحل خسارت‌زا دقیقاً چه زمانی ظاهر می‌شوند و چه مدت دوام می‌آورند دشوارتر می‌شود (Bracalini et al., 2024). نکته مهم این است که پیشرفت‌های مبتنی بر سازوکار در سال‌های اخیر، امکان پیش‌بینی‌های واقع‌گرایانه‌تر را فراهم کرده است بعنوان مثال یک چارچوب کمی برای «پیشرفت دیاپوز وابسته به دما» نشان می‌دهد چگونه شرایط زمستانی می‌تواند سرعت پیشروی فرایندهای درونی دیاپوز را شکل دهد و در نهایت زمان بندی بهاره را در مواجهه با محیط‌های حرارتی جدید تغییر دهد (Bandani & Farahani, 2024; von Schmalensee et al., 2024).

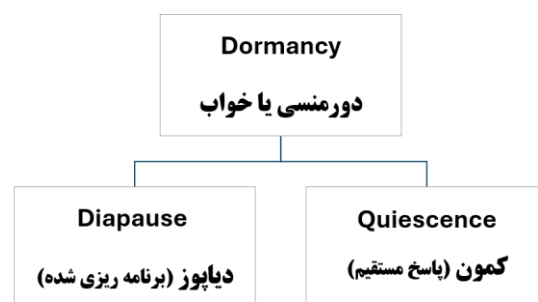
مفاهیم و تعاریف پایه

تعریف دیاپوز و ویژگی‌های اصلی

در تعریف فیزیولوژیک رایج، دیاپوز یک «برنامه رشدی/تکاملی جایگزین» و از پیش برنامه‌ریزی شده است که در یک مرحله مشخص از چرخه زندگی (تخم، لارو/پوره، شفیره یا بالغ) به صورت توقف رشد یا توقف بلوغ/تولیدمثل بروز می‌کند و معمولاً با سرکوب متابولیسم، افزایش تحمل تنش (مثلاً سرما/گرما، خشکی) و بازآرایی بودجه انرژی همراه است (Denlinger, 2002; Denlinger, 2023). نکته کلیدی این است که در بسیاری از گونه‌ها، حفظ دیاپوز الزاماً به تداوم شرایط نامساعد لحظه‌ای وابسته نیست؛ بلکه از یک نقطه تصمیم‌ی یا پنجره حساس عبور می‌کند که در آن، نشانه‌های فصلی قابل اعتماداً عمدتاً فتوپریود و یا دما مسیر رشدی را به سمت دیاپوز تغییر می‌دهند (Denlinger, 2002; Tougeron, 2019).

چارچوب «فازهای اکوفیزیولوژیک دیاپوز» کمک می‌کند دیاپوز را به صورت یک فرایند مرحله‌ای ببینیم که شامل **القاء آماده‌سازی، شروع، نگهداری، پایان** و در بسیاری از موارد کمون پسادیاپوزی^۱ است. این فازبندی نشان می‌دهد که ممکن است یک حشره از نظر بیرونی «بی‌حرکت» به نظر برسد، اما از نظر مولکولی و فیزیولوژیک در حال «پیشرفت درون‌زاد» در مسیر پایان دیاپوز باشد (Košťál, 2006; Košťál et al., 2017). شواهد ترنسکریپتومی نیز از همین دیدگاه پشتیبانی می‌کند و نشان می‌دهد الگوی بیان ژن‌ها^۲ در فازهای مختلف دیاپوز به طور کیفی و کمی تغییر می‌کند؛ بنابراین به «دیاپوز» یک سندروم چندبعدی نه صرفاً یک توقف رشد گفته میشود (Košťál et al., 2017). در همین چارچوب، اصطلاح «سندروم دیاپوز» به مجموعه هم‌بسته‌ای از ویژگی‌ها اشاره دارد که می‌تواند شامل سرکوب رشد/تولیدمثل، تنظیم مجدد متابولیسم و ذخایر انرژی، تغییرات رفتاری (مانند کاهش فعالیت یا جست‌وجوی میزبان) و افزایش تحمل تنش باشد؛ با این حال شدت و ترکیب این مؤلفه‌ها بین گونه‌ها و حتی بین جمعیت‌ها متفاوت است (Tougeron, 2019; Denlinger, 2023). خلاصه شماتیک از این مراحل در شکل ۱ ارائه شده است.

1. Decision point
2. Token cues
3. induction
4. preparation
5. initiation
6. maintenance
7. termination
8. post-diapause quiescence
9. Gene expression Signature



شکل ۱. اصطلاحات مربوط به دورمنسی یا خواب زیستی.

اصطلاحات نزدیک و تمایزها

در یک سطح کلی، یا خواب زیستی^۱ مفهومی گسترده است که هر نوع کاهش برگشت‌پذیر فعالیت و رشد را شامل می‌شود و دیابوز یکی از انواع «دورمنسی‌های برنامه‌ریزی‌شده» است (شکل ۲). چارچوب‌های اکوفیزیولوژیک جدید در زیست‌شناسی جانوری پیشنهاد می‌کنند که خواب زیستی را نه صرفاً بر اساس فصل یا ظاهر رفتاری بلکه بر اساس منطق تنظیمی (درون‌زاد/برون‌زاد)، محرک‌های آغازگر، و روند پیشرفت درونی تعریف کنیم، (Wilsterman et al., 2021). این نگاه به‌صورت مستقیم به ادبیات حشره‌شناسی هم قابل انتقال است و از سردرگمی میان دیابوز و سایر توقف‌ها می‌کاهد.

دو اصطلاح زمستان‌گذرانی^۲ و تابستان‌گذرانی^۳ در اصل بیشتر یک نام‌گذاری فصلی برای «اجتناب از شرایط نامساعد زمستان/تابستان» هستند تا اشاره به یک واحد. در حشرات، حالتی که به‌طور غیررسمی زمستان‌گذرانی یا تابستان‌گذرانی نامیده می‌شود، اگر برنامه‌ریزی‌شده و دارای نقطه تصمیم باشد **دیابوز است** و اگر عمدتاً پاسخ مستقیم و سریع به شرایط نامساعد لحظه‌ای باشد **کوايسنس** یا **کمون** نامیده می‌شود. بنابراین در نوشتار علمی دقیق‌تر این است که به‌جای به‌کارگیری hibernation/aestivation به‌تنهایی، از اصطلاحات مشخص‌تری مثل دیابوز زمستانه **hibernal diapause** یا دیابوز تابستانه **aestival diapause** استفاده شود؛ البته در صورتی که شواهد کافی برای برنامه‌ریزی درون‌زاد و ماهیت دیابوزی این توقف وجود داشته باشد (Košťál et al., 2017).

اصطلاح **توقف/بازایست**^۴ نیز عمدتاً توصیفی است؛ یعنی رشد/تکوین یا تولیدمثل متوقف شده است. **توقف/بازایست** می‌تواند پیامد دیابوز باشد، یا پیامد کوايسنس، یا حتی حاصل اثرات استرس‌های شدید (مثلاً سوءتغذیه یا سمیت) که الزاماً ماهیت فصلی و برنامه‌ریزی‌شده ندارند. به همین دلیل، پیشنهاد عملی این است که در کنار واژه **توقف/بازایست**، حتماً نوع **توقف و معیارهای تشخیصی** ذکر شود (Denlinger, 2002; Košťál, 2006).

تفاوت دیابوز با کمون

تفکیک دقیق «دیابوز» از کمون^۵ یک موضوع صرفاً اصطلاح‌شناختی نیست؛ بلکه مستقیماً بر طراحی آزمایش، تفسیر داده‌های فیزیولوژیک/اندوکراین و حتی تصمیم‌های مدیریتی در کنترل آفات اثر می‌گذارد. در ادبیات حشره‌شناسی، هر دو پدیده

1. Dormancy
2. Hibernation
3. Aestivation
4. Arrest
5. quiescence

می‌توانند به شکل «توقف رشد، توقف دگردیسی، یا توقف تولیدمثل» دیده شوند، اما منطق تنظیمی و پیامدهای زیستی آن‌ها متفاوت است (Denlinger, 2002; Tougeron, 2019; Denlinger, 2023).

کوایسنس/کمون چیست؟

کوایسنس نوعی «کمون» یا dormancy کوتاه‌مدت و عمدتاً برون‌زاد^۱ است که به‌صورت پاسخ مستقیم به یک عامل نامساعد محیطی رخ می‌دهد؛ برای مثال افت ناگهانی دما، خشکی شدید، یا نبود فوری منابع می‌تواند به‌سرعت رشد یا فعالیت را متوقف کند و با بازگشت شرایط مساعد، این توقف نیز معمولاً سریع رفع می‌شود (Diniz et al., 2017). در این تعریف، «محرک» و «نگهدارنده» توقف همان عامل محیطی نامساعد است و به همین دلیل، کوایسنس یک برنامه فصلی از قبل پیش‌بینی شده نیست و بیشتر یک پاسخ انعطاف‌پذیر و کوتاه‌مدت به نوسانات شرایط است. در مقابل، دیاپوز معمولاً یک برنامه درون‌زاد^۲ و مرحله‌اختصاصی است که با نشانه‌های فصلی قابل اعتماد (به‌ویژه فتوپریود و سپس دما) القا می‌شود و می‌تواند حتی در حضور شرایط نسبتاً مناسب نیز برای مدتی ادامه یابد، زیرا بخشی از مسیر «برنامه‌ریزی‌شده» چرخه زندگی است (Denlinger, 2002; Denlinger, 2023). بنابراین در عمل، کوایسنس را می‌توان «توقف واکنشی» و دیاپوز را «توقف از پیش‌برنامه‌ریزی‌شده/پیش‌بینانه» دانست، هرچند در برخی گونه‌ها مرزها می‌تواند طیفی و وابسته به زمینه باشد (Tougeron, 2019).

