Utjecaj temperature na životni ciklus skakavca selca (Locusta migratoria Linnaeus, 1758)

Svorenji, Antonio

Master's thesis / Diplomski rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:777300

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-18**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

UTJECAJ TEMPERATURE NA ŽIVOTNI CIKLUS SKAKAVCA SELCA (*Locusta migratoria* Linnaeus, 1758)

DIPLOMSKI RAD

Zagreb, 2018.

Ovaj rad je izrađen u Ustanovi Zoološki vrt grada Zagreba, pod vodstvom izv. prof. dr. sc. Renata Matoničkin Kepčija. Rad je predan na ocjenu Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu radi stjecanja zvanja magistra struke znanosti o okolišu.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u zagrebu

Prirodoslovno matematički fakultet

Biološki odsjek Diplomski rad

Utjecaj temperature na životni ciklus skakavca selca

(*Locusta migratoria* Linnaeus, 1758)

Antonio Svorenji

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Skakavci selci jedni su od najvećih svjetskih gospodarskih štetnika. Gotovo svi aspekti njihova života ovisni su o temperaturi, uključujući i prijelaz iz solitarne u gregarigenu životnu fazu. Međutim, dostupna istraživanja o utjecaju temperature na njihov životni ciklus su oskudna i nepotpuna. U Ustanovi Zoološki vrt grada Zagreba provedeno je istraživanje o utjecaju različitih temperatura na trajanje inkubacije jaja, trajanje stadija između presvlačenja i mortalitet jedinki. Skakavci su uzgajani unutar ustanove, u četiri terarija s različitim temperaturnim uvjetima – maksimalna temperatura 20 ± 2°C, 25 ± 2°C, 30 ± 2°C i 35 ± 2°C. Uzgoj je djelomično omela velika smrtnost nepoznatog uzroka, a stadij imaga jedinke su dostigle u dva od četiri terarija. Očekivano, pri višim temperaturnim uvjetima trajanje pojedinih razvojnih stadija je u pravilu kraće, no razlike nisu znatne osim u usporedbi s uzgojnim uvjetima najniže temperature. Mortalitet jedinki je, s druge strane, bio značajno manji pri nižim temperaturama. Temperatura naravno nije jedini čimbenik koji utječe na njihov životni ciklus, no svakako je jedan od temeljnih. Klimatske promjene i globalno zatopljenje imati će veliki utjecaj na njihov životni ciklus, a time i najezde, stoga su potrebna dodatna istraživanja.

(45 stranica, 17 slika, 1 tablica, 99 bibliografskih referenci)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici.

Ključne riječi: štetnici, inkubacija, fenotipska plastičnost, gregarigena faza

Voditelj: izv. prof. dr. sc. Renata Matoničkin Kepčija
Neposredni voditelj:

Ocjenitelji: 1. doc. dr. sc. Duje Lisičić

2. izv. prof. dr. sc. Alan Moro

3. prof. dr. sc. Jasenka Sremac

Rad je prihvaćen: 3.5.2018.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb

Faculty of Science

Division of Biology

Graduation thesis

The influence of temperature on life cycle of migratory locust,

(*Locusta migratoria* Linnaeus, 1758)

Antonio Svorenji

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

The migratory locust is one of the world's biggest economic pests. Most aspects of its life are temperature dependent, including transition to gregarious phase. However, the available data on the impact of temperature on their life cycle are scarce and incomplete. This research was conducted in Zagreb Zoo on the effect of temperature on the egg incubation period, duration of periods between moulting, and mortality. Locusts were bred and kept in four terrariums under different temperatures - maximum temperature 20 ± 2 °C, 25 ± 2 °C, 30 ± 2 °C, and 35 ± 2 °C. Breeding was partially interrupted by high mortality of an unknown cause, and adult phase was reached in two of four terrariums. As expected, at higher temperatures the duration of individual development stages was shorter, but differences were not significant except in comparison to the lowest temperature. However, the mortality rate was significantly lower at lower temperatures. While temperature is not the only factor influencing their life cycle, it is certainly one of the fundamental ones. Global climate changes will likely have a major impact on this species, including their gregarious phase, so further research is needed.

(45 pages, 17 figures, 1 table, 99 references, original in Croatian)

Thesis deposited in the Central Biological Library

Keywords: pests, incubation, phenotypic plasticity, gregarious phase

Supervisors: asst. prof. dr. sc. Renata Matoničkin Kepčija

Assistant supervisor:

Reviewers: 1. doc. dr. sc. Duje Lisičić

2. izv. prof. dr. sc. Alan Moro

3. prof. dr. sc. Jasenka Sremac

Thesis accepted: 3.5.2018.

SADRŽAJ

1. UVOD 1
1.1. Red ravnokrilaca (Orthoptera) 1
1.2. Skakavac selac 2
1.2.1. Rasprostranjenost i staništa 4
1.2.2. Gregarigena životna faza 5
1.2.3. Najezde 7
1.2.3.1. Kontrola najezdi 9
1.3. Utjecaj temperature na životni ciklus 11
1.3.1. Razvoj jaja 12
1.3.2. Mikroklimatski uvjeti 13
1.3.3. Temperaturni šok 14
1.3.3.1. Hladna koma 14
1.3.3.2. Toplinska ukočenost 15
2. CILJ RADA 16
3. MATERIJALI I METODE 17
3.1. Istraživana vrsta 17
3.2. Postavljanje i provođenje istraživanja 17
3.3. Razdoblje uzgoja 18
3.4. Dizajn pokusa 19
3.5. Metodološki problemi 22
3.6. Statistička obrada podataka 22
4. REZULTATI 23
4.1. Životna faza uzgajanih skakavaca 23
4.2. Utjecaj temperature i supstrata na razdoblje inkubacije 24

4.3. Utjecaj temperature na trajanje razvojnih stadija 25
4.4. Utjecaj temperature na mortalitet 27
5. RASPRAVA 28
5.1. Životna faza uzgajanih skakavaca 28
5.2. Utjecaj temperature i supstrata na razdoblje inkubacije 28
5.3. Utjecaj temperature na trajanje razvojnih stadija 29
5.4. Utjecaj temperature na mortalitet 30
6. ZAKLJUČAK 31
7. LITERATURA 32
8. ŽIVOTOPIS 39

1. UVOD

1.1. Red ravnokrilaca (Orthoptera)

Potkoljeno šesteronožaca (Hexapoda) najbrojnija je skupina višestaničnih organizama na svijetu koja broji gotovo milijun opisanih vrsta (Habdija i sur., 2011). Unatoč zajedničkim osobinama, kao što je tijelo segmentiranog na glavu, prsa i zadak te tri para nogu, također su i jedni od najraznolikijih organizama. Najpoznatija razred šesteronožaca su kukci (Insecta). Zahvaljujući globalnoj rasprostranjenosti, širokom rasponu ekoloških niša, iznimnoj brojnosti i mnogim drugim osobinama, kukci su važna karika mnogih ekosustava, a time i cijele biosfere. Toliki uspjeh, među ostalim duguju i krilima, koja im omogućuju let, proizvodnju zvuka, bijeg i zaštitu od predatora, a nekima čak i prekooceanske letove. Tako je 1988. godine dokumentirana migracija egipatske šaške, *Schistocerca gregaria* (Forsskål, 1775), čiji su rojevi iz zapadne Afrike preko Atlanskog oceana stigli do Amerike (Simpson i Sword, 2008). Upravo se prema krilima kukci dijele u podrazrede beskrilaca (Aperygoda) i krilaša (Pterygota). Kod beskrilaca su prisutna svega dva reda, dok ih krilaši broje 29. Najbrojniji redovi krilaša, ali i životinja općenito, su kornjaši (Coleoptera) i leptiri (Lepidoptera) koji zajedno čine gotovo četvrtinu od danas opisanih živih bića kojih je više od dva milijuna. Među brojnim redovima kukaca, nalaze se i ravnokrilci (Orthoptera), koji broje oko 15 000 vrsta. Ravnokrilci su srednje veliki do veliki kukci većinom lateralno spljoštenoga tijela. Najviše predstavnika ima dva para krila s izraženom nervaturom od kojih su prednja hitinizirana i zaštitna, a stražnja opnasta i služe za let. Kreću se hodanjem i skakanjem koje omogućuje treći par dugih i snažnih nogu (Habdija i sur., 2011). Skakanje je kod skakavaca postalo visokospecijalizirana radnja koja je nimfama primaran način kretanja, dok odraslima omogućuje potisak potreban za let (Katz i Gosline, 1993; Snelling i sur. 2013). Ličinke izgledaju kao i odrasli kukci, a do stadija imaga će se kroz nepotpunu preobrazbu (heterometaboliju) presvući nekoliko puta. Ravnokrilci se dalje dijele u podrede dugoticalca (Ensifera) i kratkoticalca (Caelifera), svaki sa osam porodica. Neki predstavnici ravnokrilaca mogu se glasati stridulacijom, to jest proizvoditi zvuk tarenjem jednog dijela tijela u drugi. Glasanje je najčešće prisutno kod mužjaka i ima značajne uloge - od komunikacije do obrane i označavanja teritorija (Habdija i sur., 2011). Jedna osobina, koja ovaj red čini posebno zanimljivim, je fenotipska plastičnost. Ona se javlja samo kod porodice šaški (Acrididae), a omogućuje prijelaz između dvije različite životne faze – solitarne i gregarigene. Gregarigena faza prisutna je kod dvadesetak predstavnika podreda kratkoticalca, a njihov red čini jednim od najvećih gospodarskih štetnika na svijetu te zbog toga i jednim od najbolje istraženih (Simpson i Sword, 2008). U tropskim regijama upravo su skakavci najdestruktivniji gospodarski štetnici (Scanlan i sur, 2001; Andiatsirevombola i sur., 2016). Neke od najpoznatijih vrsta su skakavac selac (*Locusta migratoria* Linnaeus, 1758), egipatska šaška (*Schistocerca gregaria* Forsskål, 1775) te izumrli skakavac stjenjak (*Melanoplus spretus* Walsh, 1866) iz Sjeverne Amerike. Za razliku od solitarnih skakavaca, rojevi gregarigenih skakavaca, koji mogu imati do nekoliko milijardi jedinki, imaju potencijal uništavanja velikih površina prirodnog ili kultiviranog biljnog pokrova. Prijelaz između faza prvenstveno ovisi o vremenskim uvjetima, te posljedično, o dostupnosti hrane. Kako su u prošlosti, ali i recentno,

dokumentirane brojne najezde, neke i velikih razmjera, te pošto njihova pojava ovisi o vremenskim prilikama, postavlja se pitanje kako će globalno zatopljenje i klimatske promjene utjecati na skakavce. Tako se za podvrstu skakavca selca u Kini već predviđa da će zbog globalnog zatopljenja biti šire rasprostranjena i nanositi još veće štete (Tu i sur., 2012). Stoga je izrazito važno istražiti uvjete i uzroke pod kojima dolazi do ove faze te osmisliti i poboljšati mogućnosti upravljanja populacijama i sprječavanja najezdi. Uz to, potrebno je istražiti kako temperatura utječe na njihov cjelokupan životni ciklus, a ne samo na određene stadije kao što je bilo u većini istraživanja. Primjerice, istraživanje Tu i sur. (2012) obuhvaća utjecaj temperature tek od trećeg međustadija pa do smrti odrasle jedinke, dok istraživanja od van Wingerden i sur. (1991), Nishide i sur. (2015) i Ben Hamouda i Tanaka (2016) obuhvaćaju samo razdoblje inkubacije jaja.

1.2. Skakavac selac

Skakavac selac (eng. *Migratory locust*), poznat kao i europska šaška (*Locusta migratoria*, Linnaeus, 1758) najpoznatiji je i najrasprostranjeniji predstavnik ravnokrilaca. Spada u porodicu šaški te broji devet podvrsta. Zahvaljujući kozmopolitskoj rasprostranjenosti i značajnom utjecaju na ljudsko društvo, vrsta je dobro istražena te je modalni organizam za različita znanstvena istraživanja. Jedna je od vrsti s najbolje istraženim kompleksnim oblicima fenotipske plastičnosti. Fenotipska plastičnost skakavca selca ovisi o gustoći populacije, a odnosi se na dvije različite životne faze – solitarnu i gregarigenu. Također su i jedan od najbolje istraženih sustava u biologiji nutricionizma (Simpson i Raubenheimer, 2000; Miller i sur., 2009).

Tijelo solitarnih jedinki je zelene boje, dok su gregarigene žute, narančaste do crne boje (slika 1). Poznato je da su nimfe izlegnute kao solitarne malene i bijele, dok su one gregarigene veće i tamnije (Pener, 1991; Tanaka i Maeno, 2006, 2008; Ben Hamouda i sur., 2009; Ben Hamouda i Tanaka, 2016). Kao i kod većine kukaca, ženke su s 45 do 55 mm dužine veće od mužjaka, dugih 35 do 50 mm. Letna krila imaju izraženu nervaturu te su bezbojna, osim ponekih tamnijih uzoraka koji su učestaliji za gregarigene faze. Usni organ su za grizenje i žvakanje, a same gornje čeljusti (*mandibule*) su plave boje. Snažne i razvijene stražnje noge omogućuju stridulaciju i skakanje. Najznačajniji članak – bedro (*femur*), na stražnjem paru nogu je najrazvijeniji te s unutarnje je strane tamnijih nijansi smeđe, plave ili crne boje. Njegova duljina kod mužjaka iznosi 22 do 26 mm, a kod ženki 22 do 32 mm. Na *femur* stražnjih nogu nastavlja se dugi gnjat (*tibia*) žute, bež ili crne boje. Upravo su ovi članci ključni u promjeni životne faze jer pomoću njih jedinka taktilno prepoznaje je li sama ili je okružena drugim skakavcima.

