

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Andreja KAVČIČ

**PREPOZNAVANJE PLENILCEV
NA OSNOVI VIBRACIJSKIH SIGNALOV
PRI STENICI *NEZARA VIRIDULA* (L.)**

DOKTORSKA DISERTACIJA

Ljubljana, 2014

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Andreja KAVČIČ

**PREPOZNAVANJE PLENILCEV
NA OSNOVI VIBRACIJSKIH SIGNALOV
PRI STENICI *NEZARA VIRIDULA* (L.)**

DOKTORSKA DISERTACIJA

**RECOGNITION OF PREDATORS
BY VIBRATIONAL SIGNALS IN
THE STINK BUG *NEZARA VIRIDULA* (L.)**

DOCTORAL DISSERTATION

Ljubljana, 2014

Na podlagi Statuta Univerze v Ljubljani ter po sklepu Senata Biotehniške fakultete in sklepa Senata Univerze z dne 21. 9. 2011 je bilo potrjeno, da kandidatka izpolnjuje pogoje za neposreden prehod na doktorski Podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti ter opravljanje doktorata znanosti s področja biologije. Za mentorja je bil imenovan prof. dr. Andrej Čokl.

Praktični del je bil v celoti opravljen v laboratorijih Oddelka za entomologijo Nacionalnega inštituta za biologijo v Ljubljani.

Komisija za oceno in zagovor:

- Predsednik: prof. dr. Janko BOŽIČ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za Biologijo
- Član: prof. dr. Andrej ČOKL
Nacionalni inštitut za biologijo, Oddelek za entomologijo
- Član: prof. dr. Dušan DEVETAK
Univerza v Mariboru, Fakulteta za naravoslovje in matematiko, Oddelek za biologijo

Datum zagovora: 18. 2. 2014

Doktorsko delo je rezultat lastnega raziskovalnega dela. Podpisana se strinjam z objavo svoje naloge v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddala v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Andreja Kavčič

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Dd
DK	591.51:591.185:595.754(043.3)=163.6
KG	<i>Nezara viridula</i> /vibracijska komunikacija/plenilske stenice/heterospecifični vibracijski signali/časovno-frekvenčna struktura/mehanske lastnosti podlage/prenos signalov/prepoznavanje partnerja/nizji razvojni stadiji/zaznavanje vibracij
AV	KAVČIČ, Andreja, univ. dipl. biol.
SA	ČOKL, Andrej (mentor)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 111
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Podiplomski študij bioloških in biotehnoških znanosti, področje biologije
LI	2014
IN	PREPOZNAVANJE PLENILCEV NA OSNOVI VIBRACIJSKIH SIGNALOV PRI STENICI <i>NEZARA VIRIDULA</i> (L.)
TD	Doktorska disertacija
OP	XVI, 198 str., 11 pregl., 67 sl., 288 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	Samec <i>Nezara viridula</i> (L.) se na vibracijske signale prvega napeva konspecifične samice (FS1) odziva z oddajanjem napeva dvorjenja (MCRS) in usmerjenim premikanjem proti viru vibracijskih signalov. Odziv lahko sprožijo signali s časovno-frekvenčno strukturo v območju variabilnosti <i>N. viridula</i> FS1, vključno z nekaterimi heterospecifičnimi signali. Medvrstne interakcije pri žuželkah kažejo potencial uporabnosti v biološki kontroli, vendar pa so mehanizmi interakcij na podlagi vibracijskih signalov večinoma nepoznani. V naši raziskavi smo ugotavljali vpliv vibracijskih napevov plenilskih stenic <i>Picromerus bidens</i> , <i>Podisus maculiventris</i> in <i>P. nigrispinus</i> na <i>N. viridula</i> . Samci so se stereotipno odzivali na <i>N. viridula</i> FS1, ne pa tudi na napeve potencialnih plenilcev s časovno-frekvenčno strukturo, ki je statistično značilno odstopala od strukture <i>N. viridula</i> FS1. Medtem ko se na membrani zvočnika samci na nobenega od heterospecifičnih napevov niso odzivali niti z oddajanjem vibracijskih signalov niti z usmerjenim premikanjem, sta na rastlini napeva <i>P. bidens</i> FS1 in <i>P. nigrispinus</i> FS1 sprožila oddajanje signalov MCRS. Med predvajanjem teh napevov na list rastline je signale oddajalo več kot 70 % samcev, vendar pa je bila frekvenca oddajanja zelo nizka. Predvidevamo, da je odziv posledica sprememb časovno-frekvenčne strukture zaradi vpliva mehanskih lastnosti rastline. Med prenosom je namreč prihajalo do podaljševanja in zlivanja kratkih pulzov v pulznih vlakih <i>P. bidens</i> FS1 in premika dominantnega frekvenčnega vrha pulzov <i>P. nigrispinus</i> FS1 s 50 Hz v območje 100 Hz, kar bi lahko vplivalo na prepoznavanje. Predvajanje <i>P. nigrispinus</i> FS1 nižjim razvojnim stadijem ni vplivalo niti na razvoj niti na vibracijsko komunikacijo <i>N. viridula</i> v času parjenja. Rezultati tako kažejo, da samci ločijo heterospecifične napeve od napeva konspecifične samice, na rastlini pa prihaja do sprememb vibracijskih napevov, ki bi lahko vplivale na prepoznavanje. Sposobnosti zaznavanja vibracij podlage pri osebkih nižjih razvojnih stadijev vrste <i>N. viridula</i> nismo mogli potrditi.

KEY WORDS DOCUMENTATION

- DN Dd
- DC 591.51:591.185:595.754(043.3)=163.6
- CX *Nezara viridula*/vibrational communication/predatory stink bugs/heterospecific vibrational signals/time-frequency structure/mechanical properties of a substrate/signal transmission/mate recognition/juvenile stages/vibroreception
- AU KAVČIČ, Andreja.
- AA ČOKL, Andrej (supervisor)
- PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 111
- PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Postgraduate Study of Biological and Biotechnical Sciences, Field: Biology
- PY 2014
- TI RECOGNITION OF PREDATORS BY VIBRATIONAL SIGNALS IN THE STINK BUG *NEZARA VIRIDULA* (L.)
- DT Doctoral dissertation
- NO XVI, 198 p., 11 tab., 67 fig., 288 ref.
- LA sl
- AL sl/en
- AB As a response to the conspecific female's first song signals (FS1) the *Nezara viridula* (L.) male emits a male courtship song (MCRS) and moves towards the source of vibrational signals. This reaction is triggered by signals with a time-frequency structure in the range of *N. viridula* FS1 variability, including some heterospecific signals. Interspecific interactions in insects show potential for use in biological control. However, mechanisms of interactions by vibrational signals are largely unknown. In this research project we studied the effect of the vibrational songs of predatory stink bugs *Picromerus bidens*, *Podisus maculiventris* in *P. nigrispinus* on *N. viridula*. Males stereotypically reacted to *N. viridula* FS1 but not to songs of potential predators with a time-frequency structure that statistically significantly differed from that of *N. viridula* FS1. While on the loudspeaker membrane, males responded to heterospecific songs neither by emission of vibrational signals nor by directional movement, they emitted MCRS signals in response to *P. bidens* FS1 and *P. nigrispinus* FS1 on the plant. Even though more than 70 % of males emitted signals when these songs were played on the plant leaf, the emission frequency was low. We assume this response is a consequence of changes in the time-frequency structure of these songs, which arise due to the mechanical properties of the plant. Changes which occurred during the transmission, namely the lengthening and merging of short pulses in *P. bidens* FS1 pulse trains and a shift of the dominant frequency peak of *P. nigrispinus* FS1 pulses from 50 Hz to the region of 100 Hz, could bring about recognition. Stimulation with *P. nigrispinus* FS1 of different developmental stages affected neither development nor vibrational communication of *N. viridula* during mating. Results show that males are able to distinguish heterospecific songs from the conspecific female's song and that changes of vibrational songs, which occur on the plant, could bring about recognition. We were not able to confirm the sense of vibration in lower developmental stages of *N. viridula*.

KAZALO VSEBINE

	str.
Ključna dokumentacijska informacija	III
Key words documentation	IV
Kazalo vsebine	V
Kazalo tabel	XI
Kazalo slik	XII
1 UVOD	1
2 PREGLED OBJAV	4
2.1 KOMUNIKACIJA	4
2.1.1 Zvočna komunikacija pri žuželkah	4
2.1.2 Vibracijska komunikacija pri žuželkah	6
2.1.2.1 Mehanizmi za proizvodnjo vibracijskih signalov	7
2.1.2.2 Organi za zaznavanje vibracijskih signalov	7
2.1.2.3 Rastline kot medij za prenos vibracijskih signalov	8
2.1.2.4 Vpliv sprememb parametrov vibracijskih signalov na vibracijsko komunikacijo	10
2.1.2.5 Spremembe parametrov vibracijskih signalov kot vir smerne informacije	12
2.1.2.6 Vpliv šuma iz okolja na vibracijsko komunikacijo	13
2.1.2.6.1 Abiotični šum	14
2.1.2.6.2 Biotični šum	15
2.1.2.7 Rastlinske stenice iz družine Pentatomidae (Heteroptera) in njihov ekonomski pomen	17
2.1.2.8 Lastnosti vibracijskih signalov vrst iz družine Pentatomidae	20

2.1.2.8.1	Vibracijska komunikacija pri stenici <i>Nezara viridula</i> (L.) (Pentatomidae: Pentatominae)	21
2.1.2.8.1.1	Mehanizem proizvodjanja vibracijskih signalov pri stenici <i>Nezara viridula</i>	24
2.1.2.8.1.2	Vibreceptorji pri stenici <i>Nezara viridula</i>	24
2.1.2.8.1.3	Procesiranje vibracijske informacije v osrednjem živčnem sistemu pri stenici <i>Nezara viridula</i>	25
2.1.2.8.2	Vibracijska komunikacija pri stenicah <i>Podisus maculiventris</i>, <i>Podisus nigrispinus</i> in <i>Picromerus bidens</i> (Pentatomidae: Asopinae)	26
2.1.2.8.2.1	<i>Podisus maculiventris</i>	27
2.1.2.8.2.2	<i>Podisus nigrispinus</i>	28
2.1.2.8.2.3	<i>Picromerus bidens</i>	28
2.1.2.9	Uglašenost mehanskih lastnosti rastlin ter vibracijskih signalov, receptorjev in internevronov rastlinskih stenic (Pentatomidae)	29
2.2	PREPOZNAVANJE VIBRACIJSKIH SIGNALOV	31
2.3	UČENJE PRI ŽUŽELKAH	34
3	MATERIAL IN METODE	40
3.1	ODZIV SAMCEV <i>NEZARA VIRIDULA</i> NA VIBRACIJSKE NAPEVE RAZLIČNIH VRST STENIC (PENTATOMIDAE: PENTATOMINAE, ASOPINAE)	40
3.1.1	Poskusne živali	40
3.1.2	Podlaga	40
3.1.3	Stimulacijski program	41
3.1.4	Stimulacija samcev <i>Nezara viridula</i> in registracija odziva	45
3.1.5	Analiza odziva samcev <i>Nezara viridula</i>	48
3.1.6	Statistika	49
3.2	PRENOS VIBRACIJSKIH SIGNALOV PO RASTLINI	49

3.2.1	Predvajanje vibracijskih signalov na rastlino in registracija na različnih točkah	49
3.2.2	Analiza signalov	51
3.2.3	Statistika	53
3.3	VPLIV VIBRACIJSKIH SIGNALOV NA RAZVOJ IN VEDENJE STENICE <i>NEZARA VIRIDULA</i>	54
3.3.1	Poskusne živali	54
3.3.2	Prvi poskus: stimulacija jajčnih mas	54
3.3.3	Drugi poskus: stimulacija nimf	55
3.3.4	Analiza vedenja odraslih osebkov	55
3.3.5	Statistika	55
4	REZULTATI	56
4.1	ODZIV SAMCEV <i>NEZARA VIRIDULA</i> NA VIBRACIJSKE NAPEVE RAZLIČNIH VRST STENIC (PENTATOMIDAE: PENTATOMINAE, ASOPINAE)	56
4.1.1	Vibracijski odziv samcev <i>Nezara viridula</i> na stimulacijo na membrani zvočnika	56
4.1.2	Vibracijski odziv samcev <i>Nezara viridula</i> na stimulacijo na stebelu rastline	66
4.1.3	Vibracijski odziv samcev <i>Nezara viridula</i> na stimulacijo na listu rastline	74
4.1.4	Premikanje samcev <i>Nezara viridula</i>	86
4.1.4.1	Premikanje samcev med stimulacijo na zvočniku	86
4.1.4.2	Premikanje samcev med stimulacijo na stebelu rastline	90
4.1.4.3	Premikanje samcev med stimulacijo na listu rastline	94
4.2	PRENOS VIBRACIJSKIH SIGNALOV PO RASTLINI	105
4.2.1	Vpliv na dolžino pulzov in pulznih vlakov	105
4.2.1.1	Stimulacija na stebelu rastline	106

4.2.1.1.1	<i>Nezara viridula</i> FS1	106
4.2.1.1.2	<i>Picromerus bidens</i> FS1	106
4.2.1.1.3	<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	109
4.2.1.2	Stimulacija na listu rastline	112
4.2.1.2.1	<i>Nezara viridula</i> FS1	112
4.2.1.2.2	<i>Picromerus bidens</i> FS1	114
4.2.1.2.3	<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	114
4.2.2	Vpliv na dominantno frekvenco pulzov in pulznih vlakov	118
4.2.2.1	Stimulacija na stebelu rastline	119
4.2.2.1.1	<i>Nezara viridula</i> FS1	119
4.2.2.1.2	<i>Picromerus bidens</i> FS1	119
4.2.2.1.3	<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	122
4.2.2.2	Stimulacija na listu rastline	125
4.2.2.2.1	<i>Nezara viridula</i> FS1	125
4.2.2.2.2	<i>Picromerus bidens</i> FS1	125
4.2.2.2.3	<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	128
4.2.3	Vpliv na hitrost pulzov in pulznih vlakov	131
4.2.3.1	Stimulacija na stebelu rastline	132
4.2.3.1.1	<i>Nezara viridula</i> FS1	132
4.2.3.1.2	<i>Picromerus bidens</i> FS1	134
4.2.3.1.3	<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	136
4.2.3.2	Stimulacija na listu rastline	139
4.2.3.2.1	<i>Nezara viridula</i> FS1	139
4.2.3.2.2	<i>Picromerus bidens</i> FS1	141
4.2.3.2.3	<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	143