معیارهای عملی برای تفکیک دیاپوز از کوایسنس

(الف) منشأ توقف: پاسخ مستقیم به شرایط نامساعد در برابر برنامه درونی معیار اصلی در تفکیک این دو حالت، این است که آیا توقف رشد/تولیدمثل صرفاً با عامل نامساعد محیطی توضیح داده می‌شود یا این که یک «تصمیم فیزیولوژیک» پیشین مسیر رشدی را به سمت دیاپوز هدایت کرده است. در دیاپوز، معمولاً مشاهده می‌شود که نشانه‌های فصلی (مانند فتوپریود یا دوره نوری) در یک پنجره حساس، مسیر رشدی را تغییر می‌دهند و پس از آن، حتی با بهبود کوتاه‌مدت شرایط، خروج فوری رخ نمی‌دهد (Denlinger, 2002; Denlinger, 2023). در کوایسنس، برعکس، اگر عامل محدودکننده حذف شود، انتظار می‌رود رشد/فعالیت بازگردد (Diniz et al., 2017).

(ب) برگشت‌پذیری: خروج سریع در برابر نیاز به طی شدن فازهای تنظیمی از نظر آزمایشگاهی، یکی از آزمون‌های کلاسیک این است که افراد «متوقف‌شده» را به شرایط کاملاً مساعد منتقل کنیم (فتوپریود، دما، رطوبت، غذا و...) و سرعت بازگشت به رشد/تولیدمثل سنجیده شود. در کوایسنس معمولاً بازگشت سریع است، اما در دیاپوز ممکن است نیاز به گذر از فازهای تنظیمی، کاهش «شدت دیاپوز»، یا حتی دریافت یک تاریخچه دمایی مشخص (مثلاً سرمادهی برای برخی گونه‌ها) وجود داشته باشد؛ لذا تأخیر قابل توجهی در ازسرگیری رشد دیده می‌شود (Košťál, 2006; Denlinger, 2023). چارچوب «فازهای اکوفیزیولوژیک دیاپوز» دقیقاً به همین دلیل ارزشمند است. این چارچوب نشان می‌دهد کمون ظاهری می‌تواند با فرایندهای درونی تدریجی همراه باشد و پایان دیاپوز یک رویداد لحظه‌ای نیست (Košťál, 2006; Košťál et al., 2017).

(ج) وضعیت فیزیولوژیک/اندوکراین: تغییرات پایدار هورمونی و متابولیک در دیاپوز هرچند «هیچ نشانگر واحدی» برای همه حشرات وجود ندارد، اما دیاپوز معمولاً با یک بسته تغییرات پایدارتر در فیزیولوژی همراه است مانند تنظیم مجدد (بازآرایی) بودجه انرژی، سرکوب متابولیک، و تغییرات اندوکراین/نورواندوکراین که با توقف رشد یا توقف تولیدمثل سازگار است (Denlinger, 2002; Denlinger, 2023). در مقابل، کوایسنس ممکن است بیشتر بازتاب یک افت عملکردی کوتاه‌مدت باشد که با حذف عامل تنش، بدون نیاز به بازآرایی عمیق اندوکراین رفع می‌شود (Diniz et

1. exogenous
2. endogenous
3. decision point

(al., 2017). از منظر عملی، ترکیب شاخص‌ها (مثلاً نرخ تنفس/متابولیسم، وضعیت رشد/تولیدمثل، و نشانگرهای مولکولی- ترنسکریپتومی) معمولاً برای تمایز مطمئن‌تر از اتکا به یک شاخص منفرد توصیه می‌شود (Košťál et al., 2017; Tougeron, 2019).

کوایسنس پسادیابوز

یکی از مهم‌ترین منابع ابهام و خطا، پدیده کوایسنس پسادیابوز است. در این حالت، برنامه درون‌زاد دیابوز عملاً پایان یافته (یا دست‌کم وارد فاز پایانی شده است)، اما فرد هنوز به دلیل نامناسب بودن شرایط بیرونی مثل دمای پایین، کمبود غذا یا ریزاقلیم نامساعد نمی‌تواند فعالیت یا رشد را از سر بگیرد. بنابراین حشره از نظر ظاهری همچنان «ساکن» و شبیه فرد در دیابوز دیده می‌شود، در حالی که از نظر فیزیولوژیک در مرحله‌ای متفاوت از دیابوز واقعی قرار دارد. (Košťál, 2006) این تمایز برای پژوهش و نیز مدیریت آفات اهمیت مستقیم دارد؛ چون اگر سکون ظاهری را به اشتباه دیابوز فرض کنیم، پیش‌بینی زمان ظهور و زمان‌بندی عملیات کنترل (مثلاً تعیین پنجره حساسیت) می‌تواند خطا داشته باشد. از سوی دیگر، داده‌های ترنسکریپتومی نشان می‌دهند که فازهای دیابوز و پسادیابوز معمولاً امضای مولکولی متفاوتی دارند؛ بنابراین با به‌کارگیری چند نشانگر (رفتاری، فیزیولوژیک/اندوکراین و مولکولی) می‌توان این ابهام را کاهش داد و وضعیت واقعی فرد را دقیق‌تر تشخیص داد (Košťál et al., 2017). به عبارتی می‌توان گفت این تفکیک‌های مفهومی (دیابوز، کوایسنس و کوایسنس پسادیابوز) فقط نظری نیستند؛ زیرا مستقیماً تعیین می‌کنند زمان ظهور و پنجره‌های حساسیت به کنترل چگونه پیش‌بینی شود و مداخلات IPM در چه زمانی بیشترین اثربخشی را داشته باشند.

چرا دیابوز برای مدیریت آفات مهم است؟

از دیدگاه مدیریت تلفیقی آفات (IPM)، دیابوز اغلب همان عاملی است که باعث شکست برنامه‌های مدیریت مبتنی بر زمان‌بندی ثابت^۱ و نه مبتنی بر پایش/آستانه می‌شود. بسیاری از آفات کلیدی، زمستان‌گذرانی^۲ یا تابستان‌گذرانی^۳ را در مراحل انجام می‌دهند که هدف‌گیری آنها دشوار است (مثل لاروهای خاکزی، شفیره‌های دیابوزی، یا بالغ‌های پناه‌گرفته در شکاف‌ها و بقایای گیاهی) و سپس ظهور را طوری همزمان می‌کنند که مراحل حساس و آسیب‌پذیر در بازه‌های کوتاه اما قابل‌پیش‌بینی رخ دهند. اگر مداخله کنترل دقیقاً روی این پنجره زمانی انجام نشود، کارایی کنترل کاهش یافته و رشد جمعیت می‌تواند در ادامه به سرعت تشدید شود. به همین دلیل است که ابزارهای فنولوژی-به‌ویژه مدل‌های درجه-روز^۴ و مدل‌های آگاه از دیابوز برای تصمیم‌گیری‌های عملی در مدیریت آفات حیاتی‌اند. این مدل‌ها تاریخچه آب‌وهوا و فصل را به برآوردهای قابل اقدام درباره زمان وقوع مراحل رشدی تبدیل می‌کنند (Ebbenga et al., 2022).

پژوهشهای جدید نشان می‌دهد پیش‌بینی‌های کاربردی را می‌توان با پیوند مستقیم فنولوژی مبتنی بر دیابوز با داده‌های پایش میدانی^۵ تقویت کرد. برای مثال، ترکیب داده‌های بلندمدت تله‌ها با مدل‌های «ظهور تجمعی» می‌تواند پیش‌بینی زمان مناسب برای مبارزه با آفت را ممکن کند و تصمیم‌ها را از حالت صرفاً تقویمی به سمت تصمیم‌های «مرحله‌محور و مبتنی بر فراوانی» ببرد (Rincon et al., 2024). همچنین، مدل‌های فرایندی فنولوژی/تعداد نسل‌ها^۶ که به‌طور صریح «دیابوز اختیاری» و فنولوژی گیاه (مثل زمان جوانه‌زنی) را وارد می‌کنند، نسبت به مدل‌های صرفاً دما-محور رشد، تصویر واقعی‌تری از همزمانی آفت-میزبان ارائه می‌دهند و در فصل‌های متغیر، استنباط مدیریتی را دقیق‌تر می‌کنند (Pollard et al., 2020). در مجموع،

1. calendar-based
2. Hibernation
3. Aestivation
4. Degree day
5. Field Monitoring
6. Voltinism

دیاپوز در نقطه تلاقی زیست‌شناسی فصلی و تصمیم‌گیری مدیریتی قرار دارد. دیاپوز تعیین می‌کند آفات «چه زمانی بازمی‌گردند»، پنجره‌های خطر تا چه حد فشرده و قابل هدف‌گیری‌اند، و زمان‌بندی جمعیت تا چه اندازه به گرم‌شدن هوا و تغییر فنولوژی میزبان حساس است.

انواع دیاپوز

دسته‌بندی «انواع دیاپوز» صرفاً یک تقسیم‌بندی اصطلاحی نیست؛ بلکه به ما کمک می‌کند بفهمیم یک آفت چه زمانی وارد توقف رشدی/تولیدمثلی می‌شود، کدام مرحله را برای بقا انتخاب می‌کند، و با چه منطق فیزیولوژیک و تکاملی چرخه زندگی خود را با فصل‌ها همگام می‌سازد. از دیدگاه فیزیولوژی، دیاپوز یک برنامه درونی تنظیم‌شده است که معمولاً قبل از رسیدن شرایط نامساعد فعال می‌شود و با تغییرات پایدار در متابولیسم، بیان ژن، کارکردهای اندوکرین و در بسیاری موارد با «سندروم دیاپوز» (مجموعه‌ای از ویژگی‌های همراه مانند کاهش مصرف انرژی، تغییر الگوی ذخیره‌سازی حامل‌های انرژی و افزایش تحمل تنش) همراه است (Denlinger, 2002; Košťál, 2006; Hahn & Denlinger, 2011). در ادامه، چهار محور رایج برای طبقه‌بندی انواع دیاپوز مرور می‌شود.