U umjerenom pojasu razmnožavaju se jednom godišnje. Ovipozicija je u kolovozu i rujnu (http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/en/1010/1018/1078/index.html). Jajašca, prije zimske diapauze, u jesen prolaze preddiapauzni, a u proljeće postdiapauzni razvoj (Ingrisch, 1983; Wingerden i sur., 1991). Ženka pomoću leglice obično liježe jednu do tri ooteke, za iznadprosječno toplih sezona i do pet, koje obloži zaštitnom pjenom (slika 2). Svaka ooteka sadrži od 40 do 120 jajašaca. Za ovipoziciju, ali i inkubaciju, potrebno je rahlo i meko tlo ili

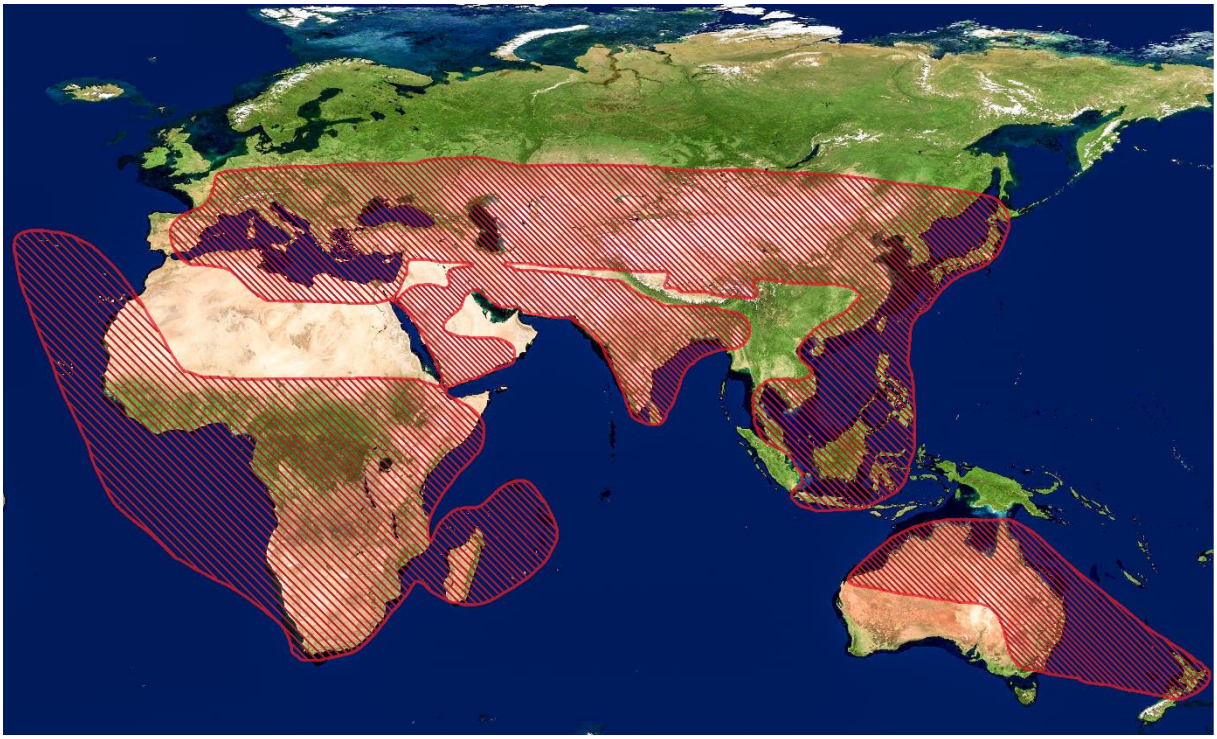
pijesak. Mladi se izliježu u svibnju i lipnju, a do stadija imaga obično prolaze pet nimfnih faza u slučaju gregarigenih, ili šest do sedam, u slučaju solitarnih skakavaca. Ovipozicija se odvija na istom životnom prostoru, osim u rijetkim slučajevima za vrijeme najezdi, kada može biti udaljena i tisućama kilometara od područja izlijeganja (http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/en/1010/1018/1078/index.html).

Slika 1: Imago gregarigene ženke (lijevo) i solitarne ženke (desno) (prilagođeno prema https://en.wikipedia.org/wiki/Migratory_locust)

Slika 2: Ženka uzgajanog skakavca selca u ovipoziciji

1.2.1. Rasprostranjenost i staništa

Nastanjuju gotovo sva područja umjerene i tropske klime – Europu, Afriku i Madagaskar, Arapski i Indo-Pakistanski poluotok, Kavkaz, centralnu i jugoistočnu Aziju, Australiju, Novi Zeland, Papuu i Novu Gvineju (slika 3). Sjevernu granicu rasprostranjenosti predstavljaju južni rubovi zone četinjača u Europi i Aziji, dok južnu granicu predstavlja Novi Zeland. Zapadnu čine Azorski otoci u Atlantskom oceanu, a istočnu otok Fidži u Tihom oceanu. Visinska rasprostranjenost je raznolika, od 0 do 4 000 metara nadmorske visine, poput planina središnje Azije. Time nisu samo najraširenija vrsta skakavca, već i ona koja nastanjuje širok spektar staništa s vrlo različitim klimatskim i okolišnim uvjetima. U umjerenim pojasevima imaju samo jednu generaciju godišnje, dok ih u tropskim zonama mogu imati i do pet (http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/en/1010/1018/1078/index.html). Nema ih u izrazito vlažnijim klimama jer su u takvim uvjetima izloženiji gljivičnim i bakterijskim infekcijama (Parker i Connin, 1964). Najraširenija od svih podvrsta je *Locusta migratoria migratoria* čiji je raspon od Francuske pa preko Europe i Azije, sve do Japana, stoga se i mnogi opisi vrste odnose upravo na tu podvrstu. Prema termalnoj fiziologiji i ekologiji, ova podvrsta vezana je za toplije klime (Tu i sur., 2012).



Slika 3: Geografska rasprostranjenost skakavca selca (Prilagođeno prema https://www.pexels.com/ i http://locust.cirad.fr/principales_especes/lmi_en.html)

1.2.2. Gregarigena životna faza

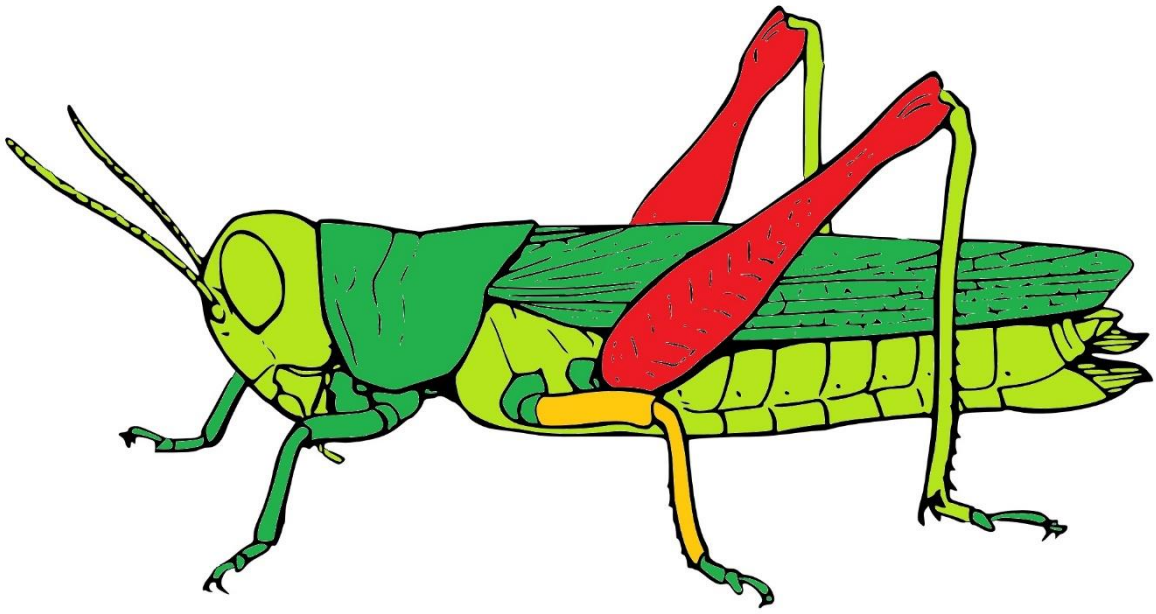
Engleski termin *locust*, za razliku od termna *grasshopper*, upotrebljava se za one vrste skakavaca koji se razlikuju od ostalih vrsta po fenotipskoj plastičnosti, odnosno različitim fenotipskim fazama i sposobnosti ulaska u gregarigenu (Simpson i Sword, 2008; Andiatsirevombola i sur., 2016). Kod gregarigenih vrsta skakavaca ekspresirane fazne osobine mogu biti blaže ili izraženije. Tako na primjer vrsta *Chortoicetes terminifera* Walker, 1870 (eng. *Australian plague locust*) pokazuje izuzetnu ovisnost ponašanja o gustoći populacije, ali ne i značajnije morfološke promjene (Simpson i Sword, 2008).

Skakavac selac pokazuje iznimnu fenotipsku plastičnost, koja ovisi o gustoći populacije (Pener i Simpson, 2008; Miller i sur., 2009). Solitarna faza javlja se za manje gustoće populacije, kada su skakavci u stadija imaga veličine 35 do 55 mm, a krila su kratka te duljinom ne prelaze zadak. Kriptično su obojeni te izbjegavaju međusobni kontakt (Simpson i Sword, 2008). Kao takvi su ograničeni na malena područja razmnožavanja gdje ne uzrokuju zamjetne ili velike gospodarske štete. Nakon povećanja gustoće populacije prva vidna promjena je ponašanje. Promjeni ponašanja prethode endokrini procesi. Dovoljno je samo nekoliko sati izlaganja drugim jedinkama, da se solitarni skakavci počinju skupljati u grupe. Kako se u prirodi jedinke sve više i više privlače, jednom započeta, gregarigena faza brzo se širi. Skakavci u stadiju imaga bivaju manji, krila su duga i prelaze zadak, boja prelazi iz kriptične zelene i smeđe u aposemično žutu i narančastu s crnim pjegama (Brázdil i sur., 2013).

Promijena ponašanja može nastupiti vizualnim, olfaktornim ili taktilnim podražajima. Taktilni podražaj, točnije direktno dodirivanje jedinki je najbrži pokretač promjena ponašanja. Osjetilne regije lokalizirane su na *femuru* i *tibii* drugog i trećeg para nogu (slika 4). Porastom temperature skakavci su aktivniji, što povećava vjerojatnost međusobnog susreta i početka gregarigene faze, ali i njeno brže širenje. Iako su fenotipske promjene u boji i ponašanju najočitije razlike među fazama, postoje i razlike u morfologiji, prehrambenoj selektivnosti, fiziologiji, metabolizmu, reprodukcijskoj fiziologiji, neurofiziologiji, endokrinologiji, molekularnoj biologiji, imunologiji i životnom vijeku. Zapravo se svojstva između faza mijenjaju kako bi osigurala manji mortalitet jedinki te rast populacije. Uzorci boja solitarnu će jedinku zaštititi od pogleda grabežljivaca, dok će aposemično obojenje gregarigenih jedinki predatore upozoriti na potencijalnu otrovnost. Gregarigene nimfe egipatske šaške, za razliku od solitarnih, imaju veću tendenciju prehrane biljkama, čiji su metaboliti toksični za kralježnjake. Isto tako, za gregarigene faze skakavci su rezistentniji na patogene (Simpson i Sword, 2008).

Fazne promjene i karakteristike ne mijenjaju se samo za života pojedine jedinke, već se akumuliraju i epigenetički prenose na slijedeće generacije. Potomci solitarne ženke će pri izlijeganju biti poput gregarigenih, ako je ženka bila izložena velikoj gustoći populacije neposredno prije ovipozicije. Nasuprot tomu, ako je imago gregarigene ženke sam neposredno prije i tokom ovipozicije, njezini potomci više će pokazivati ponašanje solitarnih skakavaca. Naime, ženka ootekama u tlu, kroz leglicu pridružuje i zaštitnu pjenu o čijem sastavu ovisi u kojoj će se fazi mladunci razvijati i izlegnuti. Tako ženka iz vlastitog iskustva predviđa gustoću populacije u kojoj će se izleći njeni mladi, te ih pomoću pjene i predispozira (Simpson i Sword, 2008).

Fenotipske razlike skakavca selca u Africi, Aziji i Australiji zapravo su toliko ekstremne da ih je Linneaus klasificirao kao odvojene vrste. Takvima su smatrane sve do 1921. godine, kada je ruski biolog Boris Uvarov dokazao da dvije faze imaju iste genotipe. Genetičke upute za fenotipske značajke obiju faza su u jednome genomu, čija ekspresija također ovisi o gustoći populacije (Simpson i Sword, 2008). Najznačajnije za ljude, ali i ekosustave, jesu njihove prehrambene navike. Gregarigeni skakavci u jednome danu mogu udvostručiti težinu (Brázdil i sur., 2013), a svaka jedinka za života može pojesti 300 do 500 g hrane, to jest biljnog pokrova. Prema tome, roj od milijardu jedinki ima potencijal pojesti 500 000 tona biljne hrane! Upravo su zbog takve proždrljivosti i posljedičnog pustošenja, ali i kanibalizma, kojemu se okreću u slučaju nestašice hrane, skakavci prisiljeni na masovne migracije (Simpson i Sword, 2008). Opisani rojevi brojali su više od dvije milijarde jedinki na svega 12 km². Masovni rojevi za prvog životnog stadija mogu sadržavati čak 80 000 jedinki u kvadratnome metru, dok za stadija imaga broje do 7 000 jedinki. Za razliku od solitarne faze, u kojoj je prehrana vrlo selektivna, jer ju čine samo određene vrste trava (porodica Poaceae), gregarini skakavci hrane se svim zelenim dijelovima biljke, ali i korom te tanjim granama stabala (Brázdil i sur., 2013). Glavna pokretačka sila rojeva su vjetrovi, koji ih nose u regije gdje se sudaraju zračne mase. Na takvim je mjestima više oborina, što pak stanište čini povoljnijim za razmnožavanje (Simpson i Sword, 2008).



Slika 4: Regije osjetljive na mehaničke podražaje važne za prijelaz u gregarigenu fazu: crvena boja predstavlja vrlo osjetljivu regiju, narančasta osjetljivu, svjetlo zelena slabo osjetljivu, a tamno zelena neosjetljivu regiju (preuzeto s https://pixabay.com/ i prilagođeno prema Simpson i sur., 2001)

1.2.3. Najezde

Vrijeme igra ključnu ulogu u gustoći populacije jer omogućuje ili inhibira rast biljaka, koje su hrana i stanište za skakavce. Pojava povoljnih mikroklima, izobilja hrane i staništa potiče solitarne skakavce da dođu u kontakt i započnu gregarinu fazu, dok rjeđa i disperzirana vegetacija, kao rezultat nepovoljnih vremenskih uvjeta, omogućuje solitarnim jedinkama da se lakše izbjegavaju. Najezde skakavaca događaju se isključivo od strane gregarigenih jedinki. Zabilježene su već u Bibliji, Kuranu i Tori, gdje su ih ljudi interpretirali kao božju kaznu te im pripisivali velika značenja. Međutim, iz istog razloga, njihove posljedice su često preuveličavane. Do najezdi može doći na svim kontinentima osim na Antarktiku. Imaju potencijal negativnog utjecaja na više od 760 milijuna ljudi, što je desetina svjetskog stanovništva (Simpson i Sword, 2008). Osim trava, uništavaju repu, duhan, kupus, krastavce, lubenice, dinje, suncokret, ricinus, pamuk, voće, ali i šume i travnjake (http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/en/1010/1018/1078/index.html).