4.3	VPLIV VIBRACIJSKIH SIGNALOV NA RAZVOJ IN VEDENJE STENICE <i>NEZARA VIRIDULA</i>	146
4.3.1	Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva na razvoj jajčnih mas vrste <i>Nezara viridula</i>	146
4.3.2	Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva v nimfalnem obdobju na razvoj nižjih razvojnih stadijev vrste <i>Nezara viridula</i> in vedenje odraslih osebkov	147
4.3.2.1	Čas trajanja nižjih razvojnih stadijev	147
4.3.2.2	Vpliv predvajanja heterospecifičnega napeva v nimfalnem obdobju na časovne in frekvenčne lastnosti vibracijskih signalov odraslih osebkov	150
5	RAZPRAVA	153
5.1	ODZIV SAMCEV <i>NEZARA VIRIDULA</i> NA VIBRACIJSKE NAPEVE RAZLIČNIH VRST STENIC (PENTATOMIDAE: PENTATOMINAE, ASOPINAE)	153
5.2	PRENOS VIBRACIJSKIH SIGNALOV PO RASTLINI	159
5.2.1	Časovne lastnosti	159
5.2.2	Frekvenčne lastnosti	161
5.2.3	Hitrost	164
5.3	VPLIV VIBRACIJSKIH SIGNALOV NA RAZVOJ IN VEDENJE STENICE <i>NEZARA VIRIDULA</i>	165
5.3.1	Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva na razvoj jajčnih mas vrste <i>Nezara viridula</i>	165
5.3.2	Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva na razvoj nimf vrste <i>Nezara viridula</i>	167
5.3.3	Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva osebkom v nimfalnem obdobju na vibracijsko komunikacijo odraslih osebkov <i>Nezara viridula</i>	169
6	ZAKLJUČKI	171
7	POVZETEK	172

7.1	POVZETEK	172
7.2	SUMMARY	174
8	VIRI	176

KAZALO TABEL

Tabela 1: Vrednosti časovnih in frekvenčnih lastnosti izbranih naravnih napevov vrst <i>P. bidens</i> , <i>P. maculiventris</i> , <i>P. nigrispinus</i> in <i>N. viridula</i> (srednja vrednost \pm SD)	44
Tabela 2: Oddaljenost posameznih točk od točke A2 na rastlinah fižola 1 in 2	51
Tabela 3: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	65
Tabela 4: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so jih samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	73
Tabela 5: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so jih samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	82
Tabela 6: Dolžina pulzov in pulznih vlakov napevov <i>N. viridula</i> FS1, <i>P. bidens</i> FS1 in <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na steblo rastline	111
Tabela 7: Dolžina pulzov in pulznih vlakov napevov <i>N. viridula</i> FS1, <i>P. bidens</i> FS1 in <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na list rastline	117
Tabela 8: Dominantna frekvenca pulzov in pulznih vlakov napevov <i>N. viridula</i> FS1, <i>P. bidens</i> FS1 in <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na steblo rastline	124
Tabela 9: Dominantna frekvenca pulzov in pulznih vlakov napevov <i>N. viridula</i> FS1, <i>P. bidens</i> FS1 in <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na list rastline	130
Tabela 10: Hitrost pulzov in pulznih vlakov napevov <i>N. viridula</i> FS1, <i>P. bidens</i> FS1 in <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na steblo rastline	138
Tabela 11: Hitrost pulzov in pulznih vlakov napevov <i>N. viridula</i> FS1, <i>P. bidens</i> FS1 in <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na list rastline	145

KAZALO SLIK

Slika 1: Upogibno disperzno valovanje (Barth, 1985)	9
Slika 2: Samec in samica <i>N. viridula</i> med parjenjem	18
Slika 3: Oscilogrami in frekvenčni spektri napevov samic in samcev <i>N. viridula</i> posnetih na membrani zvočnika	23
Slika 4: Napevi plenilskih vrst stenic, ki smo jih uporabili za stimulacijo samcev <i>N. viridula</i>	42
Slika 5: Pozivni napevi samice <i>N. viridula</i> , ki smo ga v poskusu stimulacije samcev <i>N. viridula</i> uporabili kot kontrolo	43
Slika 6: Stimulacijski program, ki smo ga uporabili za stimulacijo samcev <i>N. viridula</i>	45
Slika 7: Postavitev poskusa v testu odzivnosti samcev <i>N. viridula</i> na različne stimulacijske programe na dveh različnih podlagah	47
Slika 8: Odgovor samca <i>N. viridula</i> z napevom dvorjenja (MCrS) na pozivni napev samice (FS1) lastne vrste	48
Slika 9: Postavitev poskusa pri registraciji vibracijskih signalov med prenosom po rastlini fižola	50
Slika 10: Oscilogram napeva <i>N. viridula</i> FS1, ki smo ga z uporabo dveh laserskih vibrometrov registrirali sočasno na dveh točkah na rastlini	52
Slika 11: Frekvenčni spekter signala <i>N. viridula</i> FS1, ki smo ga z uporabo dveh laserskih vibrometrov registrirali sočasno na dveh točkah na rastlini	52
Slika 12: Oscilogram pulznega vlaka napeva <i>P. bidens</i> FS1 na mestu vstopa v rastlino na stebelu (vir) in na določeni oddaljenosti od vira (apeks enega od stranskih listov) (točka)	53
Slika 13: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	58
Slika 14: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	59
Slika 15: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	60
Slika 16: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	62

Slika 17: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	63
Slika 18: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	64
Slika 19: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	67
Slika 20: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	68
Slika 21: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	69
Slika 22: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	70
Slika 23: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	71
Slika 24: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola.	72
Slika 25: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	75
Slika 26: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	76
Slika 27: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	77
Slika 28: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	79
Slika 29: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	80
Slika 30: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	81
Slika 31: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na različne vrste podlage	84
Slika 32: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na različne vrste podlage	85

Slika 33: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	87
Slika 34: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	88
Slika 35: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika	89
Slika 36: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	91
Slika 37: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	92
Slika 38: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	93
Slika 39: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	95
Slika 40: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola	96
Slika 41: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola	97
Slika 42: Delež samcev, ki so se premikali med predvajanjem stimulacijskih programov na različne vrste podlage	99
Slika 43: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na različne vrste podlage	101
Slika 44: Delež samcev, ki so dosegli mesto vznicanja vibracij, ko smo stimulacijske programe predvajali na rastlino fižola	103
Slika 45: Čas, potreben, da samec doseže vir vibracij na rastlini fižola	104
Slika 46: Razlike v dolžinah pulzov napeva <i>N. viridula</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblo rastline fižola	107
Slika 47: Razlike v dolžinah pulznih vlakov napeva <i>P. bidens</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblo rastline fižola	108
Slika 48: Razlike v dolžinah pulzov napeva <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblo rastline fižola	110

Slika 49: Razlike v dolžinah pulzov napeva <i>N. viridula</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	113
Slika 50: Razlike v dolžinah pulznih vlakov napeva <i>P. bidens</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	115
Slika 51: Razlike v dolžinah pulzov napeva <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	116
Slika 52: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva <i>N. viridula</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblu rastline fižola	120
Slika 53: Razlike v dominantnih frekvencah pulznih vlakov napeva <i>P. bidens</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblu rastline fižola	121
Slika 54: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblu rastline fižola	123
Slika 55: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva <i>N. viridula</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	126
Slika 56: Razlike v dominantnih frekvencah pulznih vlakov napeva <i>P. bidens</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	127
Slika 57: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	129
Slika 58: Razlike v hitrostih pulzov napeva <i>N. viridula</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblu rastline fižola	133
Slika 59: Razlike v hitrostih pulznih vlakov napeva <i>P. bidens</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblu rastline fižola	135
Slika 60: Razlike v hitrostih pulzov napeva <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblu rastline fižola	137
Slika 61: Razlike v hitrostih pulzov napeva <i>N. viridula</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	140
Slika 62: Razlike v hitrostih pulznih vlakov napeva <i>P. bidens</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	142
Slika 63: Razlike v hitrostih pulzov napeva <i>P. nigrispinus</i> FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola	144
Slika 64: Trajanje inkubacije jajčnih mas	146

Slika 65: Starost nimf ob prehodu v naslednji razvojni stadij	149
Slika 66: Časovne lastnosti oddanih vibracijskih signalov	151
Slika 67: Frekvenčne lastnosti oddanih vibracijskih signalov	152

1 UVOD

Komunikacija s pomočjo mehanskih vibracij podlage je eden najbolj razširjenih načinov sporazumevanja v živalskem svetu (Hill, 2001, 2009). Vibracijska komunikacija je zlasti razširjena pri žuželkah (Cocroft in Rodriguez, 2005), pri katerih so se razvili raznoliki mehanizmi za proizvodnjo vibracijskih signalov (Ewing, 1989) in občutljivi organi za njihovo zaznavanje (Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Hill, 2008).

Pri rastlinskih ščitastih stenicah (Pentatomidae) ima vibracijska komunikacija pomembno vlogo v reproduktivnem vedenju, saj omogoča, da se spolna partnerja v okolju prepoznata, najdeta in uspešno parita (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Čokl, 2008).

Osebki z vibriranjem zadka proizvajajo signale s specifičnimi časovnimi in frekvenčnimi lastnostmi ter amplitudo, ki se razlikujejo med posameznimi vrstami, med spoloma in glede na kontekst v katerem osebki te signale proizvajajo (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Cocroft in Rodriguez, 2005; Čokl, 2008).

Glavni medij prenosa vibracijskih signalov pri rastlinskih stenicah, predstavljajo rastline, na katerih se signali prenašajo od oddajnika do prejemika v obliki upogibnih valov (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 1998, 2002; Cocroft in sod., 2000).

Rastline zaradi nizke stopnje dušenja predstavljajo učinkovit medij za prenos vibracijskih signalov (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 2002; Čokl in sod., 2004, 2005; Polajnar in sod., 2012), vendar pa na rastlinah prihaja do disperzije (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 1998, 2002; Cocroft in sod., 2000) in frekvenčnega filtriranja vibracij (Čokl, 1988; Barth, 2002; Virant-Doberlet in Čokl, 2003; Čokl in sod., 2006a, 2007), do pojava stoječega valovanja (Michelsen in sod., 1982) in interakcije vibracij z različnih virov (de Groot in sod., 2010), ki so posledica vpliva mehanskih lastnosti rastlin ter njihovih strukturnih komponent in geometrije.

Kompleksne spremembe parametrov vibracijskih signalov lahko predstavljajo vir smerne informacije (Barth, 2002; Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in sod., 2006), lahko pa pomembno vplivajo na informacijsko vrednost in s tem na učinkovitost vibracijske komunikacije (Miklas in sod., 2001; Cocroft in sod., 2006).

Rastlinske stenice so na dane razmere prilagojene tako, da proizvajajo signale, katerih frekvenčne lastnosti se ujemajo z resonančnimi lastnostmi rastlin (Čokl in sod., 2005; Čokl, 2008; Polajnar in sod., 2013). Signalom je skupen dominantni frekvenčni vrh v območju okrog 100 Hz, višje harmonične komponente pa ne presegajo 600 Hz (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Gogala, 2006; Čokl, 2008). Prilagojenost je prisotna tudi na nivoju

zaznavanja, kjer se uglašenost na frekvenčne lastnosti vibracijskih signalov odraža tako v frekvenčni občutljivosti receptorskih celic v nogah (Čokl, 1983; Čokl in sod., 2006b) kot internevronov v osrednjem živčnem sistemu (Zorović in sod., 2008).

Vibracijska komunikacija je dobro raziskana pri rastlinojedi stenici *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae: Pentatominae) (Čokl in sod., 2000a, b; Čokl, 2008). Vrsta predstavlja enega največjih škodljivcev v kmetijstvu in je zato predmet intenzivnih raziskav in kontrole (Todd, 1989; Panizzi, 1997; Panizzi in sod., 2000).

V kontroli ekonomsko pomembnih vrst žuželk se kot alternativa klasičnim insekticidom vse bolj uveljavlja uporaba naravnih sovražnikov, ki imajo potencial vplivanja na dinamiko naravnih populacij vrst (Speight in sod., 2008). Kot učinkoviti naravni sovražniki vrste *N. viridula* so bili opisani predvsem entomopatogeni in parazitoidi (Panizzi in sod., 2000, Laumann s sod., 2011), malo pozornosti pa je bilo z vidika uporabnosti v biološki kontroli namenjene njenim plenilcem, čeprav plenilstvo predstavlja velik delež smrtnosti vrste (De Clercq, 2000).

Med plenilci, ki kažejo velik potencial v biološki kontroli različnih vrst žuželk, so tudi plenilske vrste rastlinskih stenic (Pentatomidae: Asopinae) (De Clercq, 2000; Panizzi in sod., 2000). Med njimi so bile do sedaj najbolj raziskane vrste *Podisus maculiventris*, *Picromerus bidens* in *Podisus nigrispinus*, pri katerih je bila poleg biologije pred kratkim obširneje opisana tudi vibracijska komunikacija (Žunič in sod., 2008; Čokl in sod., 2011; Laumann in sod., 2013). Medtem ko so za vrsto *P. maculiventris* pokazali, da v laboratorijskih pogojih relativno uspešno pleni različne razvojne stadije vrste *N. viridula* (De Clercq in sod., 2002), primerljivih raziskav o interakciji drugih plenilskih vrst žuželk z *N. viridula* ni.

Vibracijska komunikacija je dobro raziskana predvsem v interakcijah med osebki iste vrste, vendar vse več raziskav kaže, da imajo vibracije, ki jih proizvajajo osebki, pomen tudi v medvrstnih interakcijah. Medtem ko se pri *N. viridula*, na primer, samec odziva na pozivni napev samice lastne vrste z oddajanjem vibracijskih signalov in usmerjenim gibanjem proti samici (Čokl in sod., 1999), je bil usmerjen odziv na vibracijski dražljaj opisan tudi v interakcijah med plenilcem in plenom (Pfannenstiel in sod., 1995).

Pri vrsti *N. viridula* so poleg odziva na intraspecifične vibracijske napeve v raziskavah vpliva abiotičnega in biotičnega šuma na vibracijsko komunikacijo (Polajnar in Čokl, 2008; De Groot in sod., 2010) preučevali tudi vpliv napevov drugih vrst rastlinskih stenic (Hrabar in sod., 2004; De Groot in sod., 2010), vendar nobena od raziskav ni vključevala signalov plenilskih vrst.

Glavni predmet raziskavanja vibracijske komunikacije pri žuželkah so predvsem odrasli osebki in njihove interakcije v času parjenja (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Čokl, 2008), zato je o sposobnosti proizvodnje in zaznavanja mehanskih vibracij pri osebkih nižjih razvojnih stadijev znanega sorazmerno malo (Cocroft in Hamel, 2010). Raziskave, ki so bile na tem področju opravljene do sedaj, kažejo, da ima pri nekaterih vrstah vibracijska komunikacija med osebki različnih razvojnih stadijev pomembno vlogo pri iskanju hrane (Cocroft, 2005) in zaščiti pred plenilci (Cocroft, 1999a, b, 2002, Ramaswamy in Cocroft, 2009), vendar pa nobena od teh raziskav ni vključevala nižjih razvojnih stadijev vrste *N. viridula*.