دیاپوز اجباری

در دیاپوز اجباری، ورود به دیاپوز برای یک مرحله رشدی مشخص از نظر ژنتیکی «تقریباً اجتناب‌ناپذیر» است و حتی در شرایط محیطی ظاهراً مناسب نیز رخ می‌دهد. این راهبرد معمولاً با تک‌نسلی بودن یا چرخه‌های طولانی‌تر و «دیاپوز طولانی» هم‌راستا می‌شود و نوعی تضمین برای هم‌زمانی دقیق با پنجره‌های کوتاه مناسب رشد/تولیدمثل در محیط‌های فصلی است (Numata & Shintani, 2023). نکته مهم این است که «اجباری بودن» به معنای بی‌تأثیر بودن کامل محیط نیست؛ بلکه در بسیاری از گونه‌ها، محیط بیشتر شدت، مدت یا آهنگ «توسعه دیاپوز» را تعدیل می‌کند، و بر اصل ورود به آن تأثیر ندارد (Košťál, 2006; Numata & Shintani, 2023). از نظر کاربردی در مدیریت آفات، گونه‌های دارای دیاپوز اجباری معمولاً زمان‌بندی ظهور قابل‌پیش‌بینی‌تری دارند، اما همین پیش‌بینی‌پذیری می‌تواند با تغییر اقلیم (گرمایش، تغییر الگوی زمستان‌ها) دچار اختلال شود؛ زیرا سرعت «پیشروی فازهای دیاپوز» و زمان خروج می‌تواند به دما و طول دوره سرما وابسته باشد (Košťál, 2006; Numata & Shintani, 2023). خلاصه‌ای از ویژگی‌های دیاپوز اجباری و اختیاری در جدول ۱ مقایسه شده است.

1. Obligatory diapause
2. univoltinism

جدول ۱. انواع دیاپوز در حشرات.

نوع	تعریف و ویژگی شاخص	نشانه‌های فیزیولوژیک/اندوکراین رایج	پیامدهای کاربردی در مدیریت آفات	مثال‌های گزارش شده	منبع
دیاپوز اجباری (Obligatory)	ورود به دیاپوز به‌عنوان جزء ثابت چرخه زندگی؛ حتی در شرایط ظاهراً مساعد هم رخ می‌دهد (اغلب در گونه‌های یک‌نسلی/کم‌نسلی)	تغییرات اندوکراین و متابولیک پایدار، بازآرایی پایدار متابولیسم و محورهای هورمونی؛ زمان‌بندی خروج معمولاً نیازمند گذر «فازهای تنظیمی» است	پیش‌بینی‌پذیری بالا؛ زمان‌بندی پایش/کنترل را می‌توان بر اساس فنولوژی و فازهای دیاپوز تنظیم کرد	دیاپوز شفیرگی اجباری در <i>Rhagoletis cerasi</i>	Moraiti et al, 2020; Numata & Shintani 2023
دیاپوز اختیاری (Facultative)	تصمیم ورود وابسته به سیگنال‌های محیطی (فتوپریود، دما، کیفیت غذا، تراکم) و دارای انعطاف فنولوژیک	تغییرات اندوکراین و متابولیک پایدار اما «وابسته به آستانه‌ها»؛ حساس به تغییر اقلیم/نور مصنوعی	ریسک عدم قطعیت بالاتر؛ نیاز به مدل‌سازی/پایش دقیق سیگنال‌های محیطی برای زمان‌بندی کنترل	دیاپوز تولیدمثلی بالغ در <i>Drosophila</i> (وابسته به سرما+روز کوتاه)	Kurogi et al. 2023; Numata & Shintani 2023

۱

دیاپوز اختیاری

دیاپوز اختیاری زمانی رخ می‌دهد که القای دیاپوز حالت انعطاف‌پذیری (پلاستیسیته) داشته باشد؛ یعنی بسته به نشانه‌های محیطی (به‌ویژه فتوپریود و دما) بخشی از جمعیت وارد دیاپوز شود و بخشی دیگر مسیر رشد/تولیدمثل را ادامه دهد. این نوع دیاپوز معمولاً با چندنسلی بودن بالقوه^۲ و انعطاف‌پذیری فنولوژیک مرتبط است و اجازه می‌دهد گونه در سال‌های مناسب نسل اضافی تولید کند یا در سال‌های پرریسک، زودتر وارد توقف شود (Numata & Shintani, 2023). از دیدگاه فیزیولوژیک، تفاوت کلیدی در این است که در دیاپوز اختیاری، «نقطه تصمیم» به شدت به پردازش نشانه‌های محیطی وابسته است و بنابراین تغییرات کوچک در طول روز/دما می‌تواند نسبت افراد دیاپوز یا غیردیاپوز را تغییر دهد (Denlinger, 2002; Košťál, 2006). از منظر مدیریت آفات، همین انعطاف‌پذیری می‌تواند باعث شکست برنامه‌های کنترل زمان‌محور شود؛ چون پنجره ظهور و اوج فعالیت ممکن است بین سال‌ها یا حتی بین زیستگاه‌های نزدیک تغییر کند (Numata & Shintani, 2023).

تقسیم‌بندی بر اساس مرحله زندگی

یکی از عملی‌ترین طبقه‌بندی‌ها، تعیین مرحله‌ای است که دیاپوز در آن رخ می‌دهد. شواهد نشان می‌دهد دیاپوز می‌تواند در هر مرحله‌ای اتفاق بیفتد، اما معمولاً برای هر گونه در مرحله خاصی از زندگی رخ می‌دهد (Denlinger, 2002; Numata & Shintani, 2023):

دیاپوز تخم^۳: توقف رشد جنینی یا توقف در مراحل اولیه تکوین که با عدم تفریح همراه است. این نوع دیاپوز می‌تواند با سازوکارهای مادری، سیگنال‌های فتوپریود و تنظیمات اندوکراین/متابولیک مرتبط باشد (Denlinger, 2002; Košťál, 2006; Rahimi-Kaldehy et al., 2018b).

^۱ Facultative diapause^۲ multivoltinism^۳ Stage-Specific Diapause^۴ Embryonic/Egg diapause

دیاپوز لاروی: در برخی گونه‌ها توقف رشد واقعی رخ می‌دهد، اما در برخی دیگر اکدیز ایستایا کندشدن شدید رشد دیده می‌شود؛ یعنی مرز بین «کندی رشدی وابسته به فصل» و دیاپوز کلاسیک همیشه کاملاً مشخص و متمایز نیست (Numata & Shintani, 2023).

دیاپوز شفیرگی^۲: نمونه‌های متعددی در حشرات با دگردیسی کامل دیده می‌شود که خروج از دیاپوز می‌تواند به طول دوره سرمایی و نیز فتوپریود حین سرما حساس باشد. برای مثال در مگس گیلاس اروپایی *Rhagoletis cerasi* (تک‌نسلی)، دیاپوز اجباری در مرحله شفیرگی رخ می‌دهد و فتوپریود طی دوره سرمادهی می‌تواند هم بر پایان دیاپوز و هم بر رشد پسادیپوز اثر بگذارد (Moraiti et al., 2020).

دیاپوز بالغ: در بسیاری از گونه‌ها، بالغ‌ها ممکن است فعالانه جابه‌جا شوند یا تغذیه محدود داشته باشند، اما دارای دیاپوز هستند بنابراین محور اصلی توقف، سرکوب تولیدمثل است مانند سن گندم (Numata & Shintani, 2023). چند نمونه شاخص از دیاپوز در مرحله خاص از زندگی حشرات، در جدول ۲ خلاصه شده است.

جدول ۲. نمونه‌هایی از دیاپوز مرحله‌ویژه بر اساس مرحله خاصی از زندگی حشره.

نوع دیاپوز	گونه	نکته کلیدی	منبع
تخم	<i>Aedes albopictus</i>	آغاز دیاپوز در مرحله فارات داخل تخم	Lacour et al., 2014
لاروی	<i>Chymomyza costata</i>	دیاپوز لاروی زمستانه؛ القای فتوپریودی	Koštal et al., 2000
شفیرگی	<i>Rhagoletis cerasi</i>	دیاپوز اجباری در شفیرگی؛ فتوپریود در سرمایش بر پایان دیاپوز اثر دارد و رطوبت بر رشد پسازمستانی	Moraiti et al., 2020
بالغ	<i>Culex pipiens</i>	توقف رشد تخمدان در دیاپوز بالغ؛ نقش مسیر insulin signaling/FOXO	Sim & Denlinger, 2008
بالغ	<i>Eurygaster integriceps</i>	دیاپوز تولیدمثلی اجباری	Alborzi et al., 2025

دیاپوز تولیدمثلی در برابر دیاپوز رشدی/ تکاملی

در دیاپوز رشدی/ تکاملی (معمولاً در تخم/ لارو/ شفیره)، تمرکز بر توقف یا کندشدن برنامه‌های تکوینی و متابولیسم مرتبط با دگردیسی/ رشد است (Koštal, 2006).

در دیاپوز تولیدمثلی (اغلب در بالغ)، حشره ممکن است از نظر رفتاری زنده و حتی متحرک باشد، اما دستگاه تولیدمثلی (رشد تخمدان/ اسپرماتوژنز، جفت‌گیری، تخم‌گذاری) سرکوب می‌شود. از نظر اندوکراین و انرژی، این نوع دیاپوز معمولاً با بازتخصیص منابع از تولیدمثل به بقا و تحمل تنش همراه است (Hahn & Denlinger, 2011; Numata & Shintani, 2023).