Brázdil i sur. (2013) su objedinili dokumentirane najezde na područjima današnje Češke Republike, te ih pokušali povezati s određenim vremenskim i klimatskim uzorcima. Najezde su se najvjerojatnije odnosile upravo na skakavce selce. Najčešći dokumentirani oblici bili su formalne kronike lokalnog stanovništva sela i gradova, memoari i dnevnici. Prema zapisima čuvara kronika Praga, Františeka Pražskyjeg iz 1338. godine, rojevi skakavaca bili su toliko gusti da se sunčeva svjetlost nije mogla probiti do tla, a zvuk je bio toliko zaglušujući da se običan govor i zvonik crkve nisu mogli čuti…"gdje god su sletjeli pojeli su svu hranu, a ponegdje su konjima bili do koljena…uništili su mnoga polja Bohemije, Moravije, Mađarske i susjednih zemalja, a bilo ih je toliko da su otjerali čak i ptice…psi, svinje i druge životinje koje su se njima hranile, ubrzo bi uginuli ako ne bi popili veliku količinu vode…svećenici i stanovnici Praga okupili su se u zajedničkoj molitvi te su se uskoro pojavile vrane, svrake, kukavice i mnoge druge ptice koje su ih otjerale" (Zachová, 1997; Brázdil i sur., 2013). Na istom području značajnije najezde ponavljale su se u 16., 17. i 18. stoljeću. Svi zapisi napominju kako skakavci dolaze iz smjera sjeveroistoka ili jugoistoka, što znači da se gregarigeni skakavci nisu uspjeli razmnožiti na području Češke, već bi svaki put iznova bili doneseni vjetrom. Žarište odgovara području Karpata te se podudara s istočnim vjetrovima, odnosno strujanjem zraka. Također su važni i mjeseci najezdi, budući da su se one odigravale krajem kolovoza i početkom rujna, kada je velik dio uroda već bio ubran. Brázdil i sur. (2013.) zaključili su kako su najezde bile relativno rijetke pojave te da se ne mogu povezati ili očitati iz vremenskih i klimatskih uzoraka. Jedine iznimke bile su hladnija i vlažnija proljeća te vrlo kišna ljeta, stoga se najezde ne mogu koristiti za interpretaciju vremena i klime u prošlosti. Bolje razumijevanje zahtijevalo bi istraživanje i prikupljanje podataka iz žarišnih područja, u ovom slučaju Karpata, ali na tom području najezdi nema već 100 do 150 godina zbog intenzivne agrikulture i regulacije vodotoka (Nagy, 2006; Brázdil i sur., 2013).

Ekonomske i društvene posljedice najezdi kroz povijest su često bile precijenjene, što se objašnjava religijskim interpretacijama. Takvi su slučajevi najezdi u Austriji, Bohemiji, Tirolu i Švicarskoj u razdoblju od 1338. do 1341. godine, a u središnjoj Njemačkoj u razdoblju od 1473. do 1480., 1540-ih i 1693. godine (Rohr, 2007, 2009, 2010; Brázdil i sur., 2013). Što se tiče Italije, najezde su dolazile sa sjevera, a ne iz smjera Afrike ili Iberskog

poluotoka, te su one iz 14. i 16. stoljeća nanijele najveće štete po stanovništvo (Cammufo i Enzi, 1991; Brázdil i sur., 2013).

Intenzivna poljoprivreda, korištenje insekticida, kontrola vodostaja i vodnih tokova u posljednjem su stoljeću značajno smanjili potencijal pojave te samu pojavu gregarigene faze. No, u nekim dijelovima svijeta, poput Madagaskara ili zemalja bivšeg Sovjetskog saveza, najezde su i dalje konstantna prijetnja. Skakavac selac je najveći agrikulturni štetnik u Rusiji, Khazastanu (slika 5 i 6) i Uzbekistanu (Latchininsky, 2000; Sivanpillai i Latchininsky, 2007; Löw i sur., 2016). Tako je u Kazahstanu najezda iz 1999. godine uništila oko 2 200 kvadratnih kilometara polja žitarica prouzročivši štetu od 15 milijuna američkih dolara (Latchininsky, 2013; Löw i sur, 2016). Žarišta *Locusta migratoria migratoria* u Aziji su obale ili delte rijeka poput Volge, Amudarya, Syrdarya, Urala i Ilie te velikih stajaćica kao što su Aralsko more, Balkhasha, Alakolija i Zaisana. Ono što sva ova područja čini vrlo pogodnim staništima su zajednice trski (*Phagmites* sp.) (Tsyplenkov, 1970; Löw i sur., 2016). Za razliku od najezdi u češkoj povijesti, onima u Aziji prethodile su iznimno suhe godine, kada velika područja za razmnožavanje nisu bila poplavljena, čime su postala prigodna za ovipoziciju (Löw i sur, 2016).

Slika 5: Najezda polja u Kazahstanu koju su započele gregarigene nimfe skakavca selca (slika 6) (preuzeto s https://en.wikipedia.org/wiki/Migratory_locust)

Slika 6: Gregarigene nimfe skakavca selca (preuzeto s https://en.wikipedia.org/wiki/Migratory_locust)

1.2.3.1. Kontrola najezdi

Na jugu i jugozapadu Madagaskara, najezde devastirajuće za usjeve su redovita pojava (Lecoq i sur., 2011; Andiatsirevombola i sur., 2016). Uz podvrstu skakavca selca *Locusta migratoria capito*, dominantna je i ona crvenog skakavca (*Nomadacris septemfasciata* Audinet-Serville, 1883). Obje vrste imaju kontinuirane i geografski ograničene najezde (Magor i sur., 2008; Andiatsirevombola i sur., 2016). Učinkovite, a pritom i jeftine te ekološki prihvatljive metode kontrole populacija skakavaca su se pokazale iznimno teškima. Iako se skakavci mogu ubiti vrlo malim dozama insekticida (Parker i Connin, 1964), metode koje se na njih oslanjaju su skupe i štetne za okoliš (Holt i Cooper, 2006; Gill i Garg, 2011; Andiatsirevombola i sur., 2016). IPM (eng. Integrated Pest Management), odnosno „integrirano upravljanje štetočinama“ možda je jedino pogodno rješenje. Riječ je o skupu ekološki prihvatljivih metoda koje se koncentriraju na životni ciklus štetočina i njihovu interakciju sa živim i neživim dijelovima ekosustava (Ahuja i sur., 2015; Andiatsirevombola i sur., 2016). Neke metode, ukoliko se koriste same, nemaju značajan utjecaj na populaciju skakavaca, ali udružene s drugim metodama, postižu značajniji učinak. Na primjer, entomopatogene gljivice *Metarhizium acridum* (Driver i Milner) J.F. Bisch., Rehner i Humber, 2009 (slika 7), su visoko selektivni patogeni skakavaca, bez nuspojava za ostale organizme, no njihovo korištenje kao zasebna metoda je sporo i neučinkovito u kontroli najezdi (Lomer i Langewald, 2001; Jin i sur., 2008; Fang i sur., 2014; Andiatsirevombola i sur., 2016). Također, različiti sojevi Metarhizium sp. su toliko prilagođeni parazitiranju na skakavcima da podnose i vrlo visoke temperature. Različiti sojevi imaju optimalne temperature, pri kojima su i najučinkovitiji, međutim, pravilo je da njihova učinkovitost opada

s porastom temperature (Ouedraogo i sur., 1997). Isto tako, korištenje ptica poput čaplje govedarice (*Bulbucus ibis* Linnaeus, 1758) pokazalo se uspješnim samo za vrijeme najezdi, kada jedinke ne trebaju potrošiti puno energije da pronađu i pojedu skakavce. Zbog kiše ili sakrivanja u travi, solitarne ili gregarigene jedinke u početcima nisu dobar plijen, te se oportunističke čaplje radije hrane drugim kukcima. Stoga metoda korištenja ptica ne može spriječiti najezde, već samo usporiti napredak i smanjiti njihov intenzitet. Kombinacija ove dvije metode pokazala se vrlo uspješnom jer su skakavci zaraženi gljivicom *Metarhizium acridum*, ujedno i dostupniji čapljama govedaricama (Lomer i Langewald, 2001; Andiatsirevombola i sur., 2016).

Iako su Sjedinjene Američke Države poznate po izumrloj vrsti skakavca – stjenjačkom skakavcu, ostali štetnici iste porodice i dalje prouzrokuju štete i do 30 milijuna američkih dolara godišnje. Razdoblje od 1934. do 1938. godine označilo je nekoliko velikih najezdi, kada se šteta svake godine popela i preko 60 milijuna dolara! Važno je napomenuti kako rojevi skakavaca ne prouzrokuju štetu samo uništavanjem usjeva, već svojim tijelima i izlučevinama zagađuju vodu u rijekama i jezerima, izvorima, bunarima, cisternama i rezervoarima. Osim toga, predstavljaju opasnost za promet. Štetne su za cijeli ekosustav, jer skakavci uništavanjem biljnog pokrova drugim životinjama uzimaju hranu i stanište, te im onemogućuju zaštitu, gniježđenje i još mnogo toga. Nakon njihova odlaska potrebno je mnogo vremena da se ekosustav oporavi (Parker i Connin, 1964).

Kod upravljanja populacijama skakavaca, iznimno je važno poznavanje njihova životnog ciklusa jer su prehrana i aktivnost drugačiji u različitim dijelovima životnih stadija i presvlačenja. Nakon što se izlegnu, nimfe su prvih nekoliko sati slabo aktivne. Zapravo, za svakog stadija tokom presvlačenja, odnosno nekoliko dana prije i poslije, nimfe su neaktivne i ne hrane se. Stoga se najveći unos hrane i stvaranje rezervi odvija oko sredine svakog stadija između presvlačenja. Aktivni i gladni skakavci tada su izloženiji ne samo grabežljivcima, već i pesticidima. Najveće štete rade skakavci u stadiju imaga, koji su zbog konstantnog hranjenja i kretanja najlakši za kontroliranje pomoću grabežljivaca, patogena i insekticida (Tu i sur., 2012).

Slika 7: Skakavac uginuo od makroskopski vidljive infekcije gljivicom *Metarhizium acridum* (preuzeto sa https://en.wikipedia.org/wiki/Metarhizium_acridum)

1.3. Utjecaj temperature na životni ciklus

Za kukce je, zbog ektotermnosti, temperatura od vitalnog značaja. Kao takva, njihova tjelesna temperatura odražava onu okoliša te se konstantno mijenja (May, 1985; Zhang, 2002; Tu i sur., 2012). Kukcima to predstavlja problem, budući da većina bioloških procesa ovisi upravo o temperaturi (Zhang, 2002; de Jong i van der Have, 2009; Tu i sur., 2012), što je posebno naglašeno kod skakavaca kojima su ponašanje, metabolizam, rast i razvoj, životni ciklus, populacijska dinamika te geografska rasprostranjenost uvelike ovisni o njoj (Chappell i Whitman, 1990; Willott i Hassall, 1998; Fielding, 2004; Tu i sur., 2012). Najbolji primjer je ponašanje, koje zahtjeva rad mišića, a koji pri niskim temperaturama može biti u potpunosti zaustavljen (Josephson, 1981; Wang i Chen, 1989; Tu i sur., 2012). Pored toga, niske temperature značajno smanjuju stopu hranjenja, presvlačenja, parenja, ovipozicije i rasprostranjivanja (Whitman, 1988; Chappell i Whitman, 1990; Lactin i Johnson, 1995, 1996; Tu i sur., 2012).

Mnogi skakavci razvili su različite genetske, fiziološke i bihevioralne prilagodbe za preživljavanje preniskih ili previsokih temperatura. Te prilagodbe ujedno objašnjavaju i njihovu geografsku rasprostranjenost i distribuciju. Tako se *Locusta migratoria migratorioides* najbrže razvija pri 42°C (Hamilton, 1950), a *Chorthippus dubius* (Zubovski, 1898), iz Mongolije, pri 30°C (Wang i sur., 1988). Vrsta *Gomphoceridius brevipennis* (Brisout de Barneville, 1848) može hodati pri niskih 5°C (Marty, 1961), dok egipatska šaška hoda tek pri 24°C ili više (Hafez i Ibrahim, 1965; Tu i sur., 2012). Skakavci su također razvili i mehanizme za regulaciju tjelesne temperature (Chappell i Whitman, 1990; Lactin i Johnson, 1996; Miller i sur., 2009; Tu i sur., 2012). Za vrijeme hladnijih dana oni se griju sunčanjem ili boravkom na toplijim podlogama i supstratima. Za vrijeme vrućih dana sakrivaju se u hladu, a neke vrste se mogu hladiti i evaporacijom (Lactin i Johnson, 1996; Miller i sur., 2009; Tu i sur., 2012). To znači da za hladnijih dana, temperaturu zraka skakavci mogu kompenzirati sunčanjem, te tako nastaviti s rastom i razvojem, iako temperatura zraka ne zadovoljava minimalne uvjete za njih (Chappell i Whitman, 1990; Tu i sur., 2012). Tu i sur. (2012) uzgajali su podvrstu *Locusta migratoria manilensis* od trećeg stadija do uginuća odraslih jedinki pri 18, 21, 24, 27 i 30°C. Istraživanje je pokazalo da su stope rasta i razvoja pozitivne linearne funkcije temperature te da je minimum potreban za rast 15°C, a minimum potreban za razvoj 13°C. Obje vrijednosti su vrlo niske, ako se skakavci uspoređuju s ostalim kukcima. Uz to, pri 18°C nije došlo do parenja, dok je ovipozicija bila pri minimalno 21°C. Temperatura nije utjecala na konačnu masu imaga osim pri 18°C, gdje je ona, zajedno sa veličinom tijela, bila značajno manja. Ženke su pri 30°C izlegle veća jaja, puno ranije i u većim količinama, a životni vijek im je bio duži - sve naspram ženkama uzgajanim pri 24°C. Fekunditet kukaca ovisi o veličini tijela, stoga ne iznenađuje da manje ženke nesu i manji broj jaja koja su manja (Honek, 1993; Akman i Whitman, 2008; Tu i sur., 2012). Duži životni vijek omogućuje i duže razdoblje ovipozicije, odnosno razdoblje između prvog i posljednjeg izlijeganja jajašaca. Razvoj posljednja tri stadija *Locusta migratoria migratorioides* pri 18°C traje oko 60 dana, dok pri 30°C traje 15 dana. Usporedno tomu, razvoj nimfi vrste *Melanoplus sanguinipes* ((Fabricius) Gurney, 1962) s Aljaske pri 21°C traje 65 dana, a pri 39°C 16 dana (Fielding, 2004; Tu i sur., 2012). Temperatura je, osim za samu inkubaciju jajašaca, važna i za izlijeganje nimfi. Ukoliko su jaja skakavca selca i egipatske šaške inkubirana pod različitim termoperiodima, točnije 12 sati toplije, termofaze, te 12 sati hladnije, kriofaze, nimfe

skakavca selca izlegle bi se striktno za vrijeme termofaze, a nimfe egipatske šaške striktno za vrijeme kriofaze. Razlog je taj što su netom izlegnute nimfe najranjiviji životni stadij te za razvoj hitinskog oklopa u prvih nekoliko sati trebaju optimalne uvjete. Ovaj adaptivni mehanizam je toliko precizan, da je razlika od samo 1°C dovoljna za izlijeganje u termoperiodu ili krioperiodu. Iako su jaja obiju vrsta zakopana, te svjetlost ne dopire do njih, prisutan je i adaptivni mehanizam fotoperioda. U tom slučaju nimfe skakavca selca izlegnu se za vrijeme dana, a nimfe egipatske šaške noću (Nishide i sur., 2015).