V naši raziskavi smo s predvajanjem vibracijskih napevov plenilskih vrst stenic odraslim samcem rastlinojede vrste *N. viridula* ugotavljali vpliv heterospecifičnih napevov na odziv osebkov *N. viridula*. Da bi ugotovili, ali spremembe vibracij, do katerih prihaja med prenosom po rastlini, vplivajo na prepoznavanje, smo primerjalno poskuse izvedli na neresonančni membrani zvočnika, ki ohrani izvorne lastnosti vibracij, in na rastlini. Vibracijske signale napevov smo registrirali na različnih točkah na rastlini in analizirali spremembe časovno-frekvenčne strukture in amplitude, do katerih pride med prenosom. Prisotnost vibroreceptorjev pri osebkih nižjih razvojnih stadijev stenice *N. viridula* smo ugotavljali posredno preko vpliva predvajanja heterospecifičnih vibracijskih napevov osebkom nižjih razvojnih stadijev na njihov razvoj in na vibracijsko komunikacijo odraslih osebkov.

Cilji naše raziskave so bili testirati odziv samcev rastlinojede vrste *N. viridula* na vibracijske napeve plenilskih vrst stenic in ugotoviti vpliv podlage na prepoznavanje ter pridobiti podatke o sposobnosti zaznavanja mehanskih vibracij v zgodnjem razvojnem obdobju.

Postavili smo naslednje delovne hipoteze:

1. Osebki izbranih vrst plenilskih stenic (Pentatomidae: Asopinae) proizvajajo vibracijske signale s frekvenčnimi in časovnimi lastnostmi, ki določajo vrstno in spolno specifičnost.
2. Predvidevamo, da samci *N. viridula* ločijo heterospecifične napeve od pozivnega napeva konspecifične samice in se nanje ne odzivajo. Sklepamo, da na rastlini pride v primeru nekaterih napevov do sprememb časovno-frekvenčne strukture, ki vplivajo na prepoznavanje in odzivnost.
3. Predpostavljamo, da so pri *N. viridula* zaznavanja vibracij sposobni tudi osebki nižjih razvojnih stadijev.

2 PREGLED OBJAV

2.1 KOMUNIKACIJA

Sposobnost učinkovite komunikacije ima ključno vlogo v življenju vseh živali, saj med drugim omogoča uspešno reprodukcijo in s tem ohranitev vrst.

Komunikacija živali je v osnovi proces, ki vključuje proizvajanje in prenos signalov ter njihovo zaznavanje in procesiranje s strani prejemnikov. Kljub temu, da za pojem *komunikacija* ne obstaja ena sama, splošno sprejeta definicija, večina avtorjev zagovarja hipotezo, da je tako imenovana *prava* ali *poštena* komunikacija proces, ki vključuje prenos informacije od sporočevalca do prejemnika in posledično uporabo te informacije s strani prejemnika, ki se na osnovi pridobljene informacije odloči za ustrezen odziv, ki prinaša korist obema udeležencema. Nosilec informacije se imenuje signal, ki je bodisi lastnost sporočevalca ali njegova aktivnost, ki je proizvedena z določenim vedenjem in povzroči spremembo v okolju (Bradbury in Vehrencamp, 1998; Greenfeld, 2002).

Po tej definiciji komunikacija ni omejena samo na interakcije znotraj ene vrste, ampak vključuje tudi interakcije med različnimi vrstami (Bradbury in Vehrencamp, 1998; Greenfeld, 2002).

Vendar pa so v naravi prisotne številne interakcije, ki jih s to definicijo ne moremo razložiti in za katere bi se le redki biologi strinjali, da sploh predstavljajo komunikacijo. Pri razlagi teh, pogosto zapletenih odnosov v živalskih sistemih, jedro neskladij med različnimi avtorji predstavljajo predvsem koncept (*prenosa*) *informacije* (Bradbury in Vehrencamp, 1998; Greenfeld, 2002; Dall in sod., 2005; Scott-Phillips, 2008; Rendall in sod., 2009; Carazo in Font, 2010; Owren in sod., 2010; Seyfarth in sod., 2010), pojem *signal* (Maynard Smith in Harper, 2003; Searcy in Nowicki, 2005) in vprašanje *poštenosti* oziroma *nepoštenosti* komunikacije (Zahavi, 1975; Maynard Smith in Harper, 2003; Searcy in Nowicki, 2005; Számadó, 2011).

2.1.1 Zvočna komunikacija pri žuželkah

Žuželke so razvile raznolike mehanizme za sporazumevanje v različnih medijih. Proizvajajo signale enakih modalitet kot ostale skupine živali, med katerimi pa so raziskovalci v preteklosti največ pozornosti namenjali zlasti zvočni komunikaciji. Način komuniciranja z mehanskimi vibracijami je bil glavni predmet zanimanja predvsem zato, ker so nekateri zvoki, ki jih proizvajajo žuželke, v območju človekovega slušnega zaznavanja (20 – 20000 Hz). Obstaja pa še "nešteto" zvokov, ki so človeškemu ušesu

neslišni. V zadnjih desetletjih je razvoj občutljivih metod za detekcijo mehanskih vibracij omogočil raziskovanje tudi teh zvokov (Alexander, 1957; Ewing, 1989).

Vsak zvok je v osnovi vibracija, ki spravi v gibanje delce tekočin (zrak, voda) ali trdnih, elastičnih, struktur (prst, pesek, rastline), lastnosti teh medijev pa so ključen dejavnik, ki usmerja razvoj mehanizmov za proizvodjanje zvokov in specializiranih mehanoreceptorjev za njihovo zaznavanje (Endler, 1993; Boughman, 2002). V številnih primerih vibracije, ki jih proizvajajo žuželke, ne potujejo le po enem, ampak po več medijih hkrati, pri tem pa je za uspešno komunikacijo pomembno, da ima signal takšne fizikalne lastnosti, ki v določenem mediju omogočajo učinkovit prenos informacije od sporočevalca do prejemnika. Razdalja, na kateri je mogoča učinkovita komunikacija, je odvisna od količine energije v oddanem signalu, od prenosa po mediju in od receptorskih sposobnosti prejemnika (Ewing, 1989).

Trden zunanji skelet je žuželkam omogočil razvoj velikega števila izvirnih mehanizmov za produkcijo zvoka, ki jih avtorji v splošnem delijo na stridulacijo (drgnjenje delov telesa enega ob drugega), bobnanje (udarjanje delov telesa enega ob drugega ali ob podlago), vibriranje (izraziti gibi celega telesa (tremuliranje) ali posameznih delov telesa), timbalni mehanizem ali klikanje (upogibanje timbala (stanjšan del kutikule), pod katerim lahko ležijo resonantne zračne vrečke) in iztiskanje zraka (Alexander, 1957; Ewing, 1989; Hill, 2008).

Zaradi svoje majhnosti se številne žuželke tako kot drugi členonožci soočajo s težavami pri proizvodjanju zračnega zvoka. Za učinkovito komunikacijo z zračnim zvokom namreč strukture, ki oddajajo zračni zvok, ne smejo biti premajhne v primerjavi z valovno dolžino proizvedenega zvoka. Mejna velikost telesa je določena s pogojem

$$2r = \lambda / \pi \quad \dots (1)$$

kjer r predstavlja polmer ekvivalentnega sferičnega telesa, ki oddaja zvok, λ pa valovno dolžina oddanega zvoka (Markl, 1983). Žuželka velikosti 1 cm bi morala tako proizvesti zračni zvok zelo visokih frekvenc (10 kHz in več), ki pa zaradi močnega dušenja in degradacije visokofrekvenčnih signalov z oddaljenostjo od vira v zračnem mediju in v gosti vegetaciji ni primeren za učinkovito komunikacijo na dolge razdalje (Markl, 1983; Ewing, 1989; Bennett-Clark, 1998; Casas in sod., 1998). Pri mnogih žuželkah predstavlja oviro tudi majhna mišična moč, ki onemogoča proizvodjanje signalov dovolj visokih intenzitet in s tem omeji komunikacijo z zračnim zvokom le na zelo kratke razdalje (Bennett-Clark, 1998).

Selekcijski pritisk je tako pri majhnih žuželkah vodil v razvoj mehanizmov, ki omogočajo proizvajanje vibracij nizkih frekvenc, ki se širijo po podlagi, kar je omogočilo širši razpon uporabnosti zvočnih signalov (Ewing, 1989; Benett-Clark, 1998; Claridge, 2006). Komunikacija s pomočjo mehanskih vibracij podlage je mogoča na razdaljah tudi do nekaj metrov (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 1998, 2002).

Vzporedno z mehanizmi za proizvajanje zvoka so se razvili raznoliki organi za zaznavanje zvoka: mehanoreptorne čutilne dlake in senzile na različnih delih telesa, Johnstonov organ v antenah, timpanalni organi, ki so večinoma parni in se lahko pojavljajo na kateremkoli delu telesa, ter specializirani hordotonalni organi v nogah (Ewing, 1989; Keil, 1997; Field in Matheson, 1998; Yack, 2004; Yack in Dawson, 2008). Kljub veliki strukturni in funkcionalni raznolikosti je večini teh mehanoreptornih organov skupna strukturna in funkcionalna enota imenovana skopolidij. Ta je sestavljen iz enega ali več bipolarnih čutilnih nevronov ter ovojnih in pritrditvenih pomožnih celic (Field in Matheson, 1998; Yack, 2004). Rezultati različnih primerjalnih študij kažejo, da naj bi se slušni organi pri žuželkah razvili iz proprioreptornih organov (Yack in Fullard, 1990; Fullard in Yack, 1993).

2.1.2 Vibracijska komunikacija pri žuželkah

Sposobnost zaznavanja vibracij podlage naj bi bila v primerjavi z zaznavanjem zračnega zvoka evolucijsko izvorna (Yack in Fullard, 1990; Fullard in Yack, 1993; Lakes-Harlan in sod., 1999; Yager, 1999; Stumpner in von Helversen, 2001; Yack, 2004; Stritih in Stumpner, 2009), do razvoja organov za zaznavanje zračnega zvoka pa naj bi v evoluciji prišlo večkrat neodvisno (Fullard in Yack, 1993; Lakes-Harlan in sod., 1999; Yager, 1999). Danes vemo, da je komunikacija s pomočjo mehanskih vibracij, ki potujejo po podlagi (vibracijska komunikacija), zelo razširjena tako pri vretenčarjih kot nevretenčarjih (Hill, 2001, 2009), število vrst in družin, pri katerih se ta način komunikacije pojavlja, ter njegova filogenetska razpršenost pa kažejo, da je med vsemi živalskimi skupinami najbolj razširjen ravno pri žuželkah (Cocroft in Rodriguez, 2005). Največ vrst, ki uporabljajo vibracijsko komunikacijo, je bilo opisanih v redu Hemiptera (Hill, 2009), kjer so se zaradi raznolikih življenjskih okolij, ki jih ta skupina žuželk zaseda, razvili tudi najbolj raznoliki mehanizmi za proizvajanje vibracijskih signalov (Virant-Doberlet in Čokl, 2004).

Vibracije substrata žuželke uporabljajo v enake namene v intra- in interspecifični komunikaciji kot signale drugih modalitet, med najbolj preučevanimi z vidika vibracijske komunikacije pa so interakcije med osebki v času parjenja, interakcije med pripadniki posamezne skupine ter mutualistične in plenilske interakcije z osebki drugih vrst. Na podlagi vibracijskega dražljaja prejemnik pridobi informacijo o sporočilu ter vrsti, spolu in

statusu sporočevalca (Markl, 1983; Cocroft, 2001; Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Hill, 2008, 2009; Cocroft in Hamel, 2010).

2.1.2.1 Mehanizmi za proizvodnjo vibracijskih signalov

Med mehanizmi, ki žuželkam omogočajo proizvodnjo vibracijskih signalov, sta najbolj preprosta in tudi najbolj razširjena bobnanje in vibriranje. Pri bobnanju žival z delom telesa udarja ob podlago, med vibriranjem pa vibracije podlage vzbudi z izrazitimi gibi delov ali celega telesa, ki se na podlago prenesejo preko vseh šestih nog. Vibracije podlage lahko žuželke vzbudijo tudi s striduliranjem in s timbalnim mehanizmom (Ewing, 1989; Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Hill, 2008, 2009).

Komunikacijo, ki vključuje tako proizvedene vibracijske signale, pomembno dopolnjujejo vibracije, ki jih žuželke zaradi trdnega zunanega skeleta vzbudijo v okoliških medijih nenamerno, naključno med premikanjem, in zračni zvok, ki včasih nastane kot stranski produkt teh mehanizmov (Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Hill, 2008, 2009). Pri mnogih žuželkah je v celoten proces komunikacije vključena tudi uporaba signalov drugih modalitet.

2.1.2.2 Organi za zaznavanje vibracijskih signalov

Organi za zaznavanje mehanskih vibracij morajo biti dovolj občutljivi, da zaznajo in ločijo tiste, ki so za osebek relevantne, od ostalih vibracij v okolici. Hkrati morajo ustrezen mehanski dražljaj sprejeti in ga nespremenjenega posredovati v osrednji živčni sistem, kjer se informacija, ki jo vsebuje, obdela in sproži ustrezen odziv (Barth, 2002; Čokl in sod., 2006b).

Žuželkam zaznavanje mehanskih vibracij podlage omogočajo različni mehanoreceptorni organi, ki vključujejo tako preproste kutikularne strukture (mehanosenzorne čutilne dlake, kampaniformne sensile) kot kompleksne subkutikularne organe (več vrst specializiranih hordotonalnih organov). Za zaznavanje vibracijskih signalov je najbolj specializiran subgenualni organ. To je kompleksen hordotonalni organ, ki se nahaja v proksimalnem delu tibije vsake od šestih nog (Field in Matheson, 1998; Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Yack, 2004; Hill, 2008; Yack in Dawson, 2008).

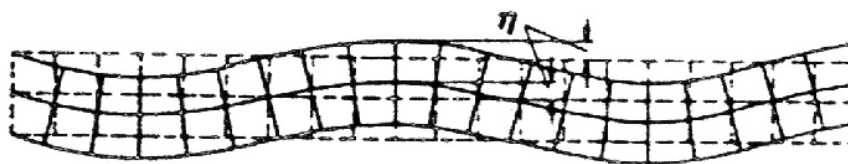
2.1.2.3 Rastline kot medij za prenos vibracijskih signalov

Vibracije se v različnih medijih lahko pojavljajo v obliki različnih tipov mehanskih valov, ki se ločijo po smeri premikanja delcev medija v primerjavi s smerjo širjenja energije valovanja, po hitrosti širjenja valov in po stopnji dušenja. Med najbolj poznanimi so longitudinalni, kvazi-longitudinalni, transverzni, torzijski, upogibni in površinski valovi (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 2002).

Za številne žuželke so glavno življenjsko okolje rastline, kjer preživijo večino svojega življenja, se na njih prehranjujejo in razmnožujejo. Za tiste, ki za sporazumevanje uporabljajo mehanske vibracije podlage, so rastline tudi medij, v katerem poteka prenos vibracijskih signalov. Prenos signalov po rastlini je po eni strani ugoden, saj rastlina predstavlja relativno neovirano pot za prenos in onemogoča difuzijo signala. Po drugi strani pa zaradi mehanskih lastnosti rastlin med potovanjem vibracijskega signala prihaja do sprememb njegovih frekvenčnih in časovnih lastnosti ter amplitude. To je za vrstno in spolno specifične signale ključnega pomena, saj že majhne spremembe lahko pomembno vplivajo na njihovo informacijsko vrednost ter s tem na njihovo zaznavanje in prepoznavanje (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Čokl, 1988; Miklas in sod., 2001; Barth, 2002).