جدول ۳ مقایسه خلاصه‌ای از انواع دیاپوز ارائه می‌دهد. این چارچوب کمک به درک این مسئله می‌کند که چرا یک آفت در مزرعه «ناگهان ناپدید می‌شود» یا چرا زمان‌بندی کنترل در برخی سال‌ها شکست می‌خورد.

¹ Ecdysis Stasis

² Pupal diapause

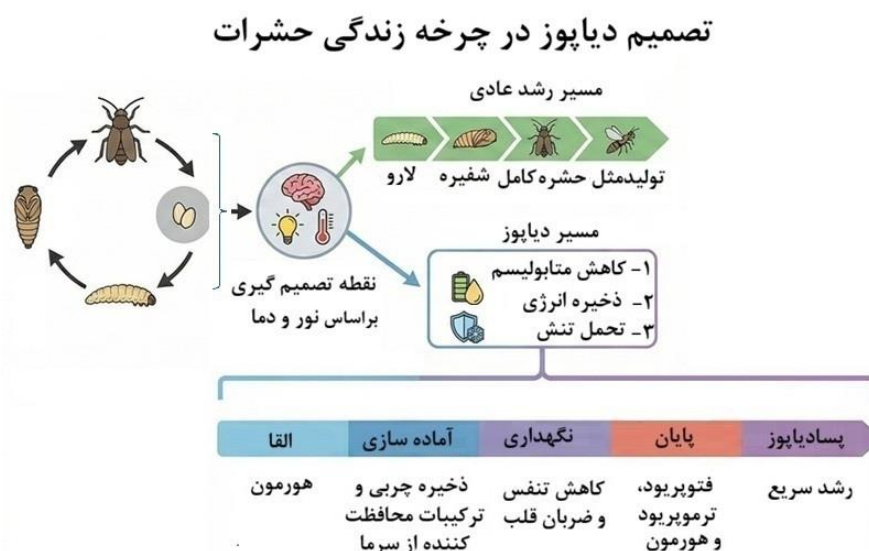
جدول ۳. انواع دیاپوز در مراحل مختلف زندگی حشرات.

نوع دیاپوز	تعریف و ویژگی شاخص	نشانگرهای فیزیولوژیک/اندوکرین رایج	پیامدهای کاربردی در مدیریت آفات	مثال	منبع
دیاپوز تخم (Egg Diapause)	توقف برنامه‌ریزی شده رشد جنینی؛ اغلب تحت کنترل مادری/سیگنال‌های دما-فتوپریود. (در برخی مدل‌ها شامل دیاپوز جنینی است)	بازآرایی مسیرهای انرژی/اکسیداتیو و سیگنالینگ‌های مرتبط با رشد	تمرکز کنترل روی حشرات مادری و زمان تخم‌ریزی؛ زمان‌بندی کنترل تخم و پیش‌بینی خروج.	<i>Bombyx mori</i> (تنظیم مادری)؛ <i>Aedes albopictus</i> دیاپوز جنینی.	Batz et al., 2020; Gong et al., 2020; Tsuchiya et al., 2021; Chen et al., 2022
دیاپوز لاروی (Larval Diapause)	توقف رشد در مرحله لاروی؛ عمل کردن به عنوان «یل» برای گذر فصل نامساعد.	کاهش رشد و تغییرات پایدار در شاخص‌های متابولیک/پایداری زیستی؛ آثار دیرپا بر ویژگی‌های بزرگسالی گزارش شده است.	می‌تواند زمان ظهور حشرات کامل را عقب بیندازد و پنجره‌های کنترل را جابه‌جا کند.	<i>Nasonia vitripennis</i> پیامدهای دیرپای آن بر ویژگی‌های پسادیپوز.	Foley et al., 2025
دیاپوز شفیریگی (Pupal Diapause)	توقف در مرحله شفیره/پوپا؛ رایج در حشرات کامل‌دگرذیسی؛ اغلب با پاسخ به فتوپریود/دما.	تعامل محور اکدیستروئیدها با شبکه ژنی گذار شفیره-حشره کامل؛ مشارکت IIS/FOXO.	پیش‌بینی خروج و «همزمانی ظهور» برای کنترل آفات زمستان‌گذران بسیار مهم است.	<i>Antheraea pernyi</i> یا ۲۰E/دستکاری فتوپریود؛ نمونه‌های متعدد در Noctuidae.	Du et al., 2022; Denlinger, 2002/2023
دیاپوز بالغ (Adult Diapause)	توقف یا کندی فعالیت‌های رشدی/تولیدمثلی در بالغ؛ معمولاً همراه با تغییرات رفتاری و ذخیره انرژی.	کاهش/مهار مسیرهای هورمونی مرتبط با تولیدمثل (مانند سیگنالینگ JH در برخی مدل‌ها)؛ افزایش تحمل استرس.	مستقیم‌ترین ارتباط با «مدیریت آفات»؛ هدف‌گیری «مهاجرت به پناهگاه» و «خروج از دیاپوز» برای کنترل.	<i>Drosophila melanogaster</i> (دیاپوز تولیدمثلی)؛ <i>Leptinotarsa decemlineata</i> .	Evans et al., 2023; DiVito Evans et al., 2023; Kurogi et al., 2023
دیاپوز تولیدمثلی (Reproductive Diapause)	بلوغ تخمدان/بیضه و تولیدمثل متوقف یا کند می‌شود؛ فرد بالغ زنده می‌ماند و منابع ذخیره می‌کند.	کاهش فعالیت محورهایی هورمونی تولیدمثل؛ تغییرات ذخایر انرژی/لیپید؛ مشارکت IIS/FOXO و ژن‌های سوخت‌وساز.	مهم برای زمان‌بندی کنترل بالغ‌ها (قبل از خروج از دیاپوز و شروع تخم‌ریزی)؛ کاهش ریسک طغیان بهاری.	<i>D. melanogaster</i> (تنظیمات ایپیزنتیک)؛ <i>Culex pipiens</i> .	Sim & Denlinger, 2008; Kurogi et al., 2023; Alborzi et al., 2025
دیاپوز رشدی/تکاملی (Developmental Diapause)	توقف «رشد/دگرذیسی» در یک مرحله مشخص (تخم/لاروی/شفیریگی)؛ مسیر جایگزین رشد مستقیم.	سرکوب رشد و بازتنظیم متابولیسم؛ همگرایی روی صرفه‌جویی انرژی و افزایش مقاومت.	باعث تغییر زمان ظهور نسل بعدی می‌شود؛ در مدل‌سازی فنولوژی و پیش‌بینی طغیان اهمیت دارد.	<i>Curculio sikkimensis</i> دیاپوز لاروی طولانی مدت	Numata & Shintani, 2023; Sweet & Hu, 2025
دیاپوز پیش‌شفیره‌ای/مادری (Prepupal/Maternal Origin)	توقف رشد در مرحله پیش‌شفیره یا دیاپوز ناشی از تنظیم مادری.	نقش JH در تنظیم مادری تصمیم دیاپوز؛ بازآرایی متابولیکی/هورمونی.	کاربرد مستقیم در کنترل زیستی/پرورش انبوه، زمان‌بندی شکستن دیاپوز و رهاسازی	<i>Nasonia vitripennis</i> (تنظیم مادری)؛ <i>Megachile rotundata</i> .	Mukai et al., 2022; Santos et al., 2025

فازهای اکوفیزیولوژیک دیاپوز

مفهوم «فازهای اکوفیزیولوژیک دیاپوز» یکی از منسجم‌ترین چارچوب‌ها برای سامان‌دهی ادبیات دیاپوز است، زیرا نشان می‌دهد دیاپوز یک وضعیت ایستا و یک مرحله‌ای نیست، بلکه یک مسیر مرحله‌مند است که در آن، حشره از «تصمیم» تا «بازگشت به رشد/تولیدمثل» از چند ایستگاه فیزیولوژیک و اکولوژیک عبور می‌کند. این چارچوب ابتدا برای کاهش ابهام‌های اصطلاحی و توضیح اینکه چرا افراد «از بیرون مشابه» می‌توانند از نظر درونی در وضعیت‌های کاملاً متفاوت باشند مطرح شد و سپس با داده‌های ترنسکرپتومی تقویت گردید (Košťál, 2006; Košťál et al., 2017). از منظر کاربردی، مزیت اصلی این رویکرد آن است که پژوهشگر را مجبور می‌کند «شاخص‌های مرحله‌ای» انتخاب کند (مثلاً معیارهای

هورمونی/متابولیک/مولکولی) و از خلط دیابوز با کواپسنس یا صرفاً کندشدن رشد جلوگیری شود (Denlinger, 2002; Denlinger, 2023) (شکل ۲).



شکل ۲. تصمیم دیابوز در چرخه زندگی حشرات.

القا^۱

القای دیابوز مرحله‌ای است که در آن، فرد یا نسل در «پنجره حساس» خود نشانه‌های فصلی را دریافت و پردازش می‌کند و مسیر رشد/تولیدمثل به سمت دیابوز تغییر می‌یابد. در بسیاری از حشرات، فتوپریود (به‌ویژه طول شب) مهم‌ترین نشانه‌ی پیش‌بینانه است و دما، کیفیت غذا و سایر عوامل اغلب نقش تعدیل‌کننده یا کمک‌کننده دارند (Denlinger, 2002). در این فاز، آنچه اهمیت دارد «تصمیم» است؛ یعنی حتی اگر شرایط نامساعد هنوز به اوج نرسیده باشد، مسیر فیزیولوژیک به سمت آماده‌سازی برای توقف برنامه‌ریزی شده حرکت می‌کند. از نظر مفهومی، القا نقطه‌ای است که تفاوت دیابوز با واکنش‌های کوتاه‌مدت (مانند کواپسنس) بیشترین وضوح را دارد، زیرا در دیابوز، ورودی یک برنامه درونی فعال می‌شود و صرفاً نتیجه‌ی یک محدودیت لحظه‌ای نیست (Denlinger, 2002; Košťál, 2006).