Veza između skakavaca i temperature zraka je vrlo kompleksna (Uvarov, 1966, 1977; Chappell i Whitman, 1990; de Jong i van der Have, 2009; Tu i sur., 2012). Utjecaj temperature može se promijeniti s vremenom i ovisno o stadiju nimfi te samoj vrsti i populaciji (Whitman, 1987; Lactin i Johnson, 1995; Telfer i Hassall, 1999: Tu i sur., 2012). Hladno i kišovito vrijeme može smanjiti brojnost populacije, iako hrane može biti u izobilju (Guo i sur., 1991; Powell i sur., 2007; Tu i sur., 2012). Zbog oblaka se skakavci ne mogu osloniti na sunčanje, a zbog porasta vlage zraka te sporijeg rasta i razvoja izloženiji su i patogenima i grabežljivcima (Roy i sur., 2002; Tu i sur., 2012). Vrijeme s visokim temperaturama i malo oborina će generalno, ukoliko ima dovoljno hrane, povećati brojnost populacije (Joern i Gaines, 1990; Guo i sur., 1991; Tu i sur., 2012). Iako su, zbog povećane aktivnosti, za viših temperatura skakavci izloženiji predatorima, također, zbog bolje pokretljivosti imaju i veće šanse za bijeg, za razliku od onih pothlađenijih i tromijih. Na populacijsku dinamiku osim temperature, utječu i patogeni, predatori, lokalna prehrana i mikroklima (Uvarov, 1966, 1967; Tu i sur., 2012) te fotoperiod (Nishide i sur., 2015). Skakavci do određene mjere mogu regulirati tjelesnu temperaturu te je ona često drugačija od temperature zraka. Tako razdoblje ovipozicije u prirodi, za razliku od laboratorijskih uvjeta, može potrajati sve do listopada, iako su temperature ispod 21°C. Unatoč dobrobitima viših temperatura, zanimljiv je njezin kontradiktorni učinak na spermatogenezu. Naime, Zhao i sur. (2012) su istraživanjem ovisnosti apoptoze spermija o temperaturi, dokazali kako je optimalna temperatura za spermatogenezu 25°C, dok je apoptoza najveća pri 45°C.

1.3.1. Razvoj jaja

Jaja skakavaca u umjerenom pojasu prolaze kroz preddiapauzni i postdiapauzni (Post Diapause Development – PDD) razvoj. Wingerden i sur. (1991.) istraživanjem su pokazali kako ovisno o PDD razvoju vrste mogu biti ograničene na toplije i hladnije travnjake. Tako su one vrste, poput skakavca selca, kod kojih je PDD razvoj dug, ograničene na toplije travnjake. Ukoliko se jaja skakavca selca inkubiraju na hladnijem travnjaku, zbog dugog PDD-a nimfe bi se izlegle znatno kasnije te se ne bi stigle razviti do stadija imaga, ili ne bi uspjele postići ovipoziciju, ili se zbog niskih temperatura uopće ne bi izlegle (Wingerden i sur., 1991). Trajanje PDD-a i posljedičnog datuma izlegnuća je od ključnog značaja za završetak životnog ciklusa. Mnoge vrste skakavaca su zapravo ograničene na travnjake s niskom ili otvorenom, odnosno razbacanom vegetacijom, dok ih u vrlo gustim i visokim travnjacima nema. Rezultat je to temperature površine tla, koja je u visokim i gustim travnjacima značajno niža. Osim o strukturi travnjaka, temperatura pri tlu ovisi o orijentaciji prema sunčevoj svjetlosti i toplini, utjecaju vjetra i općem stanju tla (Barkman i Stoutjesdijk, 1987; Wingerden i sur., 1991).

Već spomenuto predispozicioniranje mladih pomoću zaštitne pjene od strane majke ipak može biti nadjačano promjenom temperature i vlage supstrata, no riječ je o vrlo kompleksnim odnosima. Jaja skakavaca vlagu mogu apsorbirati samo u tekućem obliku (Schulov i Pene, 1963; Ben Hamouda i Tanaka, 2016), a njezin izostanak produžuje embrionalni razvoj. Utjecaj temperature i vlage na embrionalni razvoj najbolje se vidi u fenotipskoj plastičnosti izlegnutih nimfi. Pri višim temperaturama i vlažnijem supstratu one su veće, tamnije i sklonije gregarinoj fazi, dok su pri nižim temperaturama i suhom supstratu manje, svjetlije i sklonije solitarnoj fazi. Stopa preživljavanja nimfi veća je pri višim temperaturama. Međutim, kada su velika jaja, iz kojih obično izlaze veće i tamnije nimfe, izložena suhim uvjetima, iz njih se izliježu male i svijetle nimfe. Neobično, ove nimfe, iako solitarne, do stadija imaga tokom razvoja su se presvlačile pet puta, što je karakteristika gregarigenih nimfi. Gustoća populacije tokom uzgoja, ili tokom razvitka u prirodi, važni su čimbenici koji utječu na broj presvlačenja do stadija imaga (Hunter-Jans, 1958; Tanaka i Maeno, 2008; Ben Hamouda i Tanaka, 2016). Temperatura za vrijeme embrionalnog razvoja, za razliku od temperature u ostalim životnim stadijima, može se koristiti za predviđanje brojnosti i dinamike budućih generacija (Ben Hamouda i Tanaka, 2016).

1.3.2. Mikroklimatski uvjeti

Rast, po definiciji prinos mase, ovisi o temperaturi zbog stope hranjenja, probave, asimilacije i metabolizma, koje koreliraju s temperaturom (Whitman, 1988; Yang i Joern, 1994; Harrison i Fewell, 1995; Tu i sur., 2012). Stopa i omjer u kojem se proteini i ugljikohidrati dobivaju iz hrane važni su aspekti kvalitetne prehrane. Kukci imaju dobru sposobnost prilagodbe ponašanja i fiziologije probave, kako bi što bolje regulirali unos i alokaciju tih nutrijenata. Kukci također imaju sposobnost postizanja nutritivne homeostaze putem termoregulacijskig ponašanja, ukoliko izvor proteina i ugljikohidrata varira s temperaturom. Clissold i sur. (2013) skakavcima selcima su pri različitim temperaturama ponudili pšenicu (*Triticum aestivum* L.) i travu vrste *Themeda triandra* Forsskål. Skakavci ponuđeni pšenicom su pri 32 i 38°C apsorbirali ugljikohidrate i proteine s istom učinkovitošću. Kod trave roda *Themeda*, pri 32°C skakavci su bolje apsorbirali ugljikohidrate, a pri 38°C proteine. Stoga su se skakavci, koji su u dodatnoj prehrani lišeni proteina, hranili s *Themeda triandra* pri 38°C, a oni čija je dodatna prehrana lišena ugljikohidrata, pri 32°C. U slučaju pšenice skakavci su uvijek odabrali višu temperaturu - 38°C, jer su pri njoj stopa rasta i razvoja veće. Jedina nuspojava je bila veća potreba za hranom. Prema saznanju Clissold i sur. (2013), skakavci su jedini kukci koji s tolikom učinkovitošću biraju mikroklimatske uvjete kako bi favorizirali bolju apsorpciju proteina i ugljikohidrata, a time i brži rast i razvoj. Sličnim istraživanjem Miller i sur. (2009) pokazali su kako skakavci s konstantnim izvorom hrane biraju temperature okoliša koje umjesto maksimalne iskoristivosti nutrijenata, koja se postiže pri 32°C, favoriziraju maksimalni rast i razvoj, postignut pri 38°C. Osim bržeg rasta i razvoja, dobrobiti toplijih mikroklima su brže dostizanje stadija imaga, što pak omogućuje bržu reprodukciju. Također je smanjena mogućnost mortaliteta koja ovisi o vremenu, a uključuje predatorstvo, kanibalizam i bolesti (Clancy i Price, 1987; Miller i sur., 2009). Mnogi kukci za života imaju rijetke i kratke prilike kada su omogućeni brzi rast, razvoj i

razmnožavanje, stoga ne čudi što skakavci selci u ovom slučaju više favoriziraju 38°C, koja će im naspram 32°C to brže i omogućiti (Miller i sur., 2009).

1.3.3. Temperaturni šok

Radi globalnog zatopljenja i klimatskih promjena te predviđanja i sprečavanja mogućih najezdi, važno je istražiti utjecaj temperaturnog šoka, to jest nagle promjene temperature te previsoke i preniske temperature na skakavca selca i druge gregarigene skakavce.

1.3.3.1. Hladna koma

Pri niskim temperaturama mnoge vrste kukaca ulaze u reverzibilno komatozno stanje, eng. takozvana „*Chill coma*“. Pri temperaturi zvanoj kritični minimum, koja je drugačija kod svake vrste, ulaze u stanje kompletne neuromuskularne paralize (Mellanby, 1939; Hazzel i Bale, 2011; MacMillan i Sinclair, 2011a; Andersen i sur, 2016). Ovisno o trajanju i intenzitetu kome, mogu se akumulirati razne ozljede, poput smrti mišićnih stanica (Nedvéd i sur., 1998; Koštál i sur., 2004; MacMillan i Sinclair, 2011a; Overgaard i MacMillan, 2017; Andersen i sur., 2016). Sama koma i oporavak povezuju se s gubitkom i oporavkom ionske homeostaze, posebice K^+ iona u vanstaničnoj tekućini. Taj gubitak poklapa se sa smrću stanice, no nije sigurno da li je i njen uzrok (Andersen i sur., 2016). Prema tome, postavljaju se hipoteze da je pokretač hladne kome depolarizacija membranskog potencijala nastala gubitkom ionske homeostaze (Findsen i sur., 2014). Međutim, istraživanje koje su proveli Findsen i sur. (2014) pokazalo je kako najveći utjecaj na mišiće nema ravnoteža iona, već sama temperatura.

Tolerancija kukaca na hladnu komu izuzetno varira među vrstama prilagođenima na različite temperaturne okoliše, a prema tome je često usko korelirana s njihovom distribucijom (Addo-Bediako i sur., 2000; Bale, 2002; Kimura, 2004; Sunday i sur., 2011; Kellermann i sur., 2012; Andersen i sur., 2015b; Andersen i sur., 2016). Tolerancija na hladnoću također je i vrlo plastično svojstvo, te odgovarajući tretmani niskim temperaturama, bilo u prirodnim, bilo u laboratorijskim uvjetima, značajno poboljšavaju tu toleranciju kod svih vrsta kukaca (Mellanby, 1954; Chen i sur., 1987; Gibert i Huey, 2001; Koštál i sur., 2004, 2006; Colinet i Hoffman, 2012; MacMillan i sur., 2015b; Andersen i sur., 2016). Skakavci selci izloženi kontroliranom hladnom stresu postepeno su imali veću stopu preživljavanja, čak i na staničnoj razini, te su se puno brže oporavljali. Vjerojatno je to rezultat bolje regulacije ionske homeostaze (Andersen i sur., 2016).

1.3.3.2. Toplinska ukočenost

Kao i s niskim temperaturama, tolerancija na visoke temperature također je važna u distribuciji ektotermnih životinja, uključujući kukce (Gaston i Chown, 1999; Sunday i sur., 2012; O'Sullivan i sur., 2016). Toplinski stres se kod nekih člankonožaca pokazao uzročnikom hiperkalijemije hemolimfe, koja ima štetne učinke na neuromuskulatorni sustav. Kao i kod hladnog stresa, nije poznata točna veza između uzroka i posljedica, odnosno je li hiperkalijemija uzrok ili posljedica stanične smrti. Skakavci selci izloženi temperaturi od 50°C, nakon prvotne hiperaktivnosti, ubrzo su doživjeli toplinski udar. Takvo stanje uzrokuje gubitak ionske ravnoteže i tešku hiperkalijemiju hemolimfe, koja se poklapa s početkom toplinske ukočenosti. Skakavci su volumen hemolimfe uspjeli održati stalnim, pa prema tome osmoregulacija nije pokretač hiperkalijemije. Kao i hladna koma, toplinska ukočenost reverzibilno je stanje. Tokom oporavka, skakavci su brzo povratili ionsku ravnotežu hemolimfe, no sljedeća 24 sata i dalje nisu bili u mogućnosti optimalno funkcionirati (O'Sullivan i sur., 2016).

2. CILJ RADA

Utjecaj temperature na životni ciklus skakavca selca nedovoljno je istraženo područje. Jasno je da će skakavci pri vrlo niskim ili visokim temperaturama uginuti, ili da će pri nižim temperaturama njihova aktivnost biti smanjena, a rast i razvoj usporeni, te obratno pri višim temperaturama. Međutim, utjecaj različitih temperatura zraka unutar temperaturna optimuma na njihov rast i razvoj, ali i ostale važne životne značajke, nedovoljno je istražen. Bez obzira što temperatura, kao samostalan čimbenik, nikako nije pokazatelj dinamike i budućnosti populacije, razumijevanje njezina utjecaja sigurno može pomoći boljem predviđanju i rješavanju problematike najezdi skakavaca u budućnosti. Stoga su provedeni inkubacija jaja i uzgoj skakavaca selaca pri različitim temperaturnim uvjetima s ciljevima:

- Određivanje utjecaja supstrata na razdoblje inkubacije jaja,
- Određivanja utjecaja četiri različitih temperatura maksimalne temperature (20 ± 2°C, 25 ± 2°C, 30 ± 2°C, 35 ± 2°C) na razdoblje inkubacije jaja i životni ciklus skakavca selca (broj presvlačenja, trajanje stadija između presvlačenja, vrijeme potrebno za dostizanje stadija imaga),
- Usporedbe mortaliteta jedinki pri različitim uzgojnim uvjetima.

3. MATERIJALI I METODE

3.1. Istraživana vrsta

Predmet istraživanja je vrsta skakavac selac (*Locusta migratoria* Linnaeus, 1758) (slika 1 i 8). Svi skakavci i materijali za potrebe istraživanja dobiveni su u Ustanovi Zoološki vrt grada Zagreba. Korišteni prostor također je unutar Ustanove. Podvrsta nije poznata. Klasifikacija vrste je sljedeća:

CARSTVO: Animalia (životinje)

KOLJENO: Arthropoda (člankonošci)

POTKOLJENO: : Hexapoda (šesteronošci)

RAZRED: Insecta (kukci)

RED: Orthoptera (ravnokrilci)

PODRED: Caelifera (kratkoticalci)

PORODICA: Acrididae (šaške)

ROD: *Locusta*

VRSTA: *migratoria*

3.2. Postavljanje i provođenje istraživanja

Nakon postavljanja terarija i namještanja temperatura, iz sobe za uzgoj beskralježnjaka izdvojeno je sveukupno 64 jedinke, i to 32 para imaga, isključivo onih kod kojih je ženka već nosila mužjaka ili koji su se parili (slika 8). Četiri para jedinki i posuda sa supstratom za ovipoziciju postavljeni su u obije polovice svih uzgojnih terarija. Supstrat za ovipoziciju bio je pijesak (ovipozicija i inkubacija kasnije su ponovljeni sa mješavinom zemlje i pijeska kao supstratom, isključivo radi usporedbe trajanja inkubacije ovisno o supstratu). Nakon pet dana i potvrđenih nekoliko ovipozicija u svakom terariju, parovi su vraćeni u sobu za uzgoj beskralježnjaka. Supstrat je redovito provjeravan i po potrebi poprskan. Nakon što su se sve nimfe izlegle, supstrat je ostavljen još nekoliko dana radi mogućih zaostalih jedinki, a zatim izvađen. Nimfe i imagi su do kraja istraživanja ostali u istim terarijima. Uzgojni terariji redovito su obilaženi, nimfe prebrojavane, evidentirane i, u slučaju uginuća, uklanjane. Za stadija imaga supstrat za ovipoziciju ponovo je vraćen u terarij. Osim trajanja inkubacije i mortaliteta, bilježeno je i trajanje razdoblja između presvlačenja te vremensko razdoblje između zadnjeg presvlačenja i prvog parenja i ovipozicije. Tokom izrade rada, sveukupno je uzgojeno 758 jedinki.