Čeprav lahko žuželka v rastlini inducira različne tipe valovanja, pa žuželke za komunikacijo uporabljajo upogibne valove (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 1998, 2002; Cocroft in sod., 2000). Hitrost širjenja upogibnih valov je relativno majhna in frekvenčno odvisna pri prenosu vibracij nizkih frekvenc vzdolž podaljšanih struktur s presekom, ki je veliko manjši od dolžine in od valovne dolžine signala. Lastnost se imenuje disperzija, kar pomeni, da vsaka frekvenčna komponenta potuje z lastno hitrostjo, pri čemer hitrost prevajanja narašča z naraščajočo frekvenco. Na določeni razdalji od vira bo tako signal, ki vsebuje širok spekter frekvenc, daljši kot na viru, saj nižje frekvence pripotujejo do cilja kasneje kot višje. Zaradi disperzije prihaja z oddaljenostjo od vira tudi do spreminjanja razmerij med amplitudami frekvenčnih vrhov posameznih frekvenčnih komponent vibracije. Spremembe so največje v širokopasovnih vibracijah, manjše pa v ozkopasovnih (Michelsen in sod., 1982; Barth, 1998, 2002; Cocroft in sod., 2000).

Prenos vibracij vzdolž struktur z velikim premerom (debela stebela) in prenos zelo visokih frekvenc (nad 5000 Hz) poteka v obliki nedisperznih upogibnih valov, pri katerih hitrost potovanja ni frekvenčno odvisna in zato omogoča ohranjanje integritete vibracije med prenosom (Casas in sod., 2007).



Slika 1: Upogibno disperzno valovanje (Barth, 1985)
Figure 1: Dispersive bending waves (Barth, 1985)

Za rastlinski substrat je značilna relativno nizka stopnja dušenja mehanskih vibracij, zato predstavljajo rastline učinkovit medij za prenos vibracijskih signalov (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 2002; Čokl in sod., 2004, 2005; Polajnar in sod., 2012). Kljub temu, da je dušenje nizko, pa je odvisno od frekvenčne sestave vibracije, saj rastline delujejo kot frekvenčni filter. Pri prenosu po rastlini je stopnja dušenja visokih frekvenc večja kot stopnja dušenja nizkih frekvenc, z naraščajočo oddaljenostjo od vira pa prihaja do izrazitega zmanjševanja deleža frekvenčnih komponent višjih od 400 Hz (Čokl, 1988; Barth, 2002; Virant-Doberlet in Čokl, 2003; Čokl in sod., 2006a, 2007). Vendar pa naraščajoče dušenje v smeri višjih frekvenc ni povsem enakomerno niti znotraj frekvenčnega spektra niti z oddaljenostjo od vira. V frekvenčnem spektru je dušenje relativno monotono v frekvenčnih območjih do 150 Hz in nad 1000 Hz, v območju 150 – 1000 Hz pa je spreminjanje amplitude izrazito nepravilno in ne kaže frekvenčne odvisnosti (Barth, 1998, 2002). Michelsen in sodelavci (1982) so izračunali, da v tem območju že majhna sprememba frekvence (manjša od 10 %) lahko povzroči veliko spremembo amplitude (20 – 30 dB).

Čokl (1988) je pokazal, da amplituda vibracije tudi z oddaljenostjo od vira ne pada linearno, ampak se spreminja ciklično in lahko na določenih razdaljah od vira celo preseže izvorno vrednost. To velja tako za posamezni nizkofrekvenčni vibracijski signal ($D_f < 500$ Hz) kot tudi za njegove frekvenčne komponente (Čokl, 1988; Čokl in sod., 2007). Ugotovil je, da je razdalja med najnižjimi (nodiji) oz. najvišjimi (internodiji) amplitudnimi vrednostmi stabilna in pri nižjih frekvencah večja kot pri višjih. Posledica neujemanja vzorcev amplitudnih oscilacij različnih frekvenčnih komponent so različna razmerja amplitud posameznih frekvenčnih komponent vibracije na različnih razdaljah od vira. Značilno spreminjanje amplitude z naraščajočo oddaljenostjo od vira vibracije so potrdili na različnih vrstah rastlin (Čokl, 1988; Čokl in sod., 2005, 2007), poskusi na stebelu ciperusa pa so pokazali, da je pravilno spreminjanje amplitude z naraščajočo oddaljenostjo od vira vibracije posledica resonančnih lastnosti rastline (Polajnar in sod., 2012).

Lokalne razlike v amplitudi vibracije pa so tudi posledica značilnega premikanja delov substrata po katerem vibracija potuje. Ugotovili so, da med potovanjem upogibnega

valovanja vzdolž stebila steblo niha v dveh dimenzijah, in sicer multiaksialno v obliki elipse z največjo amplitudo vibracije tam, kjer je os elipse največja, in sorazmerno manjšo amplitudo vzdolž drugih osi (McNett in sod., 2006).

Dodaten dejavnik, ki pomembno vpliva na prenos vibracije po rastlini, je stoječe valovanje, ki se zlasti očitno pojavlja v steblih in drugih paličastih strukturah. Stoječe valovanje nastane zaradi odboja vibracije na robovih rastline, predvsem na apikalnem delu in v koreninah, in nizke stopnje dušenja. Preden vibracija popolnoma zamre potuje po rastlini večkrat v nasprotnih smereh kar ima za posledico interakcijo valov, podaljšanje vibracije in spremenjeno razmerje njenih frekvenčnih komponent (Michelsen in sod., 1982).

Na učinkovitost prenosa vibracije pomembno vplivajo tudi kompleksna geometrija rastline in njene strukturne komponente. Ugotovili so, da pri prenosu vibracijskega signala med različnimi deli rastline prihaja do izgube energije, ki je največja pri prehodu s peclja na steblo (Čokl in sod., 2007; Čokl, 2008). Pri prenosu po listu je dušenje vibracijskega signala vzdolž listne žile nekajkrat manjše kot pri prenosu preko listne lamine, na strukturno različnih delih lista pa prihaja tudi do razlik v dušenju različnih frekvenčnih komponent. Medtem, ko je na listni žili prišlo do izrazitega dušenja prvega harmoničnega tona, amplituda dominantne frekvence pa se ni znatno spreminjala, je bil pri prenosu preko lamine izrazit upad amplitude značilen za obe frekvenčni komponenti (Čokl in sod., 2004). Zaradi številnih odbojev s koncev listnih žil in z robov izguba energije signala na listu ni premosorazmerna s prepotovano razdaljo, velja pa, da se obseg upada energije signala poveča z večjim številom žil, ki jih signal na poti prečka, in s premerom žile. Največji delež energije signal izgubi ob prečkanju osrednje žile, čeprav tudi pri potovanju preko listne lamine izguba ni zanemarljiva. Izguba energije je pri višjih frekvencah večja kot pri nižjih. Med prenosom pride tudi do zmanjša deleža frekvenčnih komponent višjih od 1500 Hz, predvsem pri prečkanju osrednje listne žile (Magal in sod., 2000, Čokl in sod., 2004).

2.1.2.4 Vpliv sprememb parametrov vibracijskih signalov na vibracijsko komunikacijo

Čeprav rastline predstavljajo ugoden medij za prenos vibracijskih signalov med oddajnikom in prejemnikom, pa imajo lahko kompleksne spremembe vibracije, do katerih pride med njenim prenosom po rastlini (Michelsen in sod., 1982), pomemben vpliv na informacijsko vrednost signala in s tem na samo komunikacijo (Miklas in sod., 2001; Cocroft in sod., 2006). Kljub temu dejstvu pa je vpliv substrata na variabilnost vibracijskih signalov in na vibracijsko komunikacijo še precej neraziskan (Miklas in sod., 2001; Cocroft in sod., 2006).

Vpliv podlage na vibracijsko komunikacijo so med drugim potrdili pri škržatkih *Enchenopa binotata* (Sattman in Cocroft, 2003; McNett in Cocroft, 2008). Samci so na rastlinah, ki niso njihove specifične gostiteljske rastline, proizvajali značilno manj in krajše vibracijske signale kot na specifični gostiteljski rastlini (Sattman in Cocroft, 2003).

Da so razlike v vedenju živali posledica sprememb vibracijskih signalov, do katerih pride med prenosom signalov po rastlini, je neposredno pokazala raziskava, v kateri so primerjali odziv samcev *N. viridula* na pozivni napev konspecifične samice na umetni podlagi, ki ne vpliva na parametre vibracije (membrana zvočnika), in na rastlini, ki je naravna podlaga s specifičnimi mehanskimi in resonančnimi lastnostmi (Miklas in sod., 2001). Pri vrsti *N. viridula* so opisali dva tipa samičinega pozivnega napeva, signali obeh pa se lahko pojavljajo znotraj iste sekvence pozivnega napeva (Čokl in sod., 2000a). Za en tip pozivnega napeva so značilni vlaki hitro ponavljajočih se kratkih pulzov, drugi tip pa je sestavljen iz zaporedja vlakov enega do nekaj kratkih pulzov (prepulzi), ki mu sledi daljši pulz (Čokl in sod., 2000a). V poskusu se je odziv samcev na oba tipa napevov izrazito razlikoval na membrani zvočnika, kjer so se samci značilno manj odzivali na napev, ki je sestavljen iz vlakov kratkih pulzov (Miklas in sod., 2001). Na rastlini se odziv samcev na oba tipa napevov ni razlikoval (Miklas in sod., 2001), samci so se na oba v enaki meri odzivali z oddajanjem lastnih vibracijskih signalov in iskanjem vira napeva (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999). Analiza signalov obeh tipov pozivnega napeva samice je pokazala, da je na rastlini z oddaljevanjem od mesta vzbujanja rastline prišlo do podaljševanja kratkih hitro ponavljajočih se pulzov v pulznih vlakih, njihovega zlivanja s sosednjimi pulzi in do nastanka enotnega pulza. Medtem ko se na membrani zvočnika napeva izrazito razlikujeta v časovno-frekvenčni strukturi (Čokl in sod., 2000a), je posledica sprememb vibracij na rastlini sovpadanje strukture in s tem funkcije obeh tipov pozivnih napevov (Miklas in sod., 2001).

Da med prenosom po rastlini pride do sprememb specifičnih parametrov vibracijskega signala, ki so ključni za vrstno in spolno specifičnost in prepoznavanje, je pokazal tudi Cocroft s svojimi sodelavci (2006), vendar pa v svoji raziskavi niso potrdili vpliva teh sprememb na vedenje. Njihovi rezultati kažejo, da na variabilnost vibracijskih signalov vplivajo individualne razlike med rastlinami in oddaljenost od vira vibracije, vpliv slednje pa se razlikuje tako na nivoju posameznih rastlin kot tudi vrst rastlin. Ugotovili so, da ima variabilnost substrata večji vpliv na frekvenčne kot na časovne lastnosti signalov, vendar pa je bil celokupen vpliv variabilnosti substrata na vibracijske signale majhen. Poleg majhnega vpliva variabilnosti substrata na časovno-frekvenčno strukturo signalov je v nasprotju s pričakovanji tudi rezultat, ki kaže na ponovljivost lastnosti vibracijskih signalov posameznih osebkov na različnih podlagah (Cocroft in sod., 2006).

2.1.2.5 Spremembe parametrov vibracijskih signalov kot vir smerne informacije

Potem ko osebek relevantno vibracijo zazna in prepozna, mora določiti tudi smer njenega izvora. Usmerjeno gibanje prejemnika vibracije proti njenemu izvoru je bilo opisano pri več vrstah žuželk in v različnih kontekstih (Casas, 1989; Ota in Čokl, 1991; Pfannenstiel in sod., 1995; de Luca in Morris, 1998; Čokl in sod., 1999; Meyhöfer in Casas, 1999; Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Cocroft, 2005; Virant-Doberlet in sod., 2006; Mazzoni in sod., 2009b; Laumann in sod., 2007, 2011; Ramaswamy in Cocroft, 2009; Legendre in sod., 2012).

Informacijo o smeri vira vibracijskega dražljaja lahko žival pridobi na podlagi sprememb parametrov vibracije, do katerih prihaja med prenosom preko medija. Osnova za določanje smeri so razlike v amplitudi in času prihoda vibracijskega dražljaja med posameznimi prostorsko ločenimi vibroreceptorji v nogah, ki morajo biti dovolj velike, da jih živčni sistem lahko zazna. Za nastanek relevantnih razlik so zato potrebni visoka stopnja dušenja in nizka hitrost prevajanja vibracij v mediju ter dovolj velika razdalja med prostorsko ločenimi receptorskimi organi. Za večje členonožce, kot so pajki in škorpijoni, je znano, da za določanje smeri vira vibracije izrabljajo razliko v amplitudi in časovni zamik prihoda dražljaja do receptorjev v posameznih nogah (Brownell in Farley, 1979; Brownell in van Hemmen, 2001; Barth, 2002). Najmanjšo časovno razliko, ki je še povzročila usmerjen odziv, so izmerili pri škorpijonih, kjer je znašala 0,2 ms (Brownell in Farley, 1979). Pri pajku *Cupiennius salei* so poleg najmanjšega časovnega zamika (2 ms) izmerili tudi spodnjo mejo razlike v amplitudi (10 dB) (Barth, 1993).

Pri majhnih žuželkah je bil mehanizem lokalizacije vira vibracijskega dražljaja dolgo časa nejasen. Predvsem zato, ker je razpon nog premajhen, da bi omogočal nastanek dovolj velikega časovnega ali amplitudnega gradienta med posameznimi vibroreceptorji (Cocroft in sod., 2000). Poleg majhnega telesa orientacijo na rastlini, ki predstavlja enega glavnih življenjskih okolij žuželk, otežujeta tudi variabilnost in nepredvidljivost vplivov mehanskih lastnosti in geometrije rastline na vibracije (Cocroft in sod., 2006).

Med drugim je na mehansko različnih delih iste rastline hitrost potovanja vibracij lahko zelo različna, kar potencialno omeji možnost določanja smeri le na določene dele rastline (Michelsen in sod., 1982; Barth in sod., 1988, 2002; Stritih in sod., 2000). Čeprav zaradi relativno nizke stopnje dušenja vibracij na rastlinah tudi sprememba amplitude ne predstavlja relevantnega vira smerne informacije (Barth in sod., 1988), vloge amplitudnega gradienta pri lokalizaciji vendarle ne moremo popolnoma izključiti. V frekvenčnem območju ozkopasovnih nizkofrekvenčnih signalov, ki jih žuželke proizvedejo z vibriranjem zadka, je namreč dušenje izrazito nepravilno in že majhna sprememba frekvence povzroči veliko spremembo v intenziteti vibracije (Michelsen in sod., 1982). Kljub temu raziskave kažejo, da na rastlini pogosto ni jasne povezave med amplitudo

vibracije in oddaljenostjo od vira, in tako potrjujejo nezanesljivost amplitudnega gradienta pri orientaciji (Michelsen in sod., 1982; Stritih in sod., 2000; Barth, 2002).