آماده‌سازی^۲

آماده‌سازی مجموعه‌ای از تغییرات پیش‌دستانه است که «هزینه‌های آینده» را کاهش می‌دهد که اینها شامل ذخیره‌سازی انرژی (به‌ویژه لیپیدها در بسیاری از گونه‌ها)، بازتنظیم متابولیسم، و آماده‌سازی سامانه‌های تحمل تنش است. اگرچه شدت و الگوی این تغییرات وابسته به گونه (گونه-ویژه)^۳ است. مدیریت منابع انرژی در این مرحله برای موفقیت دیابوز حیاتی است، زیرا طی نگهداشت، دسترسی به غذا محدود یا صفر است و بقا به بودجه انرژی متکی می‌شود (Hahn & Denlinger, 2011). در این فاز، تغییرات رفتاری نیز می‌تواند رخ دهد؛ برای مثال کاهش پراکنش یا تغییر انتخاب ریززیستگاه (میکروکلیما) به سمت

1. Induction
2. Reparation
3. Species-specific

پناهگاه‌های مناسب‌تر برای زمستان/تابستان‌گذرانی، نکته‌ای که پیوند «اکولوژی» و «فیزیولوژی» در این چارچوب را توجیه می‌کند (Košťál, 2006).

آغاز^۱

آغاز دیپوز نقطه‌ای است که در آن توقف رشد/تکاملی یا توقف تولیدمثلی واقعاً تثبیت می‌شود و نشانگان اصلی سندروم دیپوز آشکار می‌گردد. از نظر عملی، آغاز اغلب با توقف دگردیسی/پوست‌اندازی در مراحل نابالغ یا با مهار بلوغ تخمدان/بیضه و توقف تخم‌گذاری در بالغ‌ها همراه است (Denlinger, 2002; Denlinger, 2023). ویژگی مهم این فاز آن است که تغییرات از حالت «آماده‌سازی» به حالت «کارکردی» منتقل می‌شوند یعنی برنامه‌های رشد فعالانه خاموش، و مسیرهای مرتبط با نگهداشت و تحمل تنش برجسته می‌شوند. مطالعات ترنسکریپتومی نشان داده‌اند که حتی اگر سطح فعالیت ظاهری پایین باشد، شبکه‌های ژنی مرتبط با سرکوب رشد، بازتنظیم متابولیک و سازوکارهای حفاظت سلولی می‌توانند به شکل مرحله‌ای تغییر کنند؛ بنابراین آغاز نه صرفاً کاهش فعالیت، بلکه می‌توان آن را ورود به یک «حالت تنظیمی جدید» دانست (Košťál et al., 2017).

نگهداشت

فاز نگهداشت معمولاً طولانی‌ترین بخش دیپوز است و با سرکوب متابولیک، پایداری و وضعیت اندوکراین، و افزایش تحمل تنش شناخته می‌شود. در این مرحله، حشره باید میان دو هدف تعادل برقرار کند: (۱) کاهش مصرف انرژی برای طولانی‌کردن بقا، و (۲) جلوگیری از آسیب تجمعی (مثلاً آسیب‌های ناشی از تنش‌های محیطی) که می‌تواند توانایی خروج موفق از دیپوز را کاهش دهد. مرورهای انرژی-محور نشان می‌دهند که مصرف ذخایر در دیپوز یک فرایند پویا است و در بسیاری از حشرات، تنظیم مصرف انرژی با وضعیت ذخایر و شرایط محیطی تعامل دارد (Hahn & Denlinger, 2011; Amiri, 2019; Rahimi Kaldeh et al., 2013; Bandani, 2013). همچنین تأکید شده است که در نگهداشت، «پایداری برنامه» اهمیت دارد یعنی حتی اگر چند روز گرم یا شرایط نسبتاً مناسب رخ دهد، برنامه نباید به‌طور نابهنگام شکسته شود، زیرا چنین خروج زود هنگامی می‌تواند در محیط‌های فصلی کشنده باشد (Denlinger, 2023).

خاتمه^۲

خاتمه مرحله‌ای است که در آن محدودیت‌های درونی دیپوز رفع می‌شود و فرد از نظر فیزیولوژیک برای ازسرگیری رشد/تولیدمثل آمادگی یا «صلاحیت» پیدا می‌کند؛ اما این لزوماً به معنی شروع فوری فعالیت نیست. خاتمه می‌تواند به تدریج به دمای، طول دوره سرمایی یا سایر شرایط وابسته باشد و از این نظر، بخش مهمی از پیش‌بینی فنولوژی آفات را شکل می‌دهد (Košťál, 2006). یک پیشرفت مهم در سال‌های اخیر، حرکت از توصیف‌های کیفی به سمت مدل‌های کمی برای خاتمه است برای مثال، یک مدل کمی از پیشرفت خاتمه‌ی دیپوز نشان داده است که خاتمه می‌تواند مانند یک فرایند وابسته به دما رفتار کند و چنین رویکردی توان پیش‌بینی زمان خاتمه در محیط‌های دمایی جدید را افزایش می‌دهد (von Schmalensee et al., 2024). این نوع چارچوب‌ها دقیقاً همان نقطه‌ای هستند که می‌توانند «زیست‌شناسی دیپوز» را به «مدل‌های پیش‌آگاهی» در مدیریت آفات پل بزنند.

کوایسنس (کمون) پسادیپوز^۴

1. Initiation
2. Maintenance
3. Termination
4. Post-diapause quiescence

کمون پسادیپوز زمانی رخ می‌دهد که دیپوز از نظر درونی خاتمه یافته است، اما شرایط بیرونی هنوز اجازه شروع فعالیت/رشد را نمی‌دهد (مثلاً دمای پایین یا فقدان غذا). این وضعیت یکی از منابع خطای رایج در مطالعات میدانی است، زیرا «بی‌حرکی ظاهری» می‌تواند به اشتباه به عنوان تداوم دیپوز تفسیر شود، در حالی که از نظر فیزیولوژیک، فرد وارد مرحله دیگری شده است (Košťál, 2006). اهمیت این تمایز در آن است که در پسادیپوز، پاسخ به گرم شدن یا بهبود شرایط می‌تواند سریع‌تر و متفاوت از دیپوز واقعی باشد؛ بنابراین برای زمان‌بندی کنترل یا پیش‌بینی ظهور، تشخیص صحیح مرحله ضروری است (Košťál et al., 2017).

نقش سیگنال‌های محیطی در ورود به دیپوز

دیپوز در بسیاری از حشرات، یک «پاسخ واکنشی لحظه‌ای» به شرایط نامساعد نیست؛ بلکه یک تصمیم فصلی پیش‌دستانه است که با تکیه بر نشانه‌های قابل اعتماد محیطی، مسیرهای عصبی-اندوکرین و برنامه‌های متابولیک را به سمت توقف برنامه‌ریزی شده هدایت می‌کند. به همین دلیل، فهم اینکه کدام سیگنال‌ها، در چه زمانی و در کدام مرحله از چرخه زندگی اثرگذارند، هم برای تبیین زیست‌شناسی دیپوز و هم برای پیش‌آگاهی و زمان‌بندی کنترل آفات حیاتی است (Denlinger, 2023; Schebeck et al., 2024).

فوتوپریود (طول روز/طول شب) و نقش طول شب

در مناطق معتدل، فوتوپریود پایدارترین و قابل اعتمادترین «تقویم محیطی» است و در بسیاری از گونه‌ها، طول شب‌بیش از طول روز (Photophase) تعیین‌کننده تصمیم دیپوز دانسته می‌شود؛ چون اندازه‌گیری شب می‌تواند آسان‌تر و بسیار قابل اعتماد باشد (Saunders, 2013). مطالعات نیز نشان می‌دهند که فوتوپریود از طریق مسیرهای ساعت شبانه‌روزی/ورودی نور و سپس شبکه عصبی-غددی می‌تواند به تغییرات پایدار فیزیولوژیک منجر شود؛ اما «از دریافت نور تا کلیدهای مولکولی دیپوز» در بسیاری از راسته‌ها هنوز به‌طور کامل حل نشده و همچنان حوزه‌ای فعال برای پژوهش‌های تطبیقی و آمیکس است (Saunders, 2020).

تعامل ترموپریود × فوتوپریود

دوره دما^۲ معمولاً هم نقش تعدیل‌کننده (تغییر حساسیت به فوتوپریود) و هم نقش محدودکننده مستقیم (اثر بر نرخ رشد و پیشرفت فازهای فیزیولوژیک) دارد. برای نمونه، در یک مطالعه روی *Trichogramma telengai* نشان داده شد دمای اسکوتوفاز نهایی می‌تواند روی «مرحله پایانی پاسخ فوتوپریودیک» (القای دیپوز در نسل) اثر بگذارد و این اثر لزوماً خطی نیست؛ یعنی اینکه دما چه موقع و در کدام بخش از چرخه نور-تاریکی^۱ اعمال شود، به اندازه خود دما اهمیت دارد (Reznik & Voinovich, 2024).

همچنین داده‌های ژنتیکی در کرم ابریشم نشان می‌دهد ژن‌های ساعت شبانه‌روزی می‌توانند در القای دیپوز وابسته به دما نقش تنظیمی داشته باشند و در بالادست مسیرهای عصبی-هورمونی مرتبط با هورمون دیپوز قرار گیرند (Homma et al., 2022).

در شرایط تغییر اقلیم، اهمیت تعامل دما × فوتوپریود بیشتر می‌شود؛ چون فوتوپریود ثابت می‌ماند اما دما و الگوی نوسان آن (ترموپریود) جابه‌جا می‌شود و همین می‌تواند «عدم تطابق فنولوژیک» ایجاد کند (Schebeck et al., 2024).