Slika 8: Parenje mužjaka i ženke uzgajanih skakavaca selaca

3.3. Razdoblje uzgoja

Inkubacija je započeta 8. veljače 2018., a uzgoj je završen 18. travnja 2018. godine, što je sveukupno 70 dana. Cjelokupan životni ciklus nije zaokružen, odnosno postignut, zbog metodoloških problema koji su navedeni u poglavlju 3.5. Bez obzira na to, prikupljeni su usporedivi i donekle zadovoljavajući podaci.

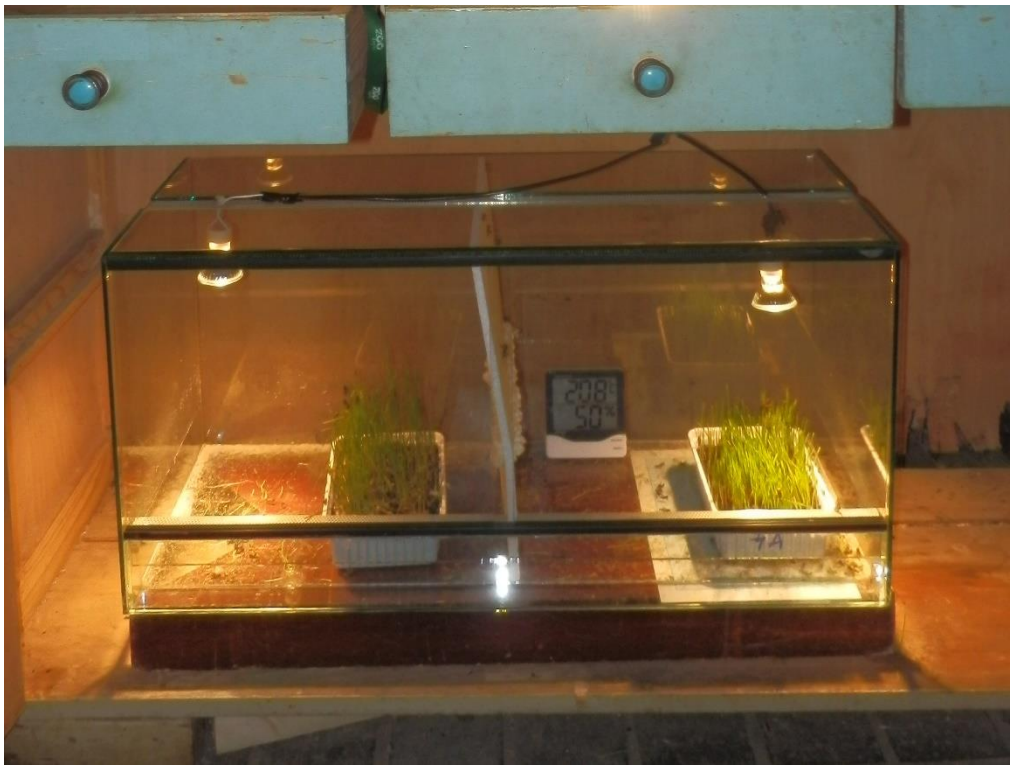
3.4. Dizajn pokusa

Skakavci su uzgajani u Ustanovi Zoološki vrt grada Zagreba. Na četiri uzgojne postaje, to jest unutar četiri prostorije su pomoću sobne temperature te dodatkom LED ili halogenih žarulja, postignute željene maksimalne temperature uzgoja. Veliki stakleni terariji postavljeni su u svaku prostoriju. Terariji su bili podijeljeni na dva jednaka dijela pregradom od stakla ili stiropora. Obije polovice terarija imale su iste uvjete, no različit broj skakavaca. Fotoperiod je u svim prostorijama iznosio 12 sati svjetla i 12 sati tame, a kako su o njemu, odnosno o žaruljama, ovisile i temperature, postignute su i minimalne temperature uzgoja. Skakavci selci su stoga 12 sati bili izloženi maksimalnim temperaturama, a 12 sati minimalnim temperaturama, što je donekle reprezentativna imitacija prirodnih uvjeta dana i noći. Za razliku od maksimalnih temperatura, minimalne nisu kontrolirane već samo zabilježene te su bile jednake noćnim temperaturama u prostoriji, a promatranje i bilo kakav oblik intervencije bili su onemogućeni. Odabrane prostorije su izložbena postava „Domaća hiža“, soba za uzgoj beskralježnjaka na sektoru ptica močvarica, pomoćna soba za uzgoj beskralježnjaka na sektoru ptica močvarica, te edukacijski centar (slika 9, 10, 11 i 12). Postignute temperature uzgoja prikazane su u tablici 1.

Tablica 1: Maksimalne i minimalne temperature postignute na postajama

POSTAJA	Maksimalna temperatura (°C)	Minimalna temperatura (°C)
Domaća hiža	20 ± 2°C	12 ± 2°C
Soba za uzgoj	25 ± 2°C	20 ± 2°C
Pomoćna soba za uzgoj	30 ± 2°C	26 ± 2°C
Edukacijski centar	35 ± 2°C	21 ± 2°C

Vlaga zraka na svim postajama iznosila je 40 do 50%. Izvor hrane bila je isključivo pšenica (*Triticum aestivum* L.), koja je bila stalno prisutna. Svježa pšenica može podići vlažnost zraka, ali kao što Clarke i Langely (1962) navode, taj je učinak zanemariv.



Slika 9: Uzgojni terarij u domaćoj hiži. Svaka polovica je volumena oko 50 dm^3

Slika 10: Uzgojni terarij u sobi za uzgoj beskralježnjaka. Svaka polovica je volumena oko 50 dm^3

Slika 11: Uzgojni terarij u pomoćnoj sobi za uzgoj beskralježnjaka. Svaka polovica je volumena oko 55 dm^3

Slika 12: Uzgojni terarij u edukacijskom centru. Svaka polovica je oko 100 dm^3

3.5. Metodološki problemi

Prvotni plan, naveden u prijavi teme diplomskog rada, bio je određeni broj jedinki skakavaca iz svakog terarija premjestiti u druge terarije s drugačijim temperaturnim uvjetima, nakon njihova zadnjeg presvlačenja. Tada je pretpostavljano da će se skakavci, budući da su u gregarigenoj životnoj fazi, presvući pet puta. Međutim, pripreme i probni uzgoji skakavca selca utrošili su velik dio vremena, stoga je za samu provedbu preostao ograničeni vremenski rok. Osim vremenskog ograničenja koje je onemogućilo provođenje cijelog životnog ciklusa na svim postajama, tokom izrade rada pojavio se još jedan znatni problem. Veliki broj skakavaca na svim temperaturama počeo je ugibati bez objašnjenja. Simptomi prije uginuća bili su paraliza, trzanje stražnjim nogama, rad čeljusti te vrlo često, osušeni izmet koji jedinke nisu do kraja izbacile. Redovito su na dnu terarija pronađene paralizirane ili uginule jedinke, koje su odmah odstranjene. Timaritelji i djelatnici zoološkog vrta već su upoznati s tom problematikom, a pojavu, kojoj ne znaju uzroka i objašnjenja, nazivaju „pijani skakavci“. Nekoliko takvih jedinki bilo je prebačeno u poseban mali terarij s hranom, no nakon jednog dana i one su uginule. Tokom provedbe rada, u prostoriji za uzgoj beskralježnjaka, kod ostalih skakavaca iz izložbe, ovih simptoma i učestalog ugibanja nije bilo. Svi potencijalni razlozi ugibanja su razmotreni, ali nije pronađen uzrok. Budući da su skakavci u postavi zoološkog vrta hranjeni istom pšenicom, prehrana nije uzrok; uginuća i simptomi su se javljali u svim terarijima, tako da uzrok nisu niti LED ili halogene žarulje, niti temperatura, niti pregrada od stiropora, niti veličina terarija, niti vlaga zraka, čija je razlika iznosila oko 10%; i gljivice Metarhizium sp. također su odbačene kao uzrok, budući da nije bilo vidljivih tragova oboljenja; uginuli i paralizirani skakavci stavljeni su u vodu, kao potvrdu da nisu ni domadari parazita strunaša (Nematomorpha). Simptomi su najizraženiji bili u terariju pomoćne sobe za uzgoj, gdje su uginule sve jedinke. Uzgoj je zbog toga ponovljen. Međutim, simptomi i uginuća su se uzgoju opet pojavili, ali ovoga puta manjeg intenziteta. Zbog učestalog ugibanja je bilo teško odrediti uzrok, odnosno koja je jedinka uginula kao „pijani skakavac“, a koja od drugih uzroka, stoga su sve vrste uginuća izjednačene. Od 758 uzgojenih jedinki, sveukupno ih je uginulo 456. Zanimljivo, u posljednjih nekoliko stadija više nije bilo simptoma i toliko uginuća, no, timaritelji navode kako se u njihovom slučaju „pijani skakavci“ javljaju upravo za tih stadija.

3.6. Statistička obrada podataka

Podaci su obrađeni u programu MS Excel 2016. Proveden je Kruskal-Wallis test za usporedbu razlika u duljini trajanja razvojnih stadija između različitih temperaturnih uvjeta. Kao post hoc test korišten je test multiple usporedbe. Analiza je provedena u programskom paketu Statistica 13.

4. REZULTATI

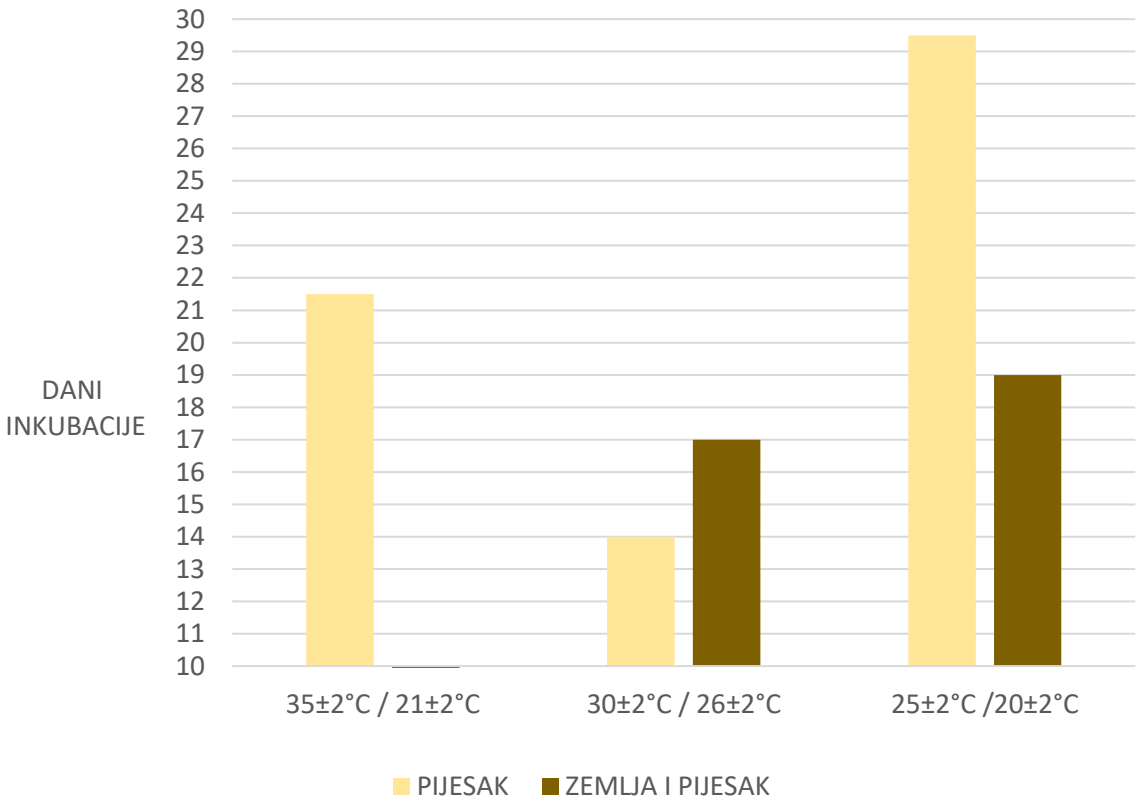
4.1. Životna faza uzgajanih skakavaca

Fenotipske značajke, poput obojanosti i ponašanja uzgajanih skakavaca selaca, upućuju na to da su sve jedinke bile u gregarigenoj životnoj fazi tokom cijelog razdoblja uzgoja. Iako su bile prisutne i svijetle i tamne nimfe sve jedinke imaga bile su žute s crnim uzorcima po tijelu i krilima. Tokom provođenja istraživanja nije primijećeno kako se jedinke međusobno odbijaju, kao u slučaju solitarnih jedinki, već upravo suprotno, jedinke su se grupirale i to posebice u blizini žarulja (slika 13). Stadij imaga, dostigle su nimfe na postajama u edukacijskoj dvorani i sobi za uzgoj beskralježnjaka, odnosno pri maksimalnim temperaturama od 35 ± 2°C i 25 ± 2°C. Do stadija imaga nimfe su prošle kroz šest razvojnih stadija i šest presvlačenja.

Slika 13: Gregarigene nimfe skakavca selca grupirane ispod LED žarulje, odnosno izvora svjetlosti i topline (primijećena su i grupiranja na dnu terarija, dakle dalje od izvora svjetlosti i topline)

4.2. Utjecaj temperature i supstrata na razdoblje inkubacije

Razdoblje inkubacije bilo je najkraće pri maksimalnoj temperaturi od 30 ± 2°C i pijeskom za supstrat, a iznosilo je dva tjedna. Najduža razdoblja inkubacije trajala su između 27 i 32 dana, a odvijala su se u pijesku te pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C. Inkubacija nije uspjela na postaji s najnižom maksimalnom temperaturom od 20 ± 2°C, bez obzira na supstrat. Temperaturna razlika između minimalne i maksimalne temperature u slučaju najkraćeg razdoblja inkubacije u pijesku iznosila je od 4 do 8°C, a u slučaju najdužeg razdoblja inkubacije od 5 do 9°C. Pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C razdoblje inkubacije u pijesku trajalo je između 20 i 23 dana, a temperaturna razlika iznosila je od 14 do 18°C. Razdoblje inkubacije pri maksimalnoj temperaturi od 30 ± 2°C te mješavini zemlje i pijeska za supstrat trajalo je 17 dana, što je četiri dana više u odnosu na sam pijesak kao supstrat. Inkubacija u mješavini zemlje i pijeska za supstrat, pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C iznosila je 19 dana, što je čak 13 dana kraće od najdužeg razdoblja inkubacije – onoga pri istoj temperaturi i samo pijeskom za supstrat (slika 14). Jaja inkubirana na maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C u mješavini zemlje i pijeska za supstrat nisu se izlegla.