Eden od načinov, kako bi majhne žuželke lahko presegle omejitve telesne velikosti in okolja, je uporaba ustreznih vedenjskih vzorcev. V primeru vrste *N. viridula* so na primer opazili, da samec v fazi iskanja samice na križiščih rastline izrazito razširi noge, s čimer poveča tudi razdaljo med posameznimi vibroreceptorji (Ota in Čokl, 1991). Izračunali so, da bi bil v določenih pogojih časovni zamik prihoda vibracije do različnih receptorjev lahko dovolj velik, da bi žival razliko zaznala in uporabila kot vir smerne informacije (Čokl in Virant-Doberlet, 2003).

Na listu rastline nekatere žuželke kot vir smerne informacije uspešno izkoriščajo velik amplitudni gradient, do katerega pride zaradi močnega dušenja vibracije pri prehodu preko listnih žil. Z ustrezno razporeditvijo nog lahko žuželka zazna razliko v intenziteti in pravilno določi smer izvora vibracijskega dražljaja (Magal in sod., 2000; Virant-Doberlet in sod., 2006).

Nekatere vrste bi smer vira vibracije lahko določile na podlagi primerjave časovnega zamika in amplitudnih razlik med različnimi lokacijami (trianguliranje) (Abbot in Stewart, 1993; Goulson in sod., 1994).

Možni vir smerne informacije za majhne žuželke bi lahko predstavljali tudi fazni zamik vibracije med posameznimi receptorji in razmerja med različnimi frekvenčnimi komponentami (Michelsen in sod., 1982; Barth, 2002). Pri škržatkih vrste *Umbonia crassicornis* (Hemiptera; Membracidae) so kot možni mehanizem za določanje smeri vira vibracije opisali razlike v mehanskem odzivu različnih delov telesa na mehanske vibracije podlage (Cocroft in sod., 2000).

2.1.2.6 Vpliv šuma iz okolja na vibracijsko komunikacijo

Na evolucijo komunikacijskih sistemov pomembno vpliva okolje, v katerem komunikacija poteka (Endler, 1993; Bougman, 2002). Šum, ki je v okolju ves čas prisoten, je eden ključnih dejavnikov, ki vpliva na učinkovitost komunikacije med oddajnikom in prejemnikom, in s tem usmerja evolucijo oblik komunikacijskih signalov in vedenje, ki je z oddajanjem signalov povezano (Brumm in Slabbekoorn, 2005; McNett in sod., 2010). Živali so razvile različne vedenjske vzorce, s katerimi se lahko bolj ali manj uspešno izognejo vplivu šuma tako na strani oddajnika kot prejemnika (Brumm in Slabbekoorn, 2005; Bee in Micheyl, 2008).

2.1.2.6.1 Abiotični šum

Na vibracijsko komunikacijo poleg podlage, na kateri komunikacija poteka, pomembno vplivajo še različni drugi abiotični in biotični dejavniki (Cocroft in Rodriguez, 2005; Tisheckin, 2007).

Med glavnimi abiotičnimi dejavniki sta veter in dež, ki pa običajno v rastlini inducirata vibracije, katerih lastnosti se zelo razlikujejo od lastnosti vibracijskih signalov. Značilno za vibracije, ki v podlagi nastanejo zaradi vetra je, da v podlagi vzbudijo nepravilne oscilacije večinoma zelo nizkih frekvenc. Frekvenčni spektri teh vibracij so izrazito ozkopasovni z dominantnimi frekvenčnimi vrhovi okrog 10 Hz ali nižje (Barth in sod., 1988; Casas in sod., 1998; Cocroft in Rodriguez, 2005; Tisheckin, 2007). Kaplje dežja v podlagi inducirajo nastanek kratkih vibracij, kjer nepravilnim širokopasovnim oscilacijam s frekvencami do 25 kHz z visoko amplitudo sledi zaporedje nizkofrekvenčnih sinusoidnih oscilacij s padajočo amplitudo (Barth in sod., 1988; Casas in sod., 1998).

Domnevajo, da naj bi selekcijski pritisk deloval v smeri razvoja signalov, katerih frekvenčna struktura se razlikuje od frekvenčne strukture šuma, ter vibroreceptorjev in internevronov v osrednjem živčevju z vzdražnostjo pri teh frekvencah (Barth in sod., 1988). Poleg prilagoditev na nivoju proizvodnje in sprejemanja signalov se nekatere žuželke vplivu tovrstnega šuma v naravi poskušajo izogniti tudi z različnimi vedenjskimi vzorci, na primer tako, da signale oddajajo v obdobjih, ko je nivo šuma minimalen (Hunt in Morton, 2001; McNett in sod., 2006, 2010; Tisheckin, 2007).

Kljub večinoma izrazitemu neujemanju časovno-frekvenčne strukture in amplitude vibracij abiotičnega izvora ter za prejemnika relevantnih vibracij pa lahko v nekaterih pogojih v okolju pride do nastanka vibracij, ki izrazito negativno vplivajo na vibracijsko komunikacijo (Saxena in Kumar, 1980; Hunt and Morton, 2001; McNett, 2007).

Negativen vpliv šuma na vibracijsko komunikacijo na rastlini kažejo poskusi stimulacije samcev *N. viridula* z umetno sintetiziranim neprekinjenim signalom. Ob sočasni stimulaciji samcev s konspecifičnim napevom samice in umetno sintetiziranim neprekinjenim signalom z enako frekvenco in amplitudo je prišlo do izrazitega zmanjšanja odzivnosti samcev na napev konspecifične samice (Polajnar in Čokl, 2008; de Groot in sod., 2010). Negativni učinek neprekinjenega signala je bil odvisen od amplitude, in sicer je bil negativni vpliv manjši, ko je bila njegova amplituda nižja od amplitude konspecifičnega napeva (de Groot in sod., 2010).

V podobnem poskusu s samicami *N. viridula* do inhibicije vedenja v prisotnosti šuma ni prišlo, so se pa samice na stimulacijo z umetnim neprekinjenim signalom odzvale s premikom dominantne frekvence vibracijskih signalov, ki so jih oddajale. Do značilnega

premika je prišlo pri večini samic, ko je frekvenca stimulacijskega neprekinjenega signala sovpadala z dominantno frekvenco samičinih signalov (Polajnar in Čokl, 2008). S tem mehanizmom naj bi samica zmanjšala vpliv šuma na prepoznavnost lastnih vibracijskih signalov pri samcu.

Kot kažejo rezultati, so za razločevanje relevantnih vibracij iz šuma na strani prejemnika pomembne frekvenčne lastnosti, časovni vzorec in amplituda vibracije (de Groot in sod., 2010; McNett in sod., 2010).

2.1.2.6.2 Biotični šum

Vir šuma pa lahko predstavljajo tudi druge živali v okolju s svojim prehranjevanjem, premikanjem ali oddajanjem signalov (Brumm in Slabbekoorn, 2005; Cocroft in Rodriguez, 2005). V takšnih razmerah mora prejemnik med številnimi različnimi dražljaji, ki so v okolju ves čas prisotni, razlikovati in v šumu pravilno prepoznati tiste, ki so zanj relevantni.

Prisotnost drugih osebkov je eden najbolj pogostih virov biotičnega stresa v komunikacijskih sistemih (Brumm in Slabbekoorn, 2005; Bee in Micheyl, 2008). Prejemnik se v svojem naravnem okolju tako sooča s problemom sprejemanja več signalov hkrati, ki prihajajo iz različnih smeri, nekateri med njimi pa so si med seboj tudi zelo podobni (Borges in sod., 1987; Blassioli Moraes in sod., 2005). V mediju pogosto prihaja do interference teh signalov, njihovega alterniranja ali pa prekrivanja, kar lahko vpliva na njihove lastnosti in s tem na njihovo prepoznavanje in lokalizacijo (de Groot in sod., 2010, 2011b).

N. viridula se v naravi pogosto pojavlja v večjih gostotah na isti rastlini (Clarke in Walter, 1993) in povsem verjetno je, da v reproduktivnem obdobju na isti rastlini tudi več osebkov hkrati oddaja vibracijske signale (Borges in sod., 1987; Miklas in sod., 2003b). Poleg tega se vrsta pojavlja sintopično tudi z drugimi vrstami rastlinskih stenic, ki prav tako oddajajo vibracijske signale, nemalokrat s podobnimi spektralnimi in časovnimi lastnostmi (Čokl in sod., 1978, 2001; Kon in sod., 1988; Blassioli Moraes in sod., 2005).

O interferenci konspecifičnih in heterospecifičnih vibracijskih signalov in njenem vplivu na vibracijsko komunikacijo je znanega malo (de Winter in Rollenhagen, 1990; Miklas in sod., 2003a; Polajnar in Čokl, 2008; de Groot in sod., 2010, 2011b), saj so bile dosedanje tovrstne raziskave usmerjene večinoma v komunikacijo z zračnim zvokom (Brumm in Slabbekoorn, 2005; Bee in Micheyl, 2008).

V primerjavi s komunikacijo z zračnim zvokom, ki vključuje tri dimenzije (Bee in Micheyl, 2008), izmenjava vibracijskih signalov na rastlini poteka večinoma v eni ali največ dveh dimenzijah. To dodatno ovira prepoznavanje in lokalizacijo signalov, saj v enodimenzionalnem okolju stebel in listnih pecljev neizogibno pride do interference signalov, ki izvirajo z različnih delov rastline. Signali z iste strani prejemnika v takšnih pogojih do prejemnika pridejo v obliki sestavljenega napeva in vedno le iz ene smeri, kar ne zagotavlja zanesljive smerne informacije.

Poskusi, ki so raziskovali vpliv interference vibracijskih signalov na rastlini, večinoma kažejo na negativen vpliv biotičnega šuma na vibracijsko komunikacijo (de Winter in Rollenhagen, 1990; Miklas in sod., 2003a; Polajnar in Čokl, 2008; Mazzoni in sod., 2009a; de Groot in sod., 2010, 2011b). Čeprav sočasna bilateralna stimulacija z napevom samice iste vrste in napevom samice druge vrste ni vplivala na pravilno prepoznavanje in lokalizacijo konspecifične samice pri samcih škržatkov iz rodu *Ribautodelphax* (de Winter in Rollenhagen, 1990), pa je pri samcih *N. viridula* v prisotnosti heterospecifičnega napeva prišlo do inhibicije odziva na napev samice lastne vrste (Miklas in sod., 2003a; de Groot in sod., 2010, 2011b). Iskanje, ki se je v nekaterih primerih pojavilo ob sočasni stimulaciji samcev s konspecifičnim in heterospecifičnim napevom, pa je pogosto vodilo v napačno lokalizacijo heterospecifičnega napeva (de Groot in sod., 2010, 2011b).

Odzivnost samcev se je zmanjšala tudi v primeru bilateralne stimulacije z napevom konspecifične samice, vendar le v primeru, ko je prišlo do interakcije signalov z obeh virov, tako da je samec prejel konspecifične signale s spremenjenimi časovnimi lastnostmi (de Groot in sod., 2010, 2011b). V primeru prekrivanja konspecifičnih signalov in s tem ohranjeni vrstno specifični časovni strukturi napeva, je bil odziv samcev na stimulacijo z napevom konspecifične samice z dveh virov celo nekoliko večji kot ob stimulaciji samo z enega vira (de Groot in sod., 2010).

Rezultati raziskav vpliva interference vibracijskih signalov na odzivnost samcev kažejo, da ima šum večji vpliv na oddajanje vibracijskih signalov kot na iskanje (de Groot in sod., 2010, 2011b), negativen vpliv šuma pa je bil manjši, če je imel konspecifični napev v primerjavi s šumom višjo amplitudo (de Groot in sod., 2010).

Na rastlini pa interakcije vibracijskih signalov niso le stvar naključja. Pred kratkim so namreč pri več vrstah škržatkov prišli do zanimivega odkritja, in sicer, da samci, ki tekmujejo za isto samico, proizvajajo posebne, "motilne", vibracijske signale, s katerimi ovirajo komunikacijo v vzpostavljenem duetu med kompetitivnim samcem in samico. Samec te signale oddaja tako, da pride do njihovega prekrivanja z vibracijskimi signali para, s čimer onemogoča učinkovito komunikacijo partnerjev v duetu in posledično prepreči njuno parjenje (Miranda, 2006; Mazzoni in sod., 2009a, b; Legendre in sod., 2012).

V primerih, ko na istem območju vibracije istočasno oddaja več osebkov iste vrste ali različnih vrst, je ena od strategij sporočevalca, da zagotovi čim boljše prepoznavanje svojega signala pri prejemniku, alterniranje z drugimi oddajniki, tako da signale oddaja v času, ko se drugi osebki ne oglašajo (Hunt in Morton, 2001; Greenfeld, 2002). Lahko pa poskuša vzpostaviti boljše razmerje med signalom in šumom, kar doseže na račun proizvajanja signalov z višjo intenziteto (Brumm in Slabbekoorn, 2005).

2.1.2.7 Rastlinske stenice iz družine Pentatomidae (Heteroptera) in njihov ekonomski pomen

Družina rastlinskih stenic Pentatomidae je ena največjih v redu Heteroptera (Panizzi s sod., 2000). Razen vrst iz poddružine Asopinae, ki so plenilske, so vse ostale vrste rastlinojede. Zaradi obsežne škode, ki jo povzročajo na kulturnih rastlinah, nekatere rastlinojede vrste predstavljajo škodljivce in so zato predmet intenzivnih raziskav in kontrole.

Med največjimi povzročitelji škode so vrste iz poddružine Pentatominae, kamor spada tudi *Nezara viridula* (L.). Vrsta domnevno izhaja iz vzhodne Afrike, iz Etiopije, (Jones, 1988, Kavar in sod., 2006), od koder se je razširila po celem svetu. Danes se pojavlja v tropskih in subtropskih regijah med 45 stopinjami severne in južne zemljepisne širine (Todd, 1989; Panizzi in sod., 2000), areal njene razširjenosti pa se intenzivno širi (Rédei in Torma, 2003; Barclay, 2004; Yukawa in sod., 2007; Rabitsch, 2008; Tougou in sod., 2009; Grozea in sod., 2012). V Sloveniji je *N. viridula* edina predstavnica svojega rodu. Pojavlja se v predelu od obale do Kraškega roba (Gogala, 2008).

Nezara viridula se hrani, razvija in razmnožuje na enokaličnicah in dvokaličnicah iz več kot 30 družin (Todd, 1989; Panizzi, 1997; Panizzi in sod., 2000), kaže pa izrazito preferenco za stročnice in dele rastlin v fazi rasti poganjkov, plodov in semen (Todd in Herzog, 1980; Panizzi, 1997). S hranjenjem na različnih delih rastline povzroča mehanske in kemične poškodbe rastlinskih tkiv, s čimer poveča možnosti za prenos rastlinskih patogenov (Panizzi, 1997; Panizzi in sod., 2000) in vpliva na rast in razvoj rastline (McPherson J.E. in McPherson R.M., 2000). Zaradi hitrega širjenja, izrazite polifagije in obsežne škode, ki jo povzroča na kulturnih rastlinah, *N. viridula* predstavlja enega največjih ekonomsko pomembnih škodljivcev v svetovnem merilu (Panizzi, 1997; Panizzi in sod., 2000).