1. Scotophase
2. Thermoperiod
3. Photophase-Scotophase Cycle

کیفیت و کمیت غذا (کیفیت میزبان، کمبود غذایی، ترکیبات ثانویه)

دسترس‌پذیری غذا یک سیگنال تغذیه‌ای-متابولیکی است که از طریق تغییر در وضعیت انرژی بدن و مسیرهای هورمونی مرتبط (مانند IIS/FOXO و در برخی گونه‌ها JH/کدیس‌تروئیدها) می‌تواند آستانه تصمیم‌گیری برای ورود به دیاپوز را تغییر دهد. در سامانه‌های میزبان-پارازیتوئید، شواهد مستقیم وجود دارد که تغییر کیفیت میزبان می‌تواند احتمال القای دیاپوز را تغییر دهد؛ مثلاً در *Aphidius ervi* تغییرات فصلی کیفیت میزبان (مورف‌های مختلف شته نخود) می‌تواند القای دیاپوز را در پارازیتوئید تحت شرایط نوری-دمایی متفاوت تعدیل کند (Tougeron et al., 2021). در آفات گیاهی، این نتیجه مهم است چون «کیفیت میزبان» می‌تواند تحت رقم، تنش‌های آبی/غذایی، یا ترکیبات ثانویه تغییر کند؛ بنابراین در مدیریت آفات، گاهی لازم است دیاپوز را نه فقط تابع آب‌وهوا، بلکه تابع وضعیت تغذیه‌ای/کیفی میزبان نیز در نظر گرفت (Rahimi-Kaldehy et al., 2018c; Tougeron et al., 2021).

رطوبت/خشکی و دسترسی آب

نقش رطوبت و آب در همه گونه‌ها به اندازه فوتوپریود عمومی نیست، اما در گونه‌های مرتبط با فصل خشک یا تخم‌های مقاوم، می‌تواند تعیین‌کننده بقا و زمان تفریح/فعال‌شدن باشد. برای مثال، در *Aedes aegypti* گزارش شده که دما و رطوبت بر بقا و پاسخ تفریح تخم‌های دیاپوزی و غیردیاپوزی اثر می‌گذارد؛ بنابراین پیش‌بینی ظهور صرفاً با دما (یا صرفاً با فوتوپریود) ممکن است کافی نباشد (Fischer et al., 2025). در آفت مگس گیلاس اروپایی (*Rhagoletis cerasi*) نشان داده شده است که اگرچه رطوبت نسبی لزوماً محرک اصلی پایان دیاپوز نیست، اما می‌تواند مدت رشد پسازمستانی را تغییر دهد و در نتیجه زمان ظهور را جابه‌جا کند؛ بنابراین مدل‌های پیش‌بینی ظهور که فقط دما/فوتوپریود را لحاظ می‌کنند ممکن است خطا داشته باشند (Moraiti et al., 2020).

تراکم جمعیت، فرومون‌ها و سیگنال‌های اجتماعی

داده‌های مربوط به نقش سیگنال‌های اجتماعی در «تصمیم دیاپوز» بسیار به وابسته به گونه (Species-Specific) است. با این حال، در حشرات فوتوپریودیک با تنظیم عصبی-اندوکراین پیچیده (مثل شته‌ها)، شواهد نشان می‌دهد ساعات شبانه‌روزی و مسیرهای نور-هورمون با سامانه‌های کنترل تولیدمثل در ارتباط نزدیک‌اند؛ به‌طوری که زمینه لازم برای ادغام سیگنال‌های چندگانه (محیطی و زیستی) وجود دارد (Saunders, 2020; Colizzi et al., 2024). اگرچه نقش تراکم/سیگنال‌های اجتماعی در برخی سامانه‌ها مطرح است، اما شواهد عمومی و قابل تعمیم برای همه راسته‌ها محدود است و نیاز به آزمایش‌های طراحی‌شده برای تفکیک اثرات مستقیم از اثرات همبسته (مانند کیفیت غذا) وجود دارد.

پنجره حساس^۱

"پنجره حساس" یکی از کلیدی‌ترین مفاهیم برای جلوگیری از خطای تفسیر است. بسیاری از حشرات فقط در یک مرحله/سن مشخص قادرند سیگنال‌های القایی (فوتوپریود، دما و...) را به تصمیم دیاپوز ترجمه کنند. نتایج آزمایشگاهی روی *Trichogramma telengai* نشان می‌دهد حتی «اسکوتوفاز آخر» می‌تواند در القای دیاپوز نقش تعیین‌کننده داشته باشد (Reznik & Voinovich, 2024). شواهد ژنتیکی در کرم/بریشم نیز نشان می‌دهد مولفه‌های ساعات شبانه‌روزی می‌توانند در القای دیاپوز وابسته به دما نقش داشته باشند (Homma et al., 2022). در نتیجه، طراحی آزمایش‌ها (و نیز مدل‌های پیش‌آگاهی)

باید دقیقاً مشخص کند اندازه‌گیری‌ها و اعمال تیمارها در «کدام سن /مرحله» انجام شده‌اند؛ وگرنه داده‌ها ممکن است به‌اشتباه «غیرسازگار» به نظر برسند.

تبدیل سیگنال محیطی به پاسخ عصبی-اندوکراین

از دیدگاه اکوفیزیولوژیک، «ورود به دیاپوز» یک تصمیم زیستی است که باید قبل از وقوع شرایط نامساعد گرفته شود؛ بنابراین مسئله‌ی اصلی این نیست که حشره چگونه به سرما/خشکی پاسخ می‌دهد، بلکه این است که چگونه نشانه‌های فصلی را پیش‌بینی و به یک برنامه‌ی پایدار رشد/تولیدمثل/متابولیسم ترجمه کند. این ترجمه در بسیاری از حشرات از طریق چهار زیرسامانه‌ی مفهومی قابل صورت‌بندی است: (۱) واحد ورودی حساس به نور/دما^۱ که گیرنده نور است (۲) یک سامانه‌ی زمان‌سنج (اغلب مبتنی بر ساعات شبانه‌روزی، Clock) که قادر است روزهای کوتاه را از روزهای بلند تشخیص دهد، (۳) واحد «انباشت/شمارش سیگنال‌های القایی یا شمارنده یا به عبارتی می‌شود گفت که کاندانسور^۲ که زمان‌هایی که تحت تاثیر روزهای کوتاه یا بلند قرار گرفته است را ثبت میکند (انباشت میکند)، و (۴) یک کلید نورواندوکراین که فنوتیپ دیاپوز را فعال می‌کند (Shimizu, 2024; Takeda & Suzuki 2022) (شکل ۳).

در یک نگاه یکپارچه، «دیاپوز» را می‌توان به‌صورت یک برنامه‌سازگاری چندلایه دید که از پیش‌آگاهی فصلی شروع می‌شود و در نهایت به فنوتیپ بقا ختم می‌گردد که به صورت محیط ← شبکه عصبی/ساعت/فوتوپریود ← محورهای اندوکراین ← متابولیسم و فنوتیپ قابل مشاهده هستند. در این چارچوب، ورودی‌های محیطی (به‌ویژه فوتوپریود و دما) نه‌فقط به‌عنوان «سیگنال‌های استرس»، بلکه به‌عنوان اطلاعات زمان‌سنجی عمل می‌کنند که به حشره اجازه می‌دهند پیش از رسیدن فصل نامساعد، مسیر رشد/تولیدمثل را به‌سمت توقف برنامه‌ریزی شده هدایت کند (Denlinger, 2023; Schebeck et al., 2024). در مرحله نخست، حسگری و یکپارچه‌سازی عصبی در دستگاه عصبی مرکزی رخ می‌دهد و شبکه فوتوپریودی با تکیه بر سازوکارهای زمان‌سنجی طول شب و تغییرات دمایی را به یک «سیگنال تصمیم» تبدیل می‌کند (Takeda & Suzuki, 2022). پیوند این لایه با ساعت شبانه‌روزی اهمیت ویژه‌ای دارد، زیرا بسیاری از مؤلفه‌های ساعت (یا شبکه‌های هم‌پوشان آن) در ترجمه فوتوپریود به خروجی‌های فصلی نقش دارند، حتی اگر سهم دقیق «نوسان‌گر ساعت» در برابر «اثرهای پلئوتروپیک ژن‌های ساعت» در همه گروه‌ها یکسان نباشد (Takeda & Suzuki, 2022).