Slika 14: Utjecaj temperature (prikazane kao maksimalna i minimalna) i supstrata na trajanje razdoblja inkubacije

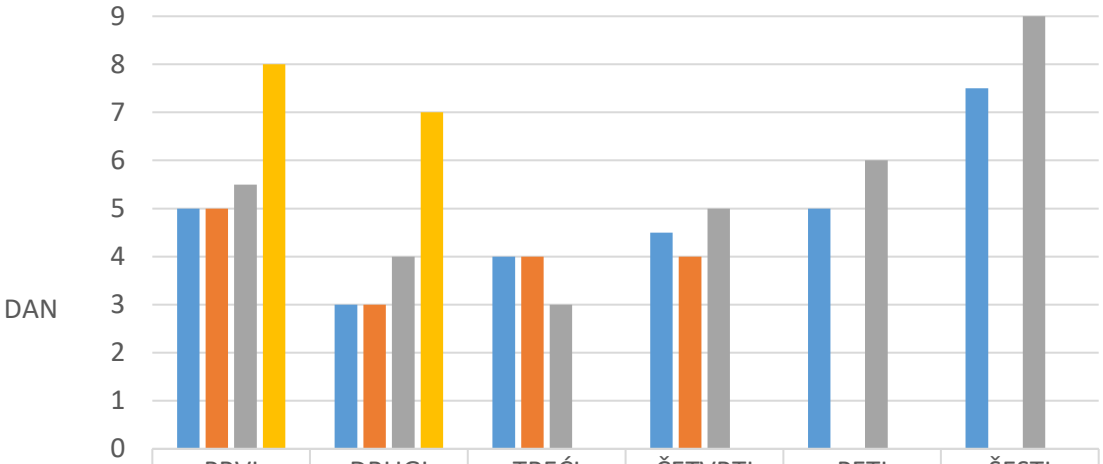
4.3. Utjecaj temperature na trajanje razvojnih stadija

Temperatura zraka utječe na razvoj nimfi. Nimfe su u prvom razvojnom stadiju, odnosno od izlijeganja do prvog presvlačenja, pri temperaturnom rasponu maksimalnih temperatura od 35 ± 2°C do 25 ± 2°C provele pet ili između pet i šest dana. Nimfe uzgajane pri maksimalnoj temperaturi od 20 ± 2°C prvi su stadij završile tek nakon osam dana. Drugi razvojni stadij kod nimfi uzgajanih pri maksimalnim temperaturama u rasponu od 35 ± 2°C do 25 ± 2°C trajao je od tri do četiri dana, dok je u slučaju maksimalne temperature od 20 ± 2°C trajao sedam dana. Zbog vremenskog ograničenja izrade diplomskoga rada, uzgajanje nimfi u domaćoj hiži, odnosno pri maksimalnoj temperaturi od 20 ± 2°C prekinuto je nakon drugog razvojnog stadija. Treći razvojni stadij na preostalim postajama trajao je tri ili četiri dana, a četvrti razvojni stadij od četiri do pet dana. Međutim, nimfe uzgajane pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C u trećem razvojnom stadiju provele su jedan dan manje od nimfi uzgajanih pri višim temperaturama, dok su u četvrtom razvojnom stadiju provele pola ili cijeli dan više. Zbog vremenskog ograničenja izrade diplomskoga rada, uzgajanje nimfi u pomoćnoj sobi za uzgoj beskralježnjaka, odnosno pri maksimalnoj temperaturi od 30 ± 2°C prekinuto je nakon četvrtog razvojnog stadija. Nimfe uzgajane pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C peti su razvojni stadij završile u šest dana, dok su nimfe uzgajane pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C u tom stadiju proveli dan manje, odnosno pet dana. Stadij imaga nimfe su dostigle nakon šestog razvojnog stadija, koji je pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C trajao devet dana, a pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C između sedam i osam dana. Stadij imaga dostigle su samo nimfe uzgajane pri maksimalnim temperaturama od 25 ± 2°C i 35 ± 2°C (slika 15).

Utjecaj temperature na trajanje razvojnih stadija testirano je Kruskal-Wallis testom, ali samo za podatke do 3. razvojnog stadija jer su podaci nepotpuni. Zabilježene su statistički značajne razlike u duljini trajanja stadija ($H(3, N=22) = 9{,}931$, $p = 0{,}0182$), pri čemu se prema testu multiple usporedbe statistički značajno razlikuje duljina razvojnih stadija između 20 ± 2°C i 30 ± 2°C ($p = 0{,}046$) i između 20 ± 2°C i 35 ± 2°C ($p = 0{,}046$).

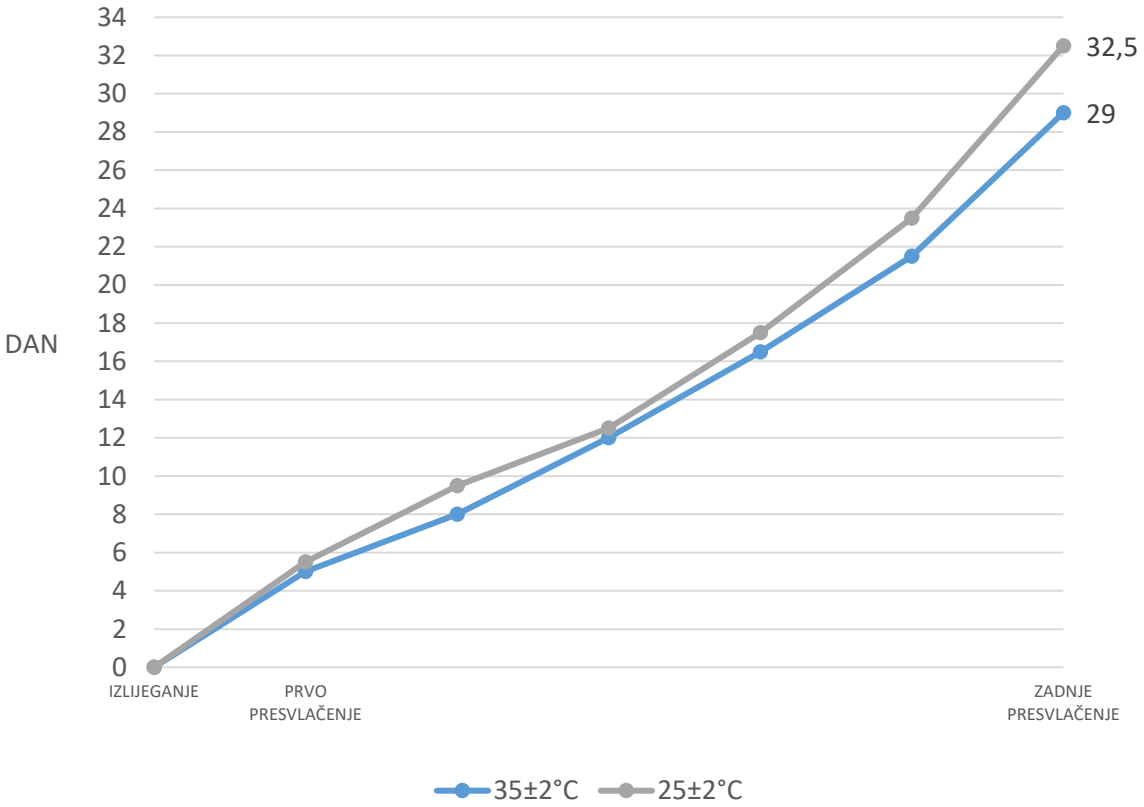
Zbog vremenskog ograničenja izrade diplomskoga rada, uzgajanje nimfi i imaga u sobi za uzgoj beskralježnjaka, odnosno pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C prekinuto je deset dana nakon dostizanja stadija imaga. U tom vremenskom razdoblju nije primijećeno sparivanje ili parenje jedinki niti ovipozicija. Jedinke imaga uzgajane pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C sparile su se šest dana nakon zadnjeg presvlačenja. Prvo parenje zabilježeno je devet dana nakon zadnjeg presvlačenja. Ovipozicija je uslijedila dva ili tri dana nakon parenja. Zbog vremenskog ograničenja izrade diplomskoga rada, uzgajanje nimfi i imaga u edukacijskom centru, odnosno pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C prekinuto je četiri dana nakon posljednje ovipozicije, stoga nije bilo niti izlijeganja novih nimfi.

Razvoj nimfi do konačnog stadija – imaga , pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C trajao je između 32 i 33 dana, a pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C razvoj je trajao 29 dana (slika 16).



	PRVI STADIJ	DRUGI STADIJ	TREĆI STADIJ	ČETVRTI STADIJ	PETI STADIJ	ŠESTI STADIJ
35±2°C	5	3	4	4,5	5	7,5
30±2°C	5	3	4	4		
25±2°C	5,5	4	3	5	6	9
20±2°C	8	7				

Slika 15: Utjecaj temperature zraka na trajanje pojedinih razvojnih stadija skakavca selca (prikazane su maksimalne uzgojne temperature zraka)

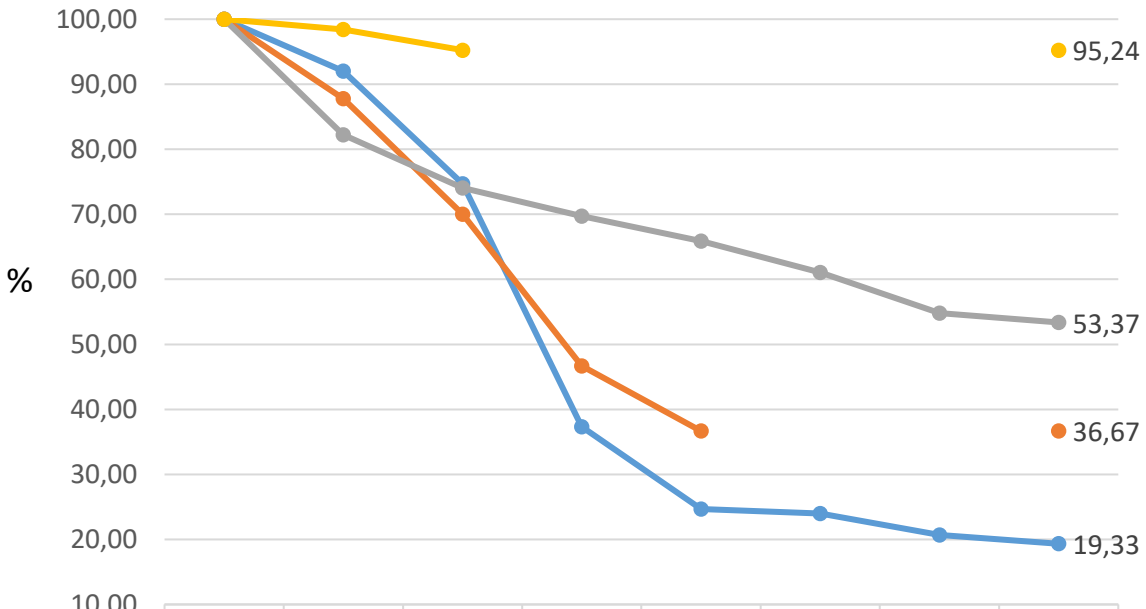


Slika 16: Utjecaj temperature zraka na trajanje pojedinih razvojnih stadija s naglašenim vremenskim razdobljem do razvoja stadija imaga (uzgojni uvjeti prikazani su prema maksimalnim temperaturama zraka)

4.4. Utjecaj temperature na mortalitet

Ukupan broj uginulih skakavaca uzgojenih pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C je 121. Ukupan broj skakavaca uzgajanih pri toj temperaturi je 150. Stadij imaga tako je dostiglo samo 29 jedinki, dok je sveukupno uginulo 80.67% jedinki, od čega najviše tokom trećeg razvojnog stadija (slika 17). Usporedno s time, pri maksimalnoj temperaturi od 25 ± 2°C, stadij imaga dostiglo je 111 od ukupno 208 jedinki, što znači da je sveukupno uginulo 46.63% jedinki, od čega najviše tokom prvog razvojnog stadija. Nimfe uzgajane pri maksimalnoj temperaturi od 30 ± 2°C dostigle su četvrti razvojni stadij, a do kojega je uginulo 171 od ukupno 270 jedinki, što iznosi 66.33%. Usporedno s time, do kraja četvrtog razvojnog stadija, pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C uginulo je 75.33% nimfi, a pri od 25 ± 2°C uginulo je 34.13% nimfi.

Nimfe uzgajane pri maksimalnoj temperaturi od 20 ± 2°C dostigle su treći razvojni stadij, a do kojega je uginulo samo tri jedinke, što od ukupnih 63 čini samo 4.8%. Nimfe na drugim postajama su do trećeg razvojnog stadija ugibale u značajno većim postocima. Mortalitet jedinki do trećeg razvojnog stadija pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C iznosio je 25.33%, pri 30 ± 2°C iznosio je 30%, dok je pri 25 ± 2°C iznosio 25.96%.



	A	B1	B2	B3	B4	B5	B6	C
35±2°C	100,00	92,00	74,67	37,33	24,67	24,00	20,67	19,33
30±2°C	100,00	87,78	70,00	46,67	36,67			36,67
25±2°C	100,00	82,21	74,04	69,71	65,87	61,06	54,81	53,37
20±2°C	100,00	98,41	95,24					95,24

Slika 17: Mortalitet jedinki izražen kao postotak preostalih jedinki u svakom razvojnom stadiju te na kraju pokusa (A označava početak pokusa, odnosno izlegnute jedinke prikazuje kao ukupan broj jedinki; B1-B6 označava presvlačenja između stadija; C označava konačan broj jedinki, uključujući i uginuća imaga; sve vrijednosti izuzev °C izražene su u postotcima; postaje su prikazane prema maksimalnim temperaturama zraka)

5. RASPRAVA

5.1. Životna faza uzgajanih skakavaca

Fenotipske značajke i ponašanje pokazatelji su gregarigene životne faze uzgajanih skakavaca. Ben Hamouda i Tanaka (2016) navode kako se gregarigeni skakavci selci do stadija imaga presvlače obično pet puta. Skakavci selci uzgajani u Ustanovi Zoološki vrt grada Zagreba, dakle, iako su u gregarigenoj fazi, do stadija imaga prolaze kroz šest razvojnih stadija i presvlačenja. Takav slučaj je zabilježen na dvije uzgojne temperature na kojima je postignut stadij imaga. Ova pojava najvjerojatnije je rezultat nepoznate podvrste skakavca selca i nebrojenih godina i generacija njihova uzgoja u zatočeništvu i pod konstantnim uvjetima.

Skakavci selci uzgajani su u terarijima volumena od 50 do 100 dm^3, pri čemu je najveći broj jedinki u najmanjem prostoru (50 dm^3) iznosio 270 nimfi. Miller i sur. (2009) gregarigene skakavce selce uzgajali su u terarijima volumena 255 dm^3, koji su brojali od 500 do 1.000 jedinki. Gustoća populacije, tokom provedenog istraživanja, u terariju s najviše jedinki manja je no u istraživanju Miller i sur. (2009). Jedinki imaga u terariju u edukacijskom centru bilo je 13 i 16 na 55 dm^3 stoga bi bilo zanimljivo provesti istraživanje o životnim fazama i trajanju životnih ciklusa skakavaca izlegnutih nakon takve gustoće populacije, koja je relativno malena ne samo u usporedbi s istraživanjem Miller i sur. (2009) već i gustoćama populacija tokom ovog istraživanja.