V zmernem podnebjju z mrzlimi zimami odrasli osebki *N. viridula* zimo preživijo v stanju diapavze pod listjem, lubjem in v različnih razpokah. Ko spomladi pridejo iz prezimovališč, začnejo iskati hrano in se takoj pariyo. Samica se lahko pari večkrat in z različnimi samci. Bledo rumena jajčeca sodčaste oblike odloži v značilnih poligonalnih skupkih na različne gostiteljske rastline. Jajčeca so zlepljena tesno skupaj in na substrat. V

posamezni jajčni masi je od 80 do 120 jajčec, inkubacija pa v poletnem času traja 4 do 9 dni. Z zorenjem se jajčeca postopoma obarvajo rožnato (Todd, 1989).

Za vrsto *N. viridula* je tako kot za druge stenice značilna nepopolna preobrazba. Razvoj od jajčeca do odraslega osebka poteka preko 5 nimfalnih stadijev in traja 24 do 60 dni, odvisno od fotoperiode, temperature in prisotnosti ustreznih gostiteljskih rastlin. V toplejših podnebnih razmerah ima lahko tudi do 4 generacije na leto. Nimfe prvega stadija so zbrane na ali ob praznih jajčnih lupinah in se ne hranijo. Po prvi levitvi se nimfe začnejo hraniti z rastlinskim sokom in nekoliko dispergirajo. Za nimfe zadnjih stadijev je značilna izrazita disperzija. Odrasli osebki živijo približno tri tedne v toplejšem delu leta, v času zimskega mirovanja pa tudi nekaj mesecev (Todd, 1989). Kljub polifagnosti pa so sposobnost razmnoževanja ter preživetje in razvoj posameznih razvojnih stadijev na različnih gostiteljskih rastlinah različni. Opazovanja so pokazala, da vrsta v različnih razvojnih stadijih prednostno izbira različne gostiteljske rastline ali različne dele rastlin, kar kaže na usklajenost razvoja posameznih razvojnih stadijev vrste z razvojnimi stadiji gostiteljskih rastlin. Primer zaporedja naseljevanja divjih in gojenih vrst rastlin je znan iz Brazilije, s kmetijskih območij v državi Paraná (Panizzi, 1997).



Slika 2: Samec in samica *N. viridula* med parjenjem
Figure 2: Male and female *N. viridula* during mating

Za kontrolo te in drugih škodljivih vrst žuželk se uporabljajo različne metode, ki pa so do nedavnega temeljile predvsem na uporabi klasičnih insekticidov s širokim spektrom delovanja (Panizzi in sod., 2000; Knight in Gurr, 2007). Glede na to, da so stenice odporne na številne pesticide in je za njihovo kontrolo učinkovitih le nekaj insekticidov (Panizzi in sod., 2000; Mizell in sod., 2008), in ker uporaba neselektivnih insekticidov predstavlja

veliko tveganje za netarčne organizme (Horowitz in sod., 2009), v zadnjem času potekajo prizadevanja za razvoj alternativnih metod nadzora škodljivcev (Čokl in Millar, 2009).

Kot alternativni način kontrole se v zadnjem času vse bolj uveljavlja biološka kontrola, ki temelji na uporabi naravnih antagonistov. Med najpomembnejšimi naravnimi sovražniki vrste *N. viridula* so številni parazitoidi, plenilci in entomopatogeni (Jones, 1988; Todd, 1989; Panizzi in sod., 2000). Čeprav predstavlja plenilstvo pomemben dejavnik smrtnosti, mu z vidika potenciala biološke kontrole vrste *N. viridula* v preteklosti niso namenjali posebne pozornosti (De Clercq, 2000). Podatkov o naravnih plenilcih te vrste je malo, znani plenilci pa so večinoma generalisti. V naravi se med plenilci pojavljajo tudi plenilske stenice iz poddružine Asopinae (Heteroptera: Pentatomidae), ki sicer niso specializirane za pljenje te vrste, vendar kažejo potencial uporabnosti v biološki kontroli (De Clercq, 2000; Panizzi in sod., 2000).

Asopinae so prisotne po celem svetu, še posebej razširjene in pogoste pa so v Novem svetu. Raziskanih je le nekaj vrst, predvsem tiste, ki kažejo potencial uporabnosti v biološki kontroli. Pojavljajo se v raznolikih naravnih in gojenih habitatih, številne vrste se pojavljajo v grmiščih in gozdovih. Njihov plen predstavljajo počasne žuželke z mehkim telesom, predvsem ličinke metuljev (Lepidoptera), hroščev (Coleoptera) in kožokrilcev (Hymenoptera). Pri nekaterih vrstah se ob prevelikih gostotah osebkov ali ob pomanjkanju hrane pojavlja kanibalizem. Da zadostijo potrebe po vlagi in dodatnih hranilih občasno pijejo tudi rastlinske sokove. Čeprav opažanja v naravnem okolju kažejo, da so nekatere vrste naravni sovražniki nekaterih škodljivcev (v Braziliji so stenice iz rodu *Podisus* znane kot pomemben naravni sovražnik gosenic vrst, ki povzročajo škodo na bombažu, kavi in soji), pa je uporaba teh vrst v praksi še zanemarljiva. Edina, ki se danes uporablja v komercialne namene, je severnoameriška vrsta *Podisus maculiventris* (Say) (De Clercq, 2000).

Podisus maculiventris (Say) je najbolj pogosta vrsta iz poddružine Asopinae v Severni Ameriki. Zaradi velikega potenciala v biološki kontroli je tudi najbolj raziskana, in sicer predvsem z vidika interakcije plenilec – plen. V naravi se pojavlja predvsem skupaj z ličinkami metuljev in hroščev, se pa sicer hrani z več kot 90 vrstami žuželk iz 8 redov: enodnevnice (Ephemeroptera), ravnokrilci (Orthoptera), raznokrilci ali stenice (Heteroptera), enakokrilci (Homoptera), hrošči (Coleoptera), dvokrilci (Diptera), metulji (Lepidoptera) in kožokrilci (Hymenoptera) (De Clercq, 2000).

Podisus nigrispinus (Dallas) se v velikih gostotah pojavlja v Južni Ameriki. Hrani se predvsem z ličinkami metuljev, njen plen pa predstavljajo tudi številne vrste, ki so škodljivci v gojenih ekosistemih (Panizzi in sod., 2000).

Picromerus bidens (L.) je vrsta hladnejšega podnebja, ki se pojavlja v Pelearktičnih predelih sveta, predvsem v vlažnih, grmičastih habitatih in gozdovih. Njeno učinkovitost pri kontroli nekaterih škodljivih vrst žuželk in s tem potencial v biološki kontroli je do sedaj potrdilo že več raziskav (Panizzi in sod., 2000). Vrsta je prisotna tudi v Sloveniji, in sicer v zahodnem delu države (Gogala, 2008).

Medtem ko so za vrsto *Podisus maculiventris* pokazali, da laboratorijskih razmerah uspešno pleni nimfe in odrasle osebkje vrste *N. viridula* (De Clercq in sod., 2002), pa za vrsti *P. nigrispinus* in *P. bidens* ni neposrednih dokazov za plenjenje te vrste.

2.1.2.8 Lastnosti vibracijskih signalov vrst iz družine Pentatomidae

Pri vseh do sedaj opisanih vrstah iz družine rastlinskih stenic Pentatomidae, ima vibracijska komunikacija pri sporazumevanju ključno vlogo v reproduktivnem obdobju, saj omogoča, da se partnerja na rastlini najmeta in uspešno parita (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Gogala, 2006; Čokl, 2008). Osebkje proizvajajo vrstno in spolno specifične signale z vibriranjem zadka. Značilno zanje je, da so nizkofrekvenčni in ozkopasovni z dominantnim frekvenčnim vrhom v območju okrog 100 Hz in višjimi harmoničnimi komponentami, ki večinoma ne presegajo 600 Hz (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Gogala, 2006; Čokl, 2008). Posamezni vibracijski napevi se med seboj razlikujejo po frekvenčnih (frekvenčni razpon, število višjih harmoničnih komponent, stopnja frekvenčne modulacije) in časovnih (dolžina pulza, interval med posameznimi pulzi) lastnostih ter po amplitudi (stopnja amplitudne modulacije). Ključne pri določanju vrstne in spolne specifičnosti naj bi bile predvsem časovne lastnosti (Hrabar in sod., 2004; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Cocroft in sod., 2006; Čokl, 2008; Žunič in sod., 2011). Vedenjski vzorci, ki spremljajo komunikacijo, repertoar vibracijskih napevov in njihova struktura so bili obširno opisani pri rastlinojedih vrstah iz poddružine Pentatominae (Gogala in Razpotnik, 1974; Čokl, 1988; Kon in sod., 1988; Čokl in sod. 2000a, b, 2001, 2004; Pavlovčič in Čokl, 2001; McBrien in sod., 2002; McBrien in Millar, 2003; Blassioli Moraes in sod., 2005; Bagwell in sod., 2008, Lampson in sod., 2010; Polajnar in sod., 2013), malo pa je znanega o vibracijski komunikaciji pri vrstah iz poddružine plenilskih stenic Asopinae (Gogala, 2006; Shestakov, 2008; Žunič in sod., 2008; Čokl in sod., 2011; Laumann in sod., 2013).

Poleg vibriranja zadka nekatere vrste za proizvajanje vibracijskih signalov uporabljajo tudi tremuliranje in bobnanje, kar znatno poveča frekvenčno območje vibracijske komunikacije. Tako proizvedeni signali so bili prvič opisani pri plenilski vrsti *P. maculiventris*, kar je bil prvi podatek za celoten red Heteroptera (Žunič in sod., 2008). V poddružini Asopinae so kasneje uporabo teh signalov potrdili še pri vrstah *P. bidens* (Čokl in sod., 2011) in *P. nigrispinus* (Laumann in sod., 2013), v poddružini Pentatominae pa le pri vrsti *Euschistus heros* (Kavčič in sod., 2013), ki poleg tega vibracijske signale

proizvaja tudi z vibriranjem kril. Vedenjski poskusi kažejo, da so tovrstni signali pomemben del vibracijske komunikacije, vendar je njihova natančna vloga v večini primerov še nejasna.

Za razliko od signalov, ki jih Pentatomidae proizvedejo z vibriranjem zadka, tremulacije, bobnanje in signali, ki nastanejo z vibriranjem kril, ne kažejo vrstne specifičnosti (Žunič in sod., 2008; Čokl in sod., 2011; Laumann in sod., 2013). Njihova frekvenčna sestava je variabilna, z razponom dominantnih frekvenc od nekaj deset Hz do 1000 Hz.

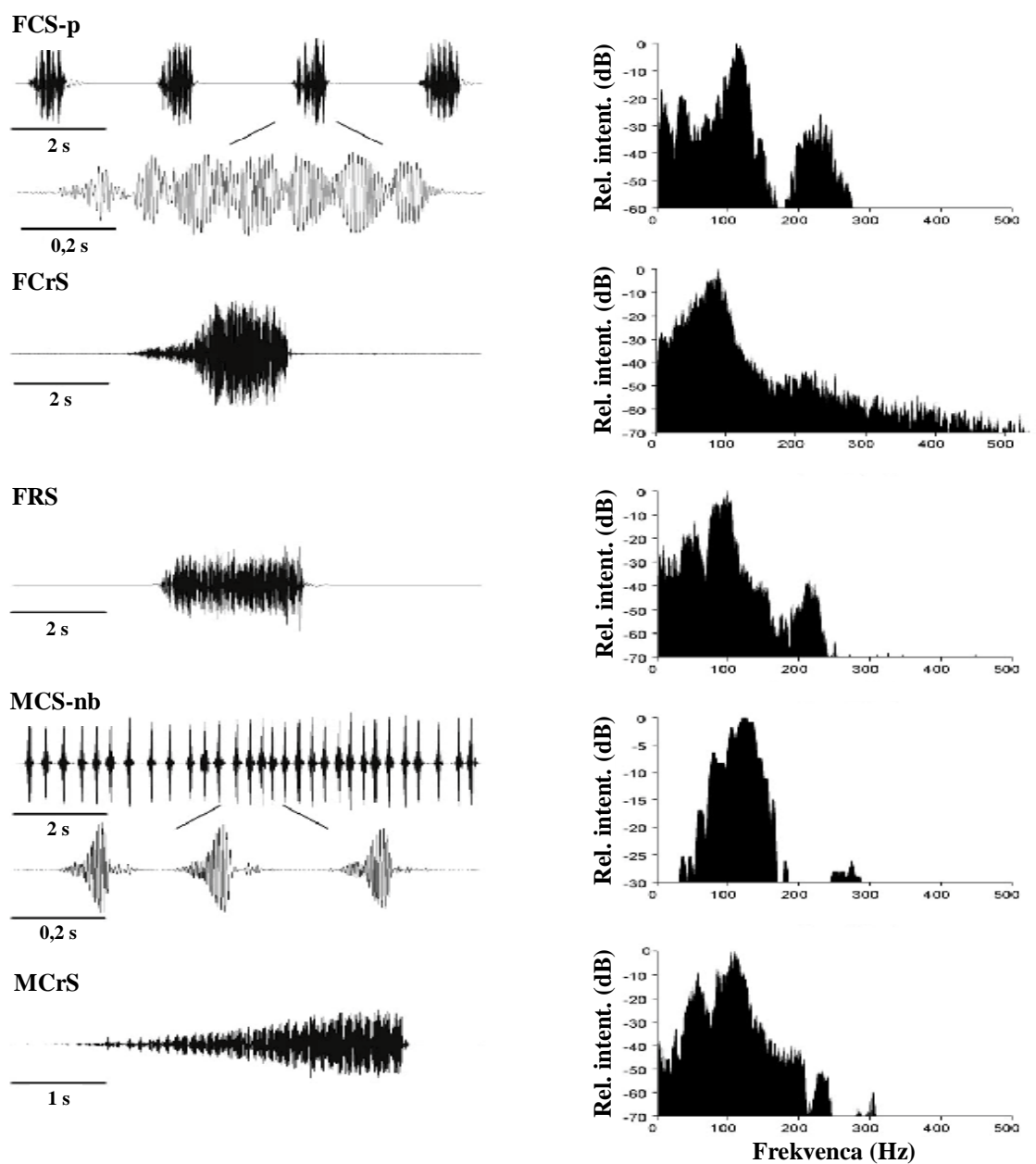
2.1.2.8.1 Vibracijska komunikacija pri stenici *Nezara viridula* (L.) (Pentatomidae: Pentatominae)

Pri stenici *N. viridula* ima vibracijska komunikacija ključno vlogo pri interakciji med osebki v reproduktivnem obdobju. Komunikacija med samcem in samico je bila opisana pri več geografsko ločenih populacijah te vrste in predstavlja model za celotno družino Pentatomidae in za vibracijsko komunikacijo nasploh (Čokl in sod., 2000a; Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Čokl, 2008).