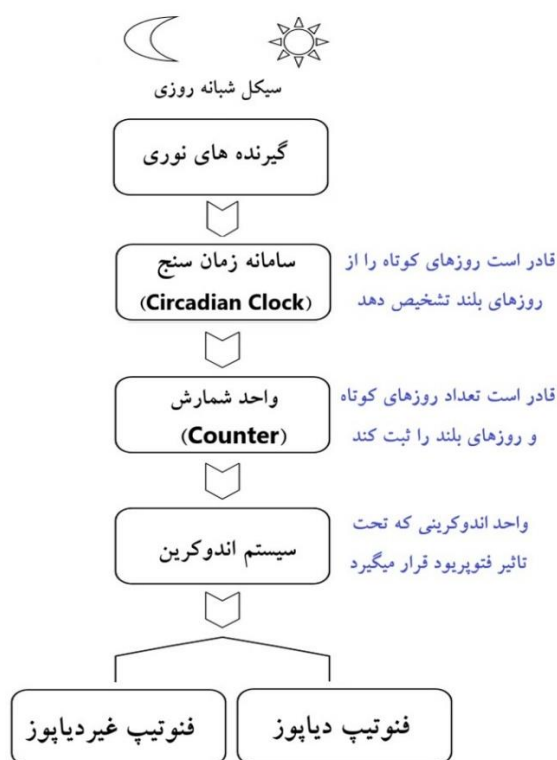
در لایه دوم، اندوکراین به‌عنوان رابط اجرایی تصمیم، عمل می‌کند. محورهای مبتنی بر هورمون جوانی، اکدیستروئیدها، IIS/FOXO و حسگرهای انرژی مانند TOR/AMPK با هم «منطق فیزیولوژیک» دیاپوز یعنی خاموش‌سازی تولیدمثل یا رشد، سرکوب متابولیک، و بازتنظیم تحمل تنش را می‌سازند. IIS/FOXO مخفف Insulin/Insulin-like Signaling و فاکتور رونویسی FOXO است. این مسیر با دریافت سیگنال‌های تغذیه‌ای و وضعیت انرژی، رشد و تولیدمثل را تقویت یا مهار می‌کند؛ در شرایط کمبود منابع، فعال‌شدن FOXO معمولاً به سمت صرفه‌جویی انرژی، افزایش تحمل تنش و تسهیل ورود/ماندگاری در دیاپوز سوق می‌دهد. به‌طور مشخص، شواهد ژنتیکی/مولکولی نشان می‌دهد که IIS/FOXO می‌تواند نقش «کلید اصلی» برای سوق دادن سرنوشت رشدی به سمت دیاپوز داشته باشد (Zhang et al., 2022). معماری ژنومی صفات دیاپوز (مانند سوپرژن‌های مرتبط با سازگاری اقلیمی) می‌توانند توضیح دهند چرا جمعیت‌ها در جغرافیاهای متفاوت، پاسخ‌های فصلی متفاوتی نشان می‌دهند (Jin et al., 2024). این یافته‌ها به‌طور ضمنی مدل یکپارچه را تقویت می‌کنند که سیگنال محیطی وقتی اثر ماندگار دارد که از مسیر شبکه عصبی/اندوکراین به بازبرنامه‌ریزی متابولیک و فنوتیپی منجر شود (Denlinger, 2023; Easwaran & Montell, 2023). AMPK (AMP-activated و TOR/AMPK: TOR^۴ protein kinase) دو حسگر/تنظیم‌گر اصلی انرژی سلولی‌اند. TOR در شرایط وفور مواد غذایی مسیرهای رشد و ساخت

1. Photoreceptor
2. G_αnter
3. condenser
4. Target of Rapamycin

زیستی را فعال می‌کند، در حالی که AMPK در کمبود انرژی فعال می‌شود و با مهار فرایندهای پرهزینه و تقویت مسیرهای بقا، به بازتنظیم متابولیسم و سازگاری با شرایط نامساعد (از جمله در دیاپوز) کمک می‌کند. لایه سوم، متابولیسم و فنوتیپ است که خروجی قابل مشاهده مانند کاهش نرخ تنفس، تغییر مسیر مصرف ذخایر انرژی، تغییر آستانه‌های تحمل سرما/خشکی، و هزینه‌های خروج از دیاپوز را می‌دهد. نکته کلیدی این است که بسیاری از تناقض‌های ظاهری (مثلاً «تمام شدن دیاپوز اما شروع نشدن فعالیت») با مفهوم کوایسنس پسادیاپوز و نیز با نقش «شرایط حرارتی پایان دیاپوز» بهتر تبیین می‌شوند؛ یعنی پایان برنامه لزوماً به معنی امکان فعالیت فوری نیست و به دما/شرایط پس از پایان هم وابسته است (von Schmalensee et al., 2024).

از منظر کاربردی، این مدل یکپارچه به ما یادآوری می‌کند که پیش‌بینی فنولوژی و تعداد نسل‌ها فقط با «درجه‌روز» کافی نیست؛ چون فوتوپریود-دما و سازوکارهای پایان دیاپوز می‌توانند ولی‌نیسم و زمان ظهور جمعیت را تغییر دهند.

درک فوتوپریود بوسیله مکانیسم‌های فیزیولوژیک حشرات



شکل ۳. درک فوتوپریود بوسیله مکانیسم‌های فیزیولوژیک حشرات.

پیامدهای گیاهپزشکی و کاربردها در مدیریت آفات

تشخیص «دیاپوز واقعی» از سایر حالات توقف رشد/تولیدمثل، مهم‌ترین گام در هر مطالعه دیاپوز است؛ چون دیاپوز یک برنامه درونی تنظیم‌شده است و با دوره غیرفعال موقت (مثل کوایسنس) می‌تواند از نظر ظاهری مشابه باشد. به همین دلیل، رویکردهای معتبر معمولاً بر ترکیب چند شاخص مستقل (ریختی-فنوتیپی، فیزیولوژیک، هورمونی/مولکولی، و طراحی آزمایش) تکیه می‌کنند تا هم «وضعیت» و هم «فاز» دیاپوز با اطمینان بیشتری تعیین شود (Denlinger, 2002; Košťál, 2006).

دیپوز در بسیاری از آفات، «گره راهبردی بقا» و در عین حال «نقطه کنترل پذیر» در چرخه زندگی است؛ چون هم زمان شروع فصل فعالیت و هم پتانسیل طغیان را از طریق بقا در فصل نامساعد و همزمان سازی خروج با شرایط مساعد تعیین می کند (Denlinger, 2023; Schebeck et al., 2024).

یکی از عملی ترین کاربردها، «زمان بندی دقیق» مداخلات بر اساس فازهای دیپوز و فنولوژی آفت است. در بسیاری از آفات، پنجره حساسیت به حشره کش ها یا روش های غیرشیمیایی (مثلاً هدف گیری تخم/لارو سنین اولیه) محدود و وابسته به زمان خروج/تخم ریزی است. رویکردهای نوین نشان داده اند که تلفیق مدل های فنولوژی (درجه روز/فنولوژی مبتنی بر دما) با داده های میدانی (مثل تله های فرمونی) می تواند نه فقط زمان اقدام، بلکه «ارزیابی اثربخشی اقدام» را هم کمی سازی کند؛ یعنی مشخص شود آیا الگوی ظهور/پرواز با یک برنامه کنترل مؤثر سازگار بوده است یا خیر (Rincon et al., 2024). این نگاه برای IPM مهم است چون می تواند تصمیم گیری را از تجربه محوری صرف به سمت تصمیم گیری شواهد-محور ببرد و از سمپاشی های تکراری کم بازده جلوگیری کند.

از نگاه گیاهپزشکی، ارزش کاربردی دیپوز در این است که می تواند (i) زمان و مکان حضور مرحله حساس به کنترل را قابل پیش بینی تر کند و (ii) نقاط شکست پذیر فیزیولوژیک (مثل پایان دیپوز و آغاز تغذیه/تخم گذاری) را برای مداخله هدفمند برجسته کند.

سپاسگزاری

نگارندگان از صندوق حمایت از پژوهشگران جهت فراهم نمودن حمایت مالی (طرح شماره ۹۹۰۱۷۷۶۶۱) سپاسگزاری و قدردانی میکنند.

REFERENCES

- Alborzi, Z., Amiri, A., Piulachs, M. D., & Bandani, A. R. (2025). Tissue-specific transcriptomic and endocrine signatures of obligatory reproductive diapause in *Eurygaster integriceps*. *Scientific Reports*, 15(1), 42999. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-27154-y>
- Amiri, A., Bandani, A. R., & Darvishzadeh, A. (2012). Effects of the insect growth regulators methoxyfenozide and pyriproxyfen on adult diapause in sunn pest *Eurygaster integriceps* (Hemiptera: Scutelleridae). *Journal of Agricultural Science and Technology*, 14(6), 1205–1218
- Amiri, A., & Bandani, A. R. (2013). Comparison of energy reserves in prediapause and diapausing adult sunn pest, *Eurygaster integriceps* Puton (Hemiptera: Scutelleridae). *Journal of Agricultural Science and Technology*, 15(3), 435–444.
- Bandani, A. R., & Farahani, S. (2024). RNAi knockdown of heat shock proteins affects thermotolerance of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Crop Protection*, 13(3), 225–242. <https://doi.org/10.48311/jcp.2024.1668>
- Batz, Z. A., Clemento, A. J., Fritzenwanker, J., Ring, T. J., Garza, J. C., & Armbruster, P. A. (2020). Rapid adaptive evolution of the diapause program during range expansion of an invasive mosquito. *Evolution*, 74(7), 1451–1465. <https://doi.org/10.1111/evo.14029>
- Bracalini, M., Balacenoïu, F., & Panzavolta, T. (2024). Forest health under climate change: Impact of insect pests. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 17(5), 295. <https://doi.org/10.3832/ifer4520-017>
- Chen, L., Zhang, Z., Chen, K., Yu, Y., Hu, B., Song, H., & Liu, X. (2022). Transcriptional dynamics induced by diapause hormone in the silkworm, *Bombyx mori*. *Biology*, 11(9), 1313. <https://doi.org/10.3390/biology11091313>
- Colizzi, F. S., Martínez-Torres, D., & Helfrich-Förster, C. (2024). The circadian and photoperiodic clock of the pea aphid. *Journal of Comparative Physiology A*, 210(4), 627–639. <https://doi.org/10.1007/s00359-023-01660-8>
- Denlinger, D. L. (2002). Regulation of diapause. *Annual Review of Entomology*, 47(1), 93–122. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145137>