5.2. Utjecaj temperature i supstrata na razdoblje inkubacije

Inkubacija je provedena u dva različita supstrata, radi pretpostavke kako svaki ima drugačiju sposobnost zadržavanja vlage, no, rezultati nisu relevantni. Za razliku od supstrata, utjecaj temperature na razdoblje inkubacije može se interpretirati. Jaja su se najbrže inkubirala na postaji s maksimalnom temperaturom od 30 ± 2°C i minimalnom od 26 ± 2°C. Temperaturna razlika iznosila je maksimalno 8°C. Usporedno s time, razdoblje inkubacije je najduže trajalo na postaji s maksimalnom temperaturom od 25 ± 2°C i minimalnom od 20 ± 2°C. Temperaturna razlika iznosila je maksimalno 9°C. Razlika između minimalne i maksimalne temperature zraka u terariju u edukacijskom centru iznosila je čak 18 ± 2°C, dok je razdoblje inkubacije trajalo između 21 i 22 dana. Najveće i najznačajnije razlike između svih postaja s uspjelom inkubacijom su zapravo minimalna temperatura zraka i razlika između minimalne i maksimalne temperature zraka. Kako za razdoblje inkubacije nije važna svjetlost, već temperatura zraka, i posljedično – supstrata, različito trajanje razdoblja inkubacije u ova tri slučaja može se najvjerojatnije pripisati različitim minimalnim temperaturama zraka i razlici između minimalne i maksimalne temperature zraka. Minimalna temperatura i najmanja razlika između minimalne i maksimalne temperature zabilježeni su na postaji s najkraćim razdobljem inkubacije. Najduže razdoblje inkubacije vjerojatno se može pripisati najnižom minimalnom temperaturom među postajama, dok se relativno dugo razdoblje inkubacije na

postaji s najvišom maksimalnom temperaturom vjerojatno može pripisati i niskoj minimalnoj temperaturi i velikoj razlici između minimalne i maksimalne temperature. Kako bi ovi rezultati bili potvrđeni i dorađeni, trebalo bi provesti zasebno istraživanje.

Razdoblje inkubacije u istraživanju Nishide i sur. (2015) trajalo je 15 dana na srednjoj temperaturi zraka od 30°C, uz blaži krioperiod i termoperiod. Temperatura je također blago promijenjena ovisno o fotoperiodu. Razdoblje inkubacije u istraživanju koje su proveli Ben Hamouda i Tanaka (2016) trajalo je 16 dana pri konstantnih 30 ± 2°C. Uz slične uvjete kao u navedenim istraživanjima, u provedenom je istraživanju razdoblje inkubacije trajalo 14 dana. Prema tome, podaci su u skladu s dosadašnjim istraživanjima ove vrste. Ben Hamouda i Tanaka (2016) inkubaciju su također provodili na konstantnih 20 ± 2°C te je trajala 51 dan. Inkubacija pri maksimalnoj temperaturi zraka od 20 ± 2°C u ovom radu nije uspjela što se može pripisati preniskoj minimalnoj temperaturi zraka, a time i supstrata, koja je iznosila svega 12 ± 2°C.

5.3. Utjecaj temperature na trajanje razvojnih stadija

Rezultati utjecaja temperature na životni ciklus skakavca selca, odnosno trajanje pojedinih razvojnih faza nimfi i vrijeme potrebno do stadija imaga, na žalost su u potpunosti usporedivi samo za dvije postaje. Stoga je odmah važno napomenuti kako je ovaj dio istraživanja potrebno ponoviti i izraditi bez vremenskog ograničenja, kako bi podaci bili dostupni za svaku postaju i uzgojne temperature, te kako bi životni ciklusi skakavaca bili potpuni i zaokruženi. Dio rezultata ipak je dostupan i relevantan, posebice što se tiče dvije postaje na kojima su skakavci dostigli stadij imaga. Međutim, iako je razlika maksimalne temperature zraka na te dvije postaje značajnih 10 ± 2°C, vrijeme potrebno do stadija imaga razlikuje se za svega tri do četiri dana. Također, očekivano je da je utjecaj temperature na rast i razvoj, odnosno trajanje pojedinih razvojnih faza, značajniji no što pokazuju rezultati. Razlike u trajanju pojedinih razvojnih faza pri maksimalnim uzgojnim temperaturama od 25 ± 2°C, 30 ± 2°C i 35 ± 2°C iznose svega jedan dan do dan i pol. Jedine značajne razlike u trajanju pojedinih razvojnih faza, premda neočekivane u tolikoj velikoj mjeri, odnose se na prve tri razvojne faze pri maksimalnoj temperaturi od 20 ± 2°C. Prva razvojna faza pri maksimalnoj temperaturi od 35 ± 2°C trajala je pet dana, dok je pri 20 ± 2°C trajala osam dana. Trajanje druge razvojne faze između tih postaja razlikuje se za puna četiri dana. Ovolika razlika najvjerojatnije je rezultat niske minimalne temperature od 12 ± 2°C koja je značajno usporila rast i razvoj nimfi. Iako se odnose na samo tri razvojne faze, rezultati uzgoja na toj postaji upućuju kako je trajanje razvojnih faza značajno duže nego na drugim postajama. Rezultati istraživanja provedenog do kraja zasigurno bi prikazali značajan utjecaj temperature na životni ciklus skakavca selca. Pritom se utjecaj ne bi uvelike razlikovao među postajama s maksimalnim temperaturama od 25 ± 2°C pa nadalje, ali bi se, zbog niske minimalne temperature, značajno razlikovao između postaje s maksimalnom temperaturom od 20 ± 2°C te ostalih postaja. Jedinke uzgajane na postaji s maksimalnom temperaturom od 20 ± 2°C do stadija imaga bi se razvijale vrlo sporo. Prema istraživanju Tu i sur. (2012) parenje se odvijalo samo pri temperaturama ≥ 18°C, a ovipozicija samo pri temperaturama ≥ 21°C, stoga bi takvi rezultati bili očekivani i u provedenom istraživanju.

Hill i Goldsworthy (1968) proveli su istraživanje u kojemu su, među ostalim, istaknuli i trajanje dvije razvojne faze pri temperaturi od 30°C. Nimfe skakavaca selaca su u četvrtoj razvojnoj fazi provele četiri dana, a u petoj razvojnoj fazi šest dana. Rezultat od četiri dana poklapa se s rezultatom u ovom istraživanju, no četvrta razvojna faza, zbog vremenskog ograničenja izrade rada, ujedno je i zadnja faza. Dakle, očekivano je kako bi sljedeća, peta razvojna faza trajala šest dana, čime bi trajanje bilo jednako kao i na postaji s maksimalnom temperaturom od 25 ± 2°C, te jedan dan duže no na postaji s maksimalnom temperaturom 35 ± 2°C. Važno je napomenuti kako je ovaj rad iz davne 1968. godine jedini rad gdje su dostupni konkretni podaci ovisnosti trajanja pojedinih razvojnih faza nimfi o temperaturi, iako se radi o svega dvije faze. Također, vlaga zraka zasigurno utječe na rast i razvoj te trajanje pojedinih razvojnih stadija, no, kako navode Clarke i Langley (1963), njezine blage fluktuacije radi dodatka svježe pšenice, u konačnici nisu imale značajan utjecaj na rast i razvoj.

5.4. Utjecaj temperature na mortalitet

Značajan mortalitet skakavaca, posebice nimfi, predstavljao je velike probleme u izradi rada. Međutim, u ovom istraživanju mortalitet se može korelirati s temperaturama uzgoja. Prema rezultatima, porastom temperature rastao je i mortalitet te obratno. Najveći mortalitet ujedno je i na postaji s najvišom maksimalnom temperaturom, dok je najmanji mortalitet ujedno i na postaji s najmanjom maksimalnom temperaturom. Ostale dvije postaje također se mogu poredati kao drugoplasirana i trećeplasirana ovisno o maksimalnoj temperaturi i mortalitetu. Uzrok ili uzroci mortaliteta skakavaca, prema tome, uvelike ovisi o temperaturi. Pojava vjerojatno ovisi i o gustoći populacije, međutim, kako uzročnik pojave „pijanih skakavaca“ ostaje nepoznanica, a sama gustoća populacije je jedna sasvim druga i opširna tema, to bi bio predmetom sasvim drugačijeg istraživanja.

Zanimljivo bi bilo istraživanje provesti do kraja, kako bi se potvrdile ove stope mortaliteta. Također, zanimljivo bi bilo istraživanje ponoviti još nekoliko puta, te bilježiti hoće li se ponoviti slučajevi „pijanih skakavaca“ i velikih pomora. Ukoliko se ti slučajevi ne bi ponovili, stopa mortaliteta vjerojatno bi bila sasvim drugačija.

6. ZAKLJUČAK

- Niske temperature zraka mogu prekinuti ili značajno produžiti razdoblje inkubacije, kao u slučaju najniže uzgojne temperature i njena minimuma od svega 10°C, pri čemu inkubacija nije uspjela.

- Viša temperatura, unutar optimalnih temperatura, skraćuje trajanje životnog ciklusa.

- Izostanak parenja ili ovipozicije kod skakavaca uzgajanih pri maksimalnim temperaturama od 20 ± 2°C pokazatelj je izlaska iz temperaturnog optimuma, što također utječe na sporiji rast i razvoj te slabiju aktivnost jedinki.

- Pri uzgojnim uvjetima s maksimalnim temperaturama 35 ± 2°C zabilježeno je parenje i ovipozicija te se može pretpostaviti da je temperaturni optimum ove vrste još viši.

- Relativno visok mortalitet jedinki tijekom uzgoja ukazuje na postojanje ostalih čimbenika koji utječu na ovu vrstu.

- Uzrok visokog mortaliteta ostaje nepoznat, ali je pozitivno koreliran s temperaturom.

- Globalno zatopljenje vjerojatno će uzrokovati brži rast i razvoj skakavaca, ali i veći potencijal za ulazak u gregarigenu životnu fazu, a time i potencijal najezdi.

7. LITERATURA

- Addo-Bediako A., Chown S.L., Gaston K.J. (2000): Thermal tolerance, climatic variability and latitude. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 267: 739-745.
- Ahuja D.B., Ahuja U.R., Singh S.K., Singh N. (2015): Comparison of Integrated Pest Management approaches and conventional (non-IPM) practices in late-winter-season cauliflower in Northern India. Crop Protection 78: 232-238.
- Akman O., Whitman D. (2008): Analysis of body size and fecundity in a grasshopper. Journal of Orthoptera Research 17: 249-257.
- Andersen J.L., Manenti T., Sørensen J.G., MacMillan H.A., Loeschcke V., Overgaard J. (2015b): How to assess *Drosophila* cold tolerance: chill coma temperature and lower lethal temperature are the best predictors of cold distribution limits. Functional Ecology 29: 55-65.
- Andersen M.K., Folkersen R., MacMillan H.A., Overgaard J. (2016): Cold acclimation improves chill tolerance in the migratory locust through preservation of ion balance and membrane potential. Journal of Experimental Biology 220: 487-496.
- Andiatsirevombola J.M., Ge J., Nyirenda T.M., Raholijaona (2016): Predation impact of cattle egret (*Bulbucus ibis*) on migratory locust (*Locusta migratoria capito*) and red locust (*Nomadacris septemfasciata*) in South and Southwest regions of Madagascar. Applied Ecology and Environmental research 14(3): 297-308.
- Bale J.S. (2002): Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 357: 849-862.
- Barkman J.J., Stoutjesdijk Ph (1987): Microklimaat, vegetatie en fauna. Pudoc, Wageningen.
- Ben Hamouda A., Ammar M., Ben Hamouda M.H., Bouain A. (2009): The role of egg pod foam and rearing conditions on the phase state of the Asian migratory locust *Locusta migratoria migratoria* (Orthoptera, Acrididae). Journal of Insect Physiology 55: 617-623.
- Ben Hamouda A., Tanaka S. (2016): Effects of egg temperature and moisture on phase characteristics of the hatchlings in *Locusta migratoria*. Journal of Arid Environments 134: 56-61.
- Brázdil A., Řezníčková L., Valášek H., Kiss A., Kotyza O. (2013): Past locust outbreaks in the Czech Lands: do they indicate particular climatic patterns? Theoretical and Applied Climatology 116: 343-357.
- Camuffo D., Enzi S. (1991): Locust invasions and climatic factors from the Middle Ages to 1800. Theoretical and Applied Climatology 43: 43–73.
- Chappell M.A., Whitman D.W. (1990): Grasshopper thermoregulation, str. 143-172. U: Chapman R.F., Joern A. (ur.) Biology of Grasshoppers. Wiley, New York.
- Chen C.P., Denlinger D.L., Lee R. E. (1987): Responses of nondiapausing flesh flies (Diptera: Sarcophagidae) to low rearing temperatures: developmental rate, cold tolerance, and glycerol concentrations. Annals of the Entomological Society of America 80: 790-796.

- Clancy K.M. i Price P.W. (1987): Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. Ecology 68: 733–737
- Clarke K.U. i Langley P.A. (1963): Studies on the initiation of growth and moulting in *Locusta migratoria migratorioides*. Journal of Insect Physiology 9: 287-292.
- Clissold F.J., Coggan N., Simpson S.J. (2013): Insect herbivores can choose microclimates to achieve nutritional homeostasis. The Journal of Experimental Biology 216: 2089-2096.
- Colinet H. i Hoffmann A.A. (2012): Comparing phenotypic effects and molecular correlates of developmental, gradual and rapid cold acclimation responses in *Drosophila melanogaster*. Functional Ecology 26: 84-93.
- de Jong G., van der Have T.M. (2009): Temperature dependence of development rate, growth rate and size: from biophysics to adaptation, str. 523-588. U: Whitman D.W., Ananthakrishnan T.N. (ur.) Phenotypic Plasticity of Insects Mechanisms and Consequences. Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Fang W., Lu H., King G.F., St. Leger R.J. (2014): Construction of a Hypervirulent and Specific Mycoinsecticide for Locust Control. Scientific Reports 4, article number: 7345.
- Fielding D.J. (2004): Developmental time of *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) at high latitudes. Environmental Entomology 33: 1513-1522.
- Findsen A., Pedersen T.H., Petersen A.G., Nielsen O.B., Overgaard J. (2014): Why do insects enter and recover from chill coma? Low temperature and high extracellular potassium compromise muscle function in *Locusta migratoria*. The Journal of Experimental Biology 217: 1297-1306.
- Gaston K.J., Chown S.L. (1999): Elevation and climatic tolerance: a test using dung beetles. Oikos 86: 584–590.
- Gibert P. i Huey R.B. (2001): Chill-coma temperature in *Drosophila*: effects of developmental temperature, latitude, and phylogeny. Physiological and Biochemical Zoology 74: 429-434.
- Gill H.K., Garg H. (2014): Pesticide: Environmental Impacts and Management Strategies, str. 187-230. U: Solenski S., Larramenday M. L. (ur.) Pesticides - Toxic Effects. Intech. Rijeka, Croatia.
- Guo F., Chen Y.L., Lu B.L. (1991): The Biology of the Migratory Locusts in China. Shandong Science and Technology Press, Shandong.
- Habdija I., Primc Habdija B., Radanović I., Špoljar M., Matoničkin Kepčija R., Vujčić Karlo S., Miliša M., Ostojić A., Sertić Perić M. (2011): Protista – Protozoa; Metazoa – Invertebrata. Alfa d.d., Zagreb.
- Hafez M., Ibrahim M.M. (1965): Studies on the behavior of the Desert Grasshopper, *Sphingonotus carinatus* Sauss, toward humidity and temperature (Orth.: Acrididae). Bulletin Entomological Society of Egypt 48: 245-257.
- Hamilton A.G. (1950): Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African locusts - *Locusta migratoria migratorioidaes* (R. & F.) and *Schistocerca gregaria* (Forsk.). Transactions Royal Entomological Society of London 101: 1-58.
- Harrison J.F., Fewell J.H. (1995): Thermal effects on feeding behaviour and net energy intake in a grasshopper experiencing large diurnal fluctuations in body temperatures. Physiological Zoology 68: 453-473.