Samec in samica se na večjih razdaljah sporazumevata s pomočjo kemične in vibracijske komunikacije, na kratkih razdaljah pa z vibracijsko komunikacijo, ki jo dopolnjujeta vid in tip. Vrsto specifični spolni feromon ki ga izločajo odrasli samci, privablja druge osebkke, tako samce in samice kot tudi osebkke zadnjega nimfalnega stadija, in omogoča združevanje osebkov na isti rastlini, kjer je nato mogoča vibracijska komunikacija (Borges in sod., 1987; Todd, 1989). Prva začne vibracijske signale oddajati samica, in sicer pozivni napev, ki ga oddaja neprekinjeno dlje časa, medtem ko ves čas miruje na istem mestu (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999, 2000a). Pozivni napev samice je zaporedje enakomerno ponavljajočih se pulzov oz. pulznih vlakov, ki spodbudi samca, da se začne aktivno premikati proti samici. Pri samcu se pojavi značilno iskalno vedenje s sočasnim oddajanjem pozivnega napeva in napeva dvorjenja (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999, 2000a). Samec in samica vzajemno modulirata vedenje drug drugega, in sicer samica s pozivnim napevom spodbuja značilno vedenje in povečano oddajanje feromona pri samcu (Miklas in sod., 2003b), samec pa z lastnimi vibracijskimi signali vzdržuje petje samice (Čokl in Bogataj, 1982). V paru, ki vzpostavi duet vibracijskih napevov, samec prilagodi dolžino signalov napeva dvorjenja na trajanje intervala med zaporednima pulzoma pozivnega napeva samice (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Miklas in sod., 2003a). Ko samec pride v neposredno bližino samice, samica, ki je pripravljena na parjenje, začne oddajati napev dvorjenja, poleg vibracijskih signalov pa imajo v tej stopnji paritvenega vedenja pomembno vlogo tudi vidni in taktilni dražljaji (Borges in sod., 1987).

Poleg pozivnih napevov (MCS – male calling song, FCS – female calling song) in napevov dvorjenja (MCS – male courtship song, FCS – female courtship song) repertoar vibracijskih napevov samca in samice *N. viridula* vključuje še samčev rivalni napev (MRS – male rival song), ki ga samec oddaja v prisotnosti tekmecev, ki dvorijo isti samici, in samičin zavrnitveni napev (FRS – female repelling song), ki ga ob stiku s samcem oddaja samica, ki ni pripravljena na parjenje (Čokl in sod., 2000a).

Za vse napeve je značilno, da so nizkofrekvenčni in ozkopasovni. Večina energije posameznega oddanega signala je v območju pod 300 Hz, dominantni frekvenčni vrh pa se nahaja v območju med 70 in 130 Hz (Čokl in sod., 2000a).



Slika 3: Oscilogrami in frekvenčni spektri napevov samic in samcev *N. viridula* posnetih na membrani zvočnika

Figure 3: Waveforms and frequency spectra of *N. viridula* vibrational songs recorded from the loudspeaker membrane

Na sliki so prikazani oscilogrami (levo) in frekvenčni spektri (desno) napevov samic in samcev *Nezara viridula* posnetih na membrani zvočnika. FCS-p, pulzni tip pozivnega napeva samice (Female Calling Song – pulsed type); FCrS, samičin napev dvorjenja (Female Courtship Song); FRS, zavrnitveni napev samice (Female Repelling Song); MCS-nb, ozkopasovni tip pozivnega napeva samca (Male Courtship Song – narrow band); MCrS, samčev napev dvorjenja (Male Courtship Song) (prirejeno po Čokl, 2008).

Posamezni napevi samca in samice ter napevi med posameznimi populacijami se značilno razlikujejo predvsem v časovnih parametrih, zlasti v dolžini in ponavljalnem času signalov. Najbolj variabilni so pozivni napevi. Njihova vrstna specifičnost je majhna, imeli pa naj bi predvsem pomen pri lokalizaciji partnerja na rastlini. Napevi dvorjenja so kompleksnejši, med spoloma in med različnimi populacijami bolj podobni, kažejo pa večjo vrstno specifičnost (Čokl in sod., 2000a). Ker med potovanjem po rastlini prihaja do specifičnih sprememb vibracijskih signalov (Michelsen in sod., 1982), lahko signali s kompleksno časovno in spektralno strukturo ohranjajo integriteto le na krajše razdalje. Kompleksni napevi dvorjenja naj bi bili zato namenjeni predvsem sporazumevanju na kratkih razdaljah, zlasti pa naj bi bili ključni za prepoznavanje vrste (Čokl in sod., 2000a, b; Čokl, 2008). Kljub specifičnosti napevov dvorjenja ter vključenosti vidnih in taktilnih signalov, ki skupaj omogočajo natančno prepoznavanje vrste in spola partnerja, pa v nekaterih primerih vseeno lahko pride do hibridizacije. Na Japonskem so na primer opazili, da je med simpatričnima vrstama *N. viridula* in *N. antennata* pogosto prihajalo do parjenja, kljub poparitveni izolaciji (Kiritani in sod., 1963; Kon in sod., 1993).

2.1.2.8.1.1 Mehanizem proizvodnje vibracijskih signalov pri stenici *Nezara viridula*

N. viridula vibracijske signale proizvaja z vibriranjem zadka. Oprsje in zadek stenice sta na dorzalni strani povezana s tergito ploščico, ki je nastala z združevanjem prvega in drugega tergita zadka (Kuštor, 1989). Na tergito ploščico so pritrjene longitudinalne in lateralne kompresorske mišice, ki se sinhrono krčijo in s tem omogočajo vibriranje zadka v navpični smeri. Vibracije zadka se preko nog prenesejo na podlago. Frekvenčne lastnosti tako proizvedenih vibracij podlage odražajo frekvenco vibracij zadka, ki je neposredno odvisna od frekvence mišičnih kontrakcij (Kuštor, 1989). Intenziteta vibracij, izmerjena neposredno na telesu pojoče stenice, je bila v območju 0,1 – 1 mm/s, pri prenosu na podlago pa je prišlo do povečanja ali zmanjšanja te vrednosti (Čokl in sod., 2007).

2.1.2.8.1.2 Vibroreceptorji pri stenici *Nezara viridula*

Najbolj občutljivi organi za zaznavanje mehanskih vibracij podlage se nahajajo v nogah. Pri stenici *N. viridula* so bili vibroreceptorji v nogah natančneje raziskani tako na nivoju zgradbe (Michel in sod., 1983) kot delovanja (Čokl, 1983). V vsaki nogi se nahajajo 4 vrste hordotonalnih organov, ki se med seboj razlikujejo po kompleksnosti in območju občutljivosti. Za zaznavanje mehanskih vibracij podlage je najbolj specializiran subgenualni organ, ki se nahaja v krvnem kanalu proksimalnega dela tibije vsake noge. V nogah se v sklepah nahajajo še femoralni hordotonalni organ, ki je najbolj kompleksen vibroreceptor, tibialni distalni hordotonalni organ in tarzo-pretarzalni hordotonalni organ. Potencialni vibroreceptorji na nogah so tudi kampaniformne sensile (Čokl, 1983, 2008).

Aksoni receptorskih celic se povezujejo v nožni živec, ki vodi do ganglijev trebušnjače (Čokl in Amon, 1980; Čokl in sod., 2006b).

Na osnovi njihovega območja občutljivosti je Čokl (1983) receptorske celice nožnega živca uvrstil v tri razrede: nizkofrekvenčni, srednjefrekvenčni in visokofrekvenčni receptorji. Nizkofrekvenčni nevroni se odzivajo na vibracije podlage v frekvenčnem območju pod 400 Hz, značilni pa so za hordotonalne organe v sklepih in za kampaniformne senzile. Frekvenčno območje njihove največje občutljivosti je med 50 in 100 Hz, kjer je najnižja intenziteta vibracije, ki jo še lahko zaznajo, pri hitrosti približno 0,05 mm/s. Srednjefrekvenčni nevroni se odzivajo v frekvenčnem območju med 50 in 1000 Hz, najbolj občutljivi pa so pri frekvencah okrog 200 Hz. Najnižja intenziteta, ki jo še zaznajo, je pri hitrosti približno 0,01 mm/s. Območje odzivnosti visokofrekvenčnih nevronov je v območju od 100 do 5000 Hz, njihova občutljivost pa je največja pri višjih frekvencah, v območju med 700 in 1000 Hz, kjer je najmanjša intenziteta vibracije, ki jo še lahko zaznajo, pri hitrosti 0,002 mm/s (Čokl, 1983). Srednje- in visokofrekvenčni nevroni naj bi bili prisotni v subgenualnem organu, vendar za to ni neposrednih dokazov (Čokl in Virant-Doberlet, 2003).

Pri *N. viridula* zaznavanje vibracij podlage najverjetneje omogočajo tudi mehanoreceptorji v antenah (Ota in Čokl, 1991), kjer so identificirali Johnstonov in centralni hordotonalni organ ter kampaniformne senzile (Jeram in Čokl, 1996; Jeram in Pabst, 1996). Območje frekvenčne občutljivosti teh receptorjev je med 30 in 100 Hz, zaznavajo pa intenzitete pri hitrostih, ki niso nižje od 1 mm/s. Aksoni teh receptorskih celic se povezujejo v antenalni živec, ki vodi v možgane (Čokl in sod., 2006b). Ker lahko receptorji v antenah tako kot čutilne dlake na telesu zaznavajo le vibracije višjih intenzitet, so najverjetneje bistvenega pomena predvsem pri zaznavanju vibracij na zelo kratkih razdaljah, ko sta osebka v neposredni bližini (Čokl in Virant-Doberlet, 2003).

2.1.2.8.1.3 Procesiranje vibracijske informacije v osrednjem živčnem sistemu pri stenici *Nezara viridula*

Osrednji živčni sistem žuželk je sestavljen iz možganskega dela, ki se nahaja v glavni kapsuli, in vrvičaste trebušnjače v torakalnem in abdominalnem delu (Chapman, 1998). Telesa živčnih celic so združena v ganglije. Pri nekaterih skupinah, med drugim tudi pri Heteroptera, je prišlo do zlivanja segmentalnih ganglijev trebušnjače. Pri *N. viridula* je z združevanjem mezo- in metatorakalnega ganglija ter abdominalnih ganglijev prišlo do nastanka centralnega ganglija, ki se nahaja za subezofagealnim in protorakalnim ganglijem.

O procesiranju vibracijske informacije v osrednjem živčevju pri žuželkah je znanega relativno malo, podatki pa so pridobljeni v glavnem z raziskavami na ravnokrilcih, ki se sporazumevajo z zračnim zvokom (Stritih in Stumpner, 2009). V skupini Heteroptera so bile strukturne in funkcionalne značilnosti vibracijskih internevronov v protorakalnem in centralnem gangliju opisane le pri vrsti *N. viridula* (Čokl in Amon, 1980; Zorović in sod., 2008; Zorović, 2011). Čokl in Amon (1980) sta na podlagi frekvenčne občutljivosti opisala 4 funkcionalne tipe vibracijskih internevronov. Nizkofrekvenčni, nizkofrekvenčni T in nizkofrekvenčni segmentalni vibracijski internevroni so najbolj občutljivi v frekvenčnem območju 100 – 600 Hz, visokofrekvenčni pa v območju 600 – 1500 Hz. Zorović je s sodelavci (2008) opisala 10 tipov vibracijskih internevronov, ki jih je glede na njihovo osnovno morfologijo, položaj in obseg njihovih razvejitev, razdelila v 4 skupine: CG-AC, CG-AB, CG-L in PTG-DC. Pokazali so, da se internevroni odzivajo na dražljaje v frekvenčnem območju med 50 in 2000 Hz, glede na območje njihove največje občutljivosti pa je bilo mogoče internevrone uvrstiti v dve kategoriji: nizkofrekvenčni internevroni so uglašeni na frekvence okrog 50 Hz, srednjefrekvenčni pa na frekvence okrog 200 Hz. Spodnja meja intenzitete izražene v pospešku (hitrosti), ki še sproži odziv internevrone, je $0,1 \text{ m/s}^2$ ($0,01 - 1 \text{ mm/s}$) za nizkofrekvenčne internevrone in $0,001 \text{ m/s}^2$ ($0,001 - 0,01 \text{ mm/s}$) za srednjefrekvenčne internevrone. Odzivnost obeh kategorij internevronov sovпада z odzivnostjo nizkofrekvenčnih in srednjefrekvenčnih vibracijskih receptorjev v nogah (Čokl, 1983), niso pa našli enot, ki bi največjo občutljivost kazale v območju visokih frekvenc (Zorović in sod., 2008).

Območja največje občutljivosti receptorskih celic ter internevronov sovpadajo z dominantnim frekvenčnim vrhom vibracijskih signalov rastlinskih stenic, kar nakazuje na specializiranost nevronalnih povezav za zaznavanje in analizo teh signalov (Čokl, 1983; Čokl in sod., 2005, 2006b; Zorović in sod., 2008; Zorović, 2011).

2.1.2.8.2 Vibracijska komunikacija pri stenicah *Podisus maculiventris*, *Podisus nigrispinus* in *Picromerus bidens* (Pentatomidae: Asopinae)

Vibracijska komunikacija pri plenilskih stenicah je postala predmet zanimanja šele pred kratkim (Gogala, 2006; Shestakov, 2008), zato je v primerjavi z vrstami iz poddružine Pentatominae relativno slabo poznana. Raziskave potekajo le na nekaj vrstah, zlasti tistih, ki so zanimive kot potencialno uporabne v biološki kontroli ekonomsko pomembnih rastlinojedih vrst (De Clercq, 2000).

2.1.2.8.2.1 *Podisus maculiventris*

Da vrsta *P. maculiventris* za sporazumevanje uporablja mehanske vibracije podlage, je prvič postalo jasno, ko so opazili izrazit odziv osebkov na vibracije, ki jih med prehranjevanjem povzročajo ličinke, ki so njihov glavni plen (Pfannenstiel in sod., 1995). Pri tej stenici se vedenje samca in samice v času parjenja precej razlikuje od vedenja pri doslej opisanih vrstah iz družine Pentatomidae, tudi zato, ker vibracijske signale oddajajo samo samci. *P. maculiventris* oddaja tri vrste vibracijskih napevov, ki jih proizvede na tri različne načine. Za proizvodnjo vibracij podlage poleg vibriranja zadka uporablja še tresenje celega telesa (tremuliranje) in bobnanje s sprednjimi nogami po podlagi (Žunič in sod., 2008). Kratki, hitro ponavljajoči se pulzi, ki nastanejo z vibriranjem zadka, imajo časovne lastnosti, ki določajo vrstno specifičnost, frekvenčne lastnosti pa so skupne tej vrsti vibracijskih signalov pri drugih do sedaj opisanih vrstah rastlinskih stenic iz družine Pentatomidae (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Gogala, 2006; Čokl, 2008). So ozkofrekvenčni, dominantni frekvenčni vrh pa se nahaja v območju med 90 in 140 Hz. Značilne so izrazite višje harmonične komponente v območju pod 800 Hz (Žunič in sod., 2008). S tremuliranjem in bobnanjem nastanejo kratki signali, ki ne kažejo vrstne specifičnosti in imajo povsem drugačne frekvenčne lastnosti. Za ozkopasovne tremulacijske signale so značilne zelo nizke dominantne frekvence (8 – 22 Hz), signali, ki nastanejo z bobnanjem, pa so širokopasovni signali z dominantnim frekvenčnim vrhom pri približno 97 Hz in izrazitimi subdominantnimi vrhovi v frekvenčnem območju med 1500 in 3000 Hz (Žunič in sod., 2008).