- Denlinger, D. L. (2023). Insect diapause: From a rich history to an exciting future. *Journal of Experimental Biology*, 226(4), jeb245329. <https://doi.org/10.1242/jeb.245329>
- Diniz, D. F. A., de Albuquerque, C. M. R., Oliva, L. O., de Melo-Santos, M. A. V., & Ayres, C. F. J. (2017). Diapause and quiescence: Dormancy mechanisms that contribute to the geographical expansion of mosquitoes and their evolutionary success. *Parasites & Vectors*, 10(1), 310. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2235-0>
- DiVito Evans, A., Fairbanks, R. A., Schmidt, P., & Levine, M. T. (2023). Histone methylation regulates reproductive diapause in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Genetics*, 19(9), e1010906. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010906>
- Du, J., Zhao, P., Wang, J., Ma, S., Yao, L., Zhu, X., ... & Duan, J. (2022). Pupal diapause termination and transcriptional response of *Antheraea pernyi* (Lepidoptera: Saturniidae) triggered by 20-hydroxyecdysone. *Frontiers in Physiology*, 13, 888643. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.888643>
- Easwaran, S., & Montell, D. J. (2023). The molecular mechanisms of diapause and diapause-like reversible arrest. *Biochemical Society Transactions*, 51(5), 1847–1856. <https://doi.org/10.1042/BST20221431>
- Ebbenga, D. N., Hanson, A. A., Burkness, E. C., & Hutchison, W. D. (2022). A degree-day model for forecasting adult phenology of *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) in a temperate climate. *Frontiers in Insect Science*, 2, 1075807. <https://doi.org/10.3389/finsc.2022.1075807>
- Fischer, S., De Majo, M. S., Di Battista, C., & Campos, R. E. (2025). Effects of temperature and humidity on the survival and hatching response of diapausing and non-diapausing *Aedes aegypti* eggs. *Journal of Insect Physiology*, 161, 104726. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2024.104726>
- Foley, E. E. B., Thomas, C. L., Kyriacou, C. P., & Mallon, E. B. (2025). Larval diapause slows adult epigenetic aging in an insect model, *Nasonia vitripennis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 122(31), e2513020122. <https://doi.org/10.1073/pnas.2513020122>
- Gong, J., Zheng, X., Zhao, S., Yang, L., Xue, Z., Fan, Z., & Tang, M. (2020). Early molecular events during onset of diapause in silkworm eggs revealed by transcriptome analysis. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(17), 6180. <https://doi.org/10.3390/ijms21176180>
- Hahn, D. A., & Denlinger, D. L. (2011). Energetics of insect diapause. *Annual Review of Entomology*, 56(1), 103–121. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085436>
- Homma, S., Murata, A., Ikegami, M., Kobayashi, M., Yamazaki, M., Ikeda, K., ... & Shiomi, K. (2022). Circadian clock genes regulate temperature-dependent diapause induction in silkworm *Bombyx mori*. *Frontiers in Physiology*, 13, 863380. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.863380>
- Jin, M., Peng, Y., Peng, J., Yu, S., et al. (2024). A supergene controls facultative diapause in the crop pest *Helicoverpa armigera*. *Cell Reports*, 43(11), 114939. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2024.114939>
- Košťál, V., Shimada, K., & Hayakawa, Y. (2000). Induction and development of winter larval diapause in a drosophilid fly, *Chymomyza costata*. *Journal of Insect Physiology*, 46(4), 417–428. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00124-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00124-9)
- Košťál, V. (2006). Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52(2), 113–127. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.008>
- Košťál, V., Štětina, T., Poupardin, R., Korbelová, J., & Bruce, A. W. (2017). Conceptual framework of the eco-physiological phases of insect diapause development justified by transcriptomic profiling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(32), 8532–8537. <https://doi.org/10.1073/pnas.1707281114>
- Kurogi, Y., Imura, E., Mizuno, Y., Hoshino, R., Nouzova, M., Matsuyama, S., ... & Niwa, R. (2023). Female reproductive dormancy in *Drosophila* is regulated by DH31-producing neurons projecting into the corpus allatum. *Development*, 150(10), dev201186. <https://doi.org/10.1242/dev.201186>
- Lacour, G., Vernichon, F., Cadilhac, N., Boyer, S., Lagneau, C., & Hance, T. (2014). When mothers anticipate: Effects of the prediapause stage on embryo development time and of maternal

- photoperiod on eggs of a temperate and a tropical strain of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Insect Physiology*, 71, 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.09.010>
- Moraiti, C. A., Köppler, K., Vogt, H., & Papadopoulos, N. T. (2020). Effects of photoperiod and relative humidity on diapause termination and post-winter development of *Rhagoletis cerasi* pupae. *Bulletin of Entomological Research*, 110(5), 588–596. <https://doi.org/10.1017/S0007485319000860>
- Mukai, A., Mano, G., Des Marteaux, L., Shinada, T., & Goto, S. G. (2022). Juvenile hormone as a causal factor for maternal regulation of diapause in a wasp. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 144, 103758. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2022.103758>
- Numata, H., & Shintani, Y. (2023). Diapause in univoltine and semivoltine life cycles. *Annual Review of Entomology*, 68(1), 257–276. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120220-101047>
- Pollard, C. P., Griffin, C. T., de Andrade Moral, R., Duffy, C., Chuche, J., Gaffney, M. T., ... & Fealy, R. (2020). phenModel: A temperature-dependent phenology/voltinism model for a herbivorous insect incorporating facultative diapause and budburst. *Ecological Modelling*, 416, 108910. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108910>
- Rahimi-Kaldehy, S., Ashouri, A., Bandani, A., & Tomioka, K. (2017). The effect of *Wolbachia* on diapause, fecundity, and clock gene expression in *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Development Genes and Evolution*, 227(6), 401–410. <https://doi.org/10.1007/s00427-017-0597-0>
- Rahimi-Kaldehy, S., Ashouri, A., Bandani, A., & Ris, N. (2018a). Abiotic and biotic factors influence diapause induction in sexual and asexual strains of *Trichogramma brassicae* (Hym: Trichogrammatidae). *Scientific Reports*, 8(1), 17600. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35626-7>
- Rahimi-Kaldehy, S., Ashouri, A., Bandani, A., & Hasani, S. A. M. (2018b). Maternal age influence on diapause induction in sexual and asexual *Trichogramma brassicae*. *International Journal of Pest Management*, 64(4), 345–351. <https://doi.org/10.1080/09670874.2017.1422569>
- Rahimi-Kaldehy, S., Ashouri, A., & Bandani, A. R. (2018c). How does host quality affect oviposition rate and diapause in sexual and asexual *Trichogramma brassicae*? *Journal of Crop Protection*, 7(3), 315–325. <https://doi.org/10.48311/jcp.2018.1396>
- Rahimi Kaldehy, S., Ashouri, A., & Bandani, A. (2019). Does *Wolbachia* change diapause and energy reserves of *Trichogramma brassicae* in response to light wavelengths? *Journal of Agricultural Science and Technology*, 21(5), 1173–1182.
- Reznik, S. Y., & Voinovich, N. D. (2024). Influence of temperature on the photoperiodic time measurement and on the maternal induction of diapause in *Trichogramma telengai*: The separation of the two effects. *Journal of Insect Physiology*, 155, 104654. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2023.104654>
- Rincon, D. F., Esch, E. D., Gutierrez-Illan, J., Tesche, M., & Crowder, D. W. (2024). Predicting insect population dynamics by linking phenology models and monitoring data. *Ecological Modelling*, 493, 110763. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2024.110763>
- Santos, P. K. F., Lloyd, A., Stoker, C., McCabe, L. M., Gutiérrez-Zuluaga, A. M., Weinstock, R. A., ... & Kapheim, K. M. (2025). Prepupal diapause reduces adult lifespan in the solitary alfalfa leafcutter bee. *Scientific Reports*, 15(1), 37149. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-21239-4>
- Saunders, D. S. (2013). Insect photoperiodism: Measuring the night. *Journal of Insect Physiology*, 59(1), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.11.003>
- Saunders, D. S. (2020). Dormancy, diapause, and the role of the circadian system in insect photoperiodism. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 373–389. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025116>
- Schebeck, M., Lehmann, P., Laparie, M., Bentz, B. J., Ragland, G. J., Battisti, A., & Hahn, D. A. (2024). Seasonality of forest insects: Why diapause matters. *Trends in Ecology & Evolution*, 39(8), 757–770. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.04.010>
- Shimizu, I. (2024). Photoperiodism of diapause induction in the silkworm, *Bombyx mori*. *Zoological*

- Science*, 41(2), 141–158. <https://doi.org/10.2108/zs230036>
- Sim, C., & Denlinger, D. L. (2008). Insulin signaling and FOXO regulate the overwintering diapause of the mosquito *Culex pipiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6777–6781. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802067105>
- Sweet, N. A., & Hu, C.-K. (2025). Using diapause as a platform to understand the biology of dormancy. *Open Biology*, 15(8), 250104. <https://doi.org/10.1098/rsob.250104>
- Takeda, M., & Suzuki, T. (2022). Circadian and neuroendocrine basis of photoperiodism controlling diapause in insects and mites: A review. *Frontiers in Physiology*, 13, 867621. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.867621>
- Tougeron, K., Brodeur, J., van Baaren, J., Renault, D., & Le Lann, C. (2021). Phenology under bottom-up control: Change in host quality induces diapause in parasitic wasps. *Peer Community Journal*, 1, e12. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.8>
- Tsuchiya, R., Kaneshima, A., Kobayashi, M., Yamazaki, M., Takasu, Y., Sezutsu, H., ... & Shiomi, K. (2021). Maternal GABAergic and GnRH/corazonin pathway modulates egg diapause phenotype of the silkworm *Bombyx mori*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(1), e2020028118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2020028118>
- von Schmalensee, L., Süess, P., Roberts, K. T., Gotthard, K., & Lehmann, P. (2024). A quantitative model of temperature-dependent diapause progression. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(36), e2407057121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2407057121>
- Wilsterman, K., Ballinger, M. A., & Williams, C. M. (2021). A unifying, eco-physiological framework for animal dormancy. *Functional Ecology*, 35(1), 11–31. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13718>
- Zhang, X.-S., Wang, Z.-H., et al. (2022). FoxO induces pupal diapause by decreasing TGF β signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(49), e2210404119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2210404119>