- Hazell S.P. i Bale J.S. (2011): Low temperature thresholds: are chill coma and CT_{min} synonymous? Journal of Insect Physiology 57: 1085-1089.
- Hill L. i Goldsworthy G.J. (1968): Growth, feeding activity, and the utilization of reserves in larvae of *Locusta*. Insect Physiology 14: 1085-1098.
- Holt J., Cooper J.F. (2006): A model to compare the suitability of locust hopper targets for control by insecticide barriers. Ecological Modelling 195: 273–280.
- Honek A. (1993): Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. Oikos 66: 483-492.
- Hunter-Jones P. (1958): Laboratory studies on the inheritance of phase characters in locusts. Anti-Locust Bulletin 29: 1-32.
- Ingrisch S. (1983): Zum EinfluB der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleurop/iischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Deutsche Entomologische Zeitschrift 30: 1-15.
- Jin S.F., Feng M.G., Chen M.Q. (2008): Selection of global Metarhizium isolates for the control of the rice pest *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). Pest management science 64(10): 1008-14.
- Joern A., Gaines S.B. (1990): Population dynamics and regulation in grasshoppers, str. 415-482. U: Chapman R.F., Joern A. (ur.) Biology of Grasshoppers. Wiley, New York.
- Josephson R.K. (1981): Temperature and the mechanical performance of insect muscle, str. 19-44. U: Heinrich, B. (ur.) Insect Thermoregulation. John Wiley, New York.
- Katz S.L., Gosline J.M. (1993): Ontogenetic scaling of jump performance in the African desert locust (*Schistocerca gregaria*). Journal of Experimental Biology 177: 81–111.
- Kellermann V., Loeschcke V., Hoffmann A.A., Kristensen T.N., Fløjgaard C., David J.R., Svenning J.C., Overgaard J. (2012): Phylogenetic constraints in key functional traits behind species' climate niches: patterns of desiccation and cold resistance across 95 Drosophila species. Evolution 66: 3377-3389.
- Kimura M.T. (2004): Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions. Oecologia 140: 442-449.
- Koštál V., Vambera J., Bastl J. (2004): On the nature of pre-freeze mortality in insects: water balance, ion homeostasis and energy charge in the adults of *Pyrrhocoris apterus*. Journal of Experimental Biology 207: 1509-1521.
- Koštál V., Yanagimoto M., Bastl J. (2006): Chilling-injury and disturbance of ion homeostasis in the coxal muscle of the tropical cockroach (*Nauphoeta cinerea*). Comparative Biochemistry and Physiology - Part B: Biochemistry & Molecular Biology 143: 171-179.
- Lactin D.J., Johnson D.L. (1995): Temperature-dependent feeding of *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) nymphs in laboratory trials. Environmental Entomology 24: 1291-1296.
- Lactin D.J., Johnson D.L. (1996): Behavioural optimization of body temperature by nymphal grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes*, Orthoptera: Acrididae) in temperature gradients established using incandescent bulbs. Journal of Thermal Biology 21: 231-238.
- Latchininsky A. (2000): Emergency Program for the Control of Locust Outbreaks. Kazakhstan. TCP/KAZ/0065(E). Consultant's Report. FAO, Astana-Laramie.

- Latchininsky A.V. (2013): Locusts and remote sensing: a review. J. of Applied Remote Sensing, 7(1), 075099 (2013). doi:10.1117/1.JRS.7.075099.
- Lecoq M. (2001): Recent progress in Desert and Migratory Locust management in Africa. Are preventative actions possible? Journal of Orthoptera Research 10(2): 277-291.
- Lomer C. i Langewald J. (2001): What is the place of biological control in acridid integrated pest management? Journal of Orthoptera Research 10(2): 335-341.
- Löw F., Waldner F., Latchininsky A., Biradar C., Bolkart M., Colditz R.R. (2016): Timely monitoring of Asian Migratory locust habitats in the Amudarya delta, Uzbekistan using time series of satellite remote sensing vegetation indeks. Journal of Environmental Management (2016), http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.09.001.
- MacMillan H.A. i Sinclair B.J. (2011a): Mechanisms underlying insect chillcoma. Journal of Insect Physiology 57: 12-20.
- MacMillan H.A., Andersen J.L., Loeschcke V., Overgaard J. (2015b): Sodium distribution predicts the chill tolerance of *Drosophila melanogaster* raised in different thermal conditions. American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology 308: 823-831.
- Magor J.I., Lecoq M., Hunter D.M. (2008): Preventive control and Desert Locust plagues. Crop Protection 27: 1527–1533.
- Marty R. (1961): Les Orthoptères du Massif du Neouvieille (Étude systématique). Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de Toulouse 96: 223-240.
- May M.L. (1985): Thermoregulation, str. 491-552. U: Kerkut G.A., Gilbert G.I. (ur), Comprehensive Insect Physiology, Chemistry and Pharmacology, Vol. 4. Pergamon Press, Oxford.
- Mellanby K. (1939): Low temperature and insect activity. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 127: 473-487.
- Mellanby K. (1954): Acclimatization and the thermal death point in insects. Nature 173: 582-583.
- Miller G.A., Clissold F.J., Mayntz D., Simpsom S.J. (2009): Speed over efficiency: locusts select body temperatures that favour growth rate over efficient nutrient utilization. Proceedings of The Royal Society doi:10.1098/rspb.2009.1030.
- Nagy B. (2006): Decreasing locust outbreaks in the Carpathian Basin. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica 41: 177–183.
- Nedvěd O., Lavy D. i Verhoef H.A. (1998): Modelling the time–temperature relationship in cold injury and effect of high-temperature interruptions on survival in a chill-sensitive collembolan. Functional Ecology 12: 816-824.
- Nishide Y., Tanaka S., Saeki S. (2015): Egg hatching of two locusts, *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria*, in response to light and temperature cycles. Journal of Insect Physiology 76: 24-29.
- O'Sullivan. J.D.B., MacMillan H.A., Overgaard J. (2016): Heat stress is associated with disruption of ion balance in the migratory locust, *Locusta migratoria*. Journal of Thermal Biology (2016), http://dx.doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.04.001i.
- Ouedraogo A., Fargues J., Goettel M.S., Lomer C.J. (1997): Effect of temperature on vegetative growth among isolates of *Metarhizium anisopliae* and *M. flavoviride*. Mycopathologia 137: 37–43.

- Overgaard J. i MacMillan H. A. (2017): The integrative physiology of insect chill tolerance. Annual Review of Physiology 79. (doi:10.1146/annurev-physiol-022516-034142).
- Parker R.J. i Connin R.V. (1964): Grasshoppers: their habits and damage. U.S. Department of Agriculture, Washington.
- Pener M.P. i Simpson S.J. (2008): Locust phasepolyphenism: an update. Advanced Insect Physiology 35.
- Pener M.P. (1991): Locust phase polymorphism and its endocrine relations. Advanced Insect Physiology 23: 1-79.
- Powell L.R., Berg A.A., Johnson D.L., Warland J.S. (2007): Relationships of pest grasshopper populations in Alberta, Canada to soil moisture and climate variables. Agricultural and Forest Meteorology 144: 73-84.
- Rohr C. (2007): Extreme Naturereignisse im Ostalpenraum. Naturerfahrung im Spätmittelalter und am Beginn der Neuzeit. Böhlau Verlag, Köln, Weimar, Wien, p 640.
- Rohr C. (2009): "Sie seind krochen wie ain kriegsordnung". Heuschreckenplagen im Land Tirol im Spätmittelalter und in der Frühen Neuzeit. Tiroler Heimatblätter (Zeitschrift für Heimatpflege in Nord- und Osttirol) 84: 20–25.
- Rohr C. (2010): "Zur Wahrnehmung, Deutung und Bewältigung von Heuschreckenplagen in Mitteleuropa im Spätmittelalter und in der Frühen Neuzeit". U: Klein T., Prass R., Rau S., Schladitz L. (ur.) Umweltgeschichte in globaler Perspektive. Vortragsreihe des Historischen Seminars der Universität Erfurt im Sommersemester 2010, str 34.
- Roy M., Brodeur J., Cloutier C. (2002): Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). Environmental Entomology 31: 177-187.
- Scanlan J.C., Grant W.E., Hunter D.M., Milner R.J. (2001): Habitat and environmental factors influencing the control of migratory locusts (*Locusta migratoria*) with an entomopathogenic fungus (*Metarhizium anisopliae*). Ecological Modelling 136: 223–236.
- Shulov A., Pener M.P. (1963): Studies on the development of eggs of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) and its interruption under particular conditions of humidity. Anti-Locust Bull. 41: 1-59.
- Simpson S.J. i Raubenheimer D. (2000): The hungry locust. Advances in the Study of Behavior 29: 1–44. (doi:10.1016/S0065-3454(08)60102-3).
- Simpson S.J., Despland E., Haegele B.F. i Dodgson T. (2001): Gregarious behaviour in desert locusts is evoked by touching their back legs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the Unated States of America 98: 3895–3897.
- Simpson S.J., Sword G.A. (2008): Locusts. Current Biology 18(9): 364-366.
- Sivanpillai R., Latchininsky A.V. (2007): Mapping locust habitats in the Amudarya River Delta, Uzbekistan with multi-temporal MODIS imagery. Environmental Manage 39: 876-886.
- Snelling E.P., Becker C.L., Seymour R.S. (2013): The Effects of Temperature and Body Mass on Jump Performance of the Locust *Locusta migratoria*. PLoS ONE 8(8): e72471. doi:10.1371/journal.pone.0072471.

- Sunday J.M., Bates A.E., Dulvy N.K. (2012): Thermal tolerance and the global re-distribution of animals. Nature Climate Change 2: 686–690.
- Sunday J.M., Bates A.E., Dulvy, N.K. (2011): Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 278, 1823-1830.
- Tanaka S., Maeno K. (2006): Phase-related body-color polyphenism in hatchlings of the desert locust, *Schistocerca gregaria*: re-examination of the maternal andcrowding effects. Journal of Insect Physiology 52: 1054-1061.
- Tanaka S., Maeno K. (2008): Maternal effects on progeny body size and color in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: examination of a current view. Journal of Insect Physiology 54: 612-618.
- Telfer M.G., Hassall M. (1999): Ecotypic differentiation in the grasshopper *Chorthippus brunneus*: life history varies in relation to climate. Oecologia 121: 245-254.
- Tsyplenkov E.P. (1970): Injurious Acridid Pests of the USSR. Kolos Publishers, Leningrad.
- Tu X., Zhang Z., Johnson D.L., Cao G., Li Z., Gao S., Nong X., Wang G. (2012): Growth, Development and Daily Change in Body Weight of *Locusta migratoria manilensis* (Orthoptera: Acrididae) Nymphs at Different Temperatures. Journal of Orthoptera Research 21(2): 133-140.
- Uvarov B.P. (1966): Grasshoppers and Locusts Vol. 1. Cambridge University Press, London.
- Uvarov B.P. (1977): Grasshoppers and Locusts Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research, London.
- Wang Z.X., Chen Y.L. (1989): Enzymological explanation for alternating temperature accelerating the development rate of insects. Acta Ecologica Sinica 9:106-114.
- Wang Z.X., Chen Y.L., Ma S.J. (1988): The influence of temperature and humidity on the experimental population of *Chorthippus dubius* (Zub). Acta Ecologica Sinica 8: 125-132.
- Whitman D.W. (1987): Thermoregulation and daily activity patterns in a black desert grasshopper, *Taeniopoda eques*. Animal Behavior 35: 1814-1826.
- Whitman D.W. (1988): The function and evolution of thermoregulation in the grasshopper *Taeniopoda eques*. Journal of Animal Ecology 57: 369-383.
- Willott S.J., Hassall M. (1998): Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. Functional Ecology 12: 232-241.
- Wingerden W.K.R.E., Musters J.C.M., Maaskamp F.I.M. (1991): The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Oecologia 87: 417-423.
- Yang Y.L., Joern A. (1994): Influence of diet quality, developmental stage, and temperature on food residence time in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. Physiological Zoology 67: 598–616.
- Zachová J. (1997): Prameny dějin českých (Sources of Bohemian history). Nová řada, I. díl – Fontes rerum Bohemicarum. Series nova, tomus I. Kronika Františka Pražského – Chronicon Francisci Pragensis. Nadace Patriae a Historický ústav AV ČR Praha, Praha, p XXVIII+234.
- Zhang X.X. (2002): Ecology and Prediction of Insects. China Agriculture Press, Beijing.

- Zhao Z., Zhou X., Xu H., Jin L., Li X. (2012): The Effect of Different Temperature on Apoptosis in Spermatogenesis of *Locusta migratoria manilensis* Meyen. Energy Procedia 17: 1824–1828.

Internetska literatura:

- http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/en/1010/1018/1078/index.html (pristupljeno 11.4.2018.)
- https://en.wikipedia.org/wiki/Migratory_locust (pristupljeno 11.4.2018.)
- http://locust.cirad.fr/principales_especes/lmi_en.html (pristupljeno 11.4.2018.)
- https://en.wikipedia.org/wiki/Metarhizium_acridum (pristupljeno 11.4.2018.)
- http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/en/1010/1018/1078/index.html (pristupljeno 11.4.2018.)

8. ŽIVOTOPIS

EDUKACIJA

DIPLOMSKI STUDIJ ZNANOSTI O OKOLIŠU PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET, ZAGREB
2015. –

PRVOSTUPNIK ZNANOSTI O OKOLIŠU PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET, ZAGREB
2012. – 2015.

EKOLOŠKI TEHNIČAR PRIRODOSLOVNA ŠKOLA VLADIMIRA PRELOGA, ZAGREB
2008. – 2012.

RADNO ISKUSTVO

EDUKATOR – USTANOVA ZOOLOŠKI VRT GRADA ZAGREBA, ZAGREB
01.09.2015. –

Kao edukator savladavam vještine pristupa i komunikacije s pojedincima ili grupama tijekom vođenja programa, radim etograme i monitoringe različitih životinja, osmišljavam edukacijske programe i događanja, pišem članke za dječje časopise i web stranice ustanove, uređujem web stranice ustanove, fotografiram životinje, timskim radom osmišljavam i sudjelujem u realizaciji različitih projekata i događanja.

VOLONTER – „SUNCOKRET" CENTAR ZA RAZVOJ ZAJEDNICE, GVOZD, RH
24. – 28.07.2012.

Kao volonter radio sam i družio se s djecom i mladima, sudjelovao u likovnim i kreativnim radionicama, održavao centar za volontere, osmišljavao programe i radionice.

VOLONTER – EKO CENTAR „CAPUT INSULAE" BELI, OTOK CRES, RH
01. – 15.08.2009.
17. – 31.07.2010.

Kao volonter vodio sam i educirao turiste čime sam poboljšao komunikacijske vještine i znanje engleskog jezika, održavao centar za volontere, radio monitoringe bjeloglavih supova, pratio ptice nastradale na dalekovodima, patrolirao obalom radi utopljenih supova, popravljao suhozide.

STRANI JEZIK

ENGLESKI JEZIK – fluentno u govoru i pismu

OSTALO

- vozačka dozvola B kategorije
- vrlo dobro poznavanje rada na računalu (MS Office, WEB)

- sudjelovanje na radionici DIG – 2nd Workshop on Dinaric Glaciation: Early/Middle Pleistocene glaciations of NE Mediterranean – filling the gaps in reconstructing its geological history and climate change (3. – 7.10.2014.)

- prvo mjesto na državnom natjecanju ekoloških tehničara (2012.)