Vedenjski poskusi so pokazali, da imajo signali proizvedeni z vibriranjem zadka vlogo klicanja (pozivanja) na dolgih razdaljah, kar je analogna funkcija pozivnemu napevu samice pri drugih rastlinskih stenica, in prepoznavanja na kratkih razdaljah (Žunič in sod., 2008). Samec signale oddaja v enakomernih časovnih presledkih, medtem ko miruje na določenem mestu na rastlini. Signali predstavljajo dražljaj za samico, ki se odzove z izrazitim iskalnim vedenjem in orientacijo proti viru vibracije. Bližina samice sproži pri samcu tremuliranje. Samec oddaja tremulacijske signale bodisi samostojno ali pa kot sestavljene signale v kombinaciji s signali proizvedenimi z vibriranjem zadka. V interakciji samca in samice se tremulacije pojavljajo le v fazi dvorjenja, ko sta partnerja v neposredni bližini, in so ključni pogoj za kopulacijo, pojavijo pa se tudi v interakciji rivalnih samcev. Vloge kratkih, hitro ponavljajočih se signalov, ki nastanejo z bobnanjem po podlagi, v komunikaciji vrste *P. maculiventris* raziskovalci še niso uspeli pojasniti (Žunič in sod., 2008).

2.1.2.8.2.2 *Podisus nigrispinus*

Vibracijski signali imajo tudi pri vrsti *P. nigrispinus* pomembno vlogo v reproduktivnem vedenju, saj so ključni za uspešno parjenje. Vendar, za razliko od vrste *Podisus maculiventris*, pri tej stenici vibracijske signale proizvajata tako samec kot samica. Repertoar napevov vključuje en samičin napev (FS – female song) in dva samčeva napeva (MS1 – male song 1, MS2 – male song 2), ki jih osebki proizvedejo z vibriranjem zadka, ter tremulacije, ki jih proizvajata oba spola. Signali, ki nastanejo z vibriranjem zadka, so vrstno in spolno specifični, tremulacije pa ne kažejo niti vrstne niti spolne specifičnosti (Laumann in sod., 2013).

Kratke pulze FS samica oddaja posamič ali kot pulzne vlake različnih dolžin, samčeva napeva pa sta v obliki kratkih, hitro ponavljajočih se pulzov (MS1) in pulznih vlakov iz različnega števila kratkih pulzov (MS2) (Laumann in sod., 2013).

Vibracijski signali, ki nastanejo z vibriranjem zadka, pri tej vrsti nimajo funkcije klicanja, kot je to značilno za pozivne napeve drugih vrst iz družine Pentatomidae (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Čokl, 2008), ampak jih osebki oddajajo le, ko sta samec in samica v neposredni bližini (Laumann in sod., 2013). Ko samec pride do samice, jo naskoči, nakar ga samica bodisi sprejme in se z njim pari ali pa ga zavrne. Samica, ki je pripravljena na parjenje, začne oddajati FS in s tem sproži pri samcu odziv z napevoma MS1 in MS2. Pri samicah, ki niso bile pripravljene na parjenje, so opazili oddajanje tremulacijskih signalov. Vloga tremulacijskih signalov tako kot pri drugih stenicah tudi pri vrsti *P. nigrispinus* ni popolnoma jasna (Laumann in sod., 2013).

2.1.2.8.2.3 *Picromerus bidens*

Tako kot pri vrsti *P. nigrispinus* tudi pri vrsti *P. bidens* vibracijske signale oddajajo osebki obeh spolov, in sicer z vibriranjem zadka in s tremuliranjem. Medtem ko so za signale, ki nastanejo z vibriranjem zadka, značilne frekvenčne komponente v območju pod 600 Hz, tremulacijski signali vsebujejo tudi zelo visoke frekvence, ki segajo vse do 4000 Hz. Signali, ki nastanejo z vibriranjem zadka imajo značilno časovno strukturo, ki določa vrstno in spolno specifičnost, tremulacijski signali pa ne kažejo razlik niti med spoloma niti v primerjavi s tremulacijskimi signali vrste *P. maculiventris*.

Samice z vibriranjem zadka oddajajo samo en tip napeva (FS – female song), ki je sestavljen iz pravilno ponavljajočih se pulznih vlakov. Napev oddajajo spontano, brez predhodnega draženja z vibracijskimi signali samca, njegova vloga v vibracijski komunikaciji pa ni popolnoma jasna. Rezultati vedenjskih poskusov kažejo, da naj bi ta napev privabljal samce v bližino samic in jih stimuliral, da se odzivajo z oddajanjem

lastnih vibracijskih signalov. Stimulirani samci oddajajo kratke pulze s pravilnim ponavljalnim časom (MS1 – male song 1), ki preidejo v daljše pulze (MS2 – male song 2) ali pa v kompleksne pulzne vlake, ki si sledijo v neenakomernih časovnih presledkih (MS3 – male song 3). V interakciji dveh samcev MS2 signali enega samca in MS3 signali drugega, ki se med seboj razlikujejo po spektralnih lastnostih, oblikujejo rivalni napev (MS4 – male song 4), v katerem imajo posamezni pulzi različne frekvenčne lastnosti. MS4 je prvi primer takšnega napeva v celotni družini Pentatomidae (Čokl in sod., 2011). Pomen signalov z različnimi frekvenčnimi lastnostmi znotraj istega napeva ni povsem pojasnjen, obstaja pa verjetnost, da omogoča razlikovanje med posameznimi osebkami, kot je to primer pri samicah vrste *N. viridula* (Polajnar in Čokl, 2008).

Oddajanje tremulacijskih signalov pri stenicah *P. bidens* so opazili skupaj z oddajanjem drugih vibracijskih signalov ali med dotikanjem, ko sta bila samec in samica v neposredni bližini (Čokl in sod., 2011).

2.1.2.9 Uglášenost mehanskih lastnosti rastlin ter vibracijskih signalov, receptorjev in internevronov rastlinskih stenic (Pentatomidae)

Za vrste z več gostiteljskimi rastlinami, naj bi veljalo, da je zanje zaradi variabilnosti substrata in s tem tudi večje nepredvidljivosti njegovega vpliva na vibracije bolj ugodna uporaba vibracijskih signalov s širšim razponom frekvenčnih vrednosti (Michelsen in sod., 1982). Vendar pa so na primeru večine opisanih vrst iz družine Pentatomidae pokazali, da, kljub temu, da so generalisti, za sporazumevanje uporabljajo ozkopasovne vibracijske signale, ki naj bi bili za vibracijsko komunikacijo manj ugodni.

Rastlina predstavlja elastični medij, zato resonira, ko v njej vzbudimo vibracije. Ugotovili so, da je za vibracijske signale rastlinskih stenic značilno presenetljivo ujemanje njihove frekvenčne strukture z resonančnimi lastnostmi zelenih rastlin, kar naj bi bilo ključno za nizko stopnjo dušenja in učinkovit prenos tovrstnih vibracijskih signalov po rastlini (Čokl in sod., 2005; Čokl, 2008; Polajnar in sod., 2013).

Čokl in sodelavci (2005) so na primeru vrste *N. viridula* pokazali, da se v frekvenčnih spektrih vibracijskih signalov, registriranih neposredno s telesa žuželke in z njene gostiteljske rastline, ob dominantnem vrhu, ki je značilen za vibracijski signal posnet na membrani zvočnika, pojavijo subdominantni vrhovi, ki niso prisotni v frekvenčnem spektru signalov posnetih na zvočniku. Ujemanje dominantnega in subdominantnih vrhov signalov posnetih s telesa živali in z rastline se je pojavilo na različnih točkah na rastlini, kar podpira hipotezo, da so frekvenčne lastnosti vibracijskih signalov, ki potujejo po rastlini, vsaj delno določene z resonančnimi lastnostmi rastline. Primerjava frekvenčnih spektrov različnih gostiteljskih rastlin stenice *Nezara viridula* je pokazala podobne

resonančne lastnosti pri vseh testiranih rastlinah, kar bi lahko razložilo ugoden prenos signalov in uspešno komunikacijo te vrste na različnih vrstah gostiteljskih rastlin (Čokl in sod., 2005).

Za signale vrste *N. viridula* je značilno še ujemanje dominantnega frekvenčnega vrha vibracijskega signala registriranega na membrani zvočnika z dominantnim vrhom signala registriranega na različnih gostiteljskih rastlinah (Čokl in sod., 2005), kar so potrdili tudi pri stenici *Palomena prasina* (Pentatomidae, Pentatominae). Pri slednji so pokazali, da se dominantni frekvenčni vrh vibracijskega signala registriranega na membrani zvočnika popolnoma ujema z dominantnim vrhom signala registriranega na njeni glavni gostiteljski rastlini, leski (*Coryllus avelana*), medtem ko je bilo ujemanje z dominantnim vrhom na rastlinah, ki jih vrsta ne preferira, statistično značilno manjše (Polajnar in sod., 2013).

Rezultati teh raziskav kažejo še, da med prenosom po rastlini kljub znatni variabilnosti subdominantnih frekvenčnih komponent ne prihaja do sprememb dominantne frekvence (Čokl in sod., 2005; Polajnar in sod., 2013).

V prid hipotezi, da so nizkofrekvenčni signali pri prenosu po zelenih rastlinah učinkovitejši od širokopasovnih, kaže tudi dejstvo, da pri širokopasovnih signalih med prenosom po rastlini prihaja do izrazitega filtriranja višjih frekvenčnih komponent (Virant-Doberlet in Čokl, 2003; Čokl in sod., 2006a, 2007).

S poskusom prenosa vibracij preko različnih vrst rastlin so pokazali, da na različnih rastlinah prenos vibracijskih signalov na dolge razdalje ni enako učinkovit. Za prenos signalov rastlinskih stenic z dominantnimi frekvencami v območju okrog 200 Hz se je kot najbolj učinkovit substrat izkazala rastlina fižola (Virant-Doberlet in Čokl, 2004), ki sicer predstavlja eno glavnih gostiteljskih rastlin te skupine žuželk (Panizzi, 1997; Panizzi in sod., 2000). Z oddaljenostjo od vira vibracije je prišlo do izrazitega filtriranja frekvenčnih komponent višjih od 120 Hz, dušenje frekvence 90 Hz pa je bilo minimalno celo na razdalji 3 m od vira (Virant-Doberlet in Čokl, 2004).

Ujemanje frekvenčnih lastnosti vibracijskih signalov in mehanskih lastnosti gostiteljskih rastlin potrjuje tudi raziskava narejena na dveh vrstah škržatkov (Hemiptera: Membracidae). Vibracijski signali vsake od teh dveh vrst vsebujejo tiste frekvenčne komponente, ki glede na specifične lastnosti podlage omogočajo najbolj učinkovit prenos (McNett in Cocroft, 2008).

Kljub predpostavki, da je za učinkovit prenos vibracijskih signalov po rastlinah potrebno ujemanje frekvenčnih lastnosti signalov z resonančnimi lastnostmi zelenih rastlin, in raziskavam, ki to predpostavko podpirajo, pa so prisotni tudi primeri, kjer takšnega

ujemanja niso našli. V tem primeru je razvoj signalov najverjetneje pod vplivom drugačnih selekcijskih pritiskov (Henri in Wells, 2004).

Pri vrsti *N. viridula* so pokazali, da do ujemanja z resonančnimi lastnostmi rastlin prihaja tudi na nivoju vibracijskih receptorjev v nogah (Čokl, 1983; Čokl in sod., 2005, 2006b) in internevronov v osrednjem živčnem sistemu (Zorović in sod., 2008). Analiza resonančnih lastnosti različnih gostiteljskih rastlin te vrste je pokazala prisotnost dominantnega frekvenčnega vrha, ki izrazito sovпада z območjem največje občutljivosti srednjefrekvenčnih receptorjev v nogah, ter subdominantnega vrha, ki se ujema z območjem največje občutljivosti nizkofrekvenčnih receptorjev (Čokl, 1983; Čokl in sod., 2005, 2006b; Zorović in sod., 2008).

2.2 PREPOZNAVANJE VIBRACIJSKIH SIGNALOV

Številne interakcije, ki se pojavljajo v živalskem svetu, temeljijo na prepoznavanju in razlikovanju med osebki znotraj posamezne vrste in med različnimi vrstami. Tako kot druge živali so tudi žuželke sposobne razlikovati pripadnike lastne vrste od osebkov drugih vrst (Tanigaki in sod., 2007), bolj sorodne od manj sorodnih in nesorodnih (Lihoreau in sod., 2007; Meunier in sod., 2011) in izbrati ustreznega spolnega partnerja (Ritchie in sod., 1999; Čokl, 2008). Nekatere so sposobne celo identifikacije posameznih osebkov (Tibbetts, 2002; D'Ettoire in Heinze, 2005), kar je sposobnost, ki so jo dolgo časa pripisovali le vretenčarjem.

Sistem prepoznavanja temelji na uporabi vidnih, zvočnih, vonjalnih, okušalnih in taktilnih dražljajev (Newey in sod., 2009), na podlagi katerih prejemnik izve *kdo* je sporočevalec in kakšen je njegov *namen* (Bradbury in Vehrencamp, 1998; Newey in sod., 2009). Med najbolj poznanimi načini identifikacije so prepoznavanje na podlagi kutikularnih ogljikovodikov (d'Ettoire in Heinze, 2005; van Zweden in d'Ettoire, 2010; Meunier in sod., 2011), morfoloških značilnosti (Tibbetts, 2002; Lihoreau in sod., 2007), feromonov (Breed, 1998) in vibracijskih signalov (Ritchie in sod., 1998, 1999; Saarikettu in sod., 2005; Čokl, 2008), posamezne lastnosti tovrstnih dražljajev pa imajo pri prepoznavanju večji ali manjši vpliv (Ritchie in sod., 1998, 1999; Saarikettu in sod., 2005; de Groot in sod., 2011b).

Pomen prepoznavanja in razlikovanja je zlasti očiten v interakciji med spolnima partnerjema v reproduktivnem obdobju posamezne vrste, kjer je nujno, da samec in samica pravilno prepoznata drug drugega kot ustreznega partnerja iste vrste, da se prepreči hibridizacija in da lahko pride do uspešnega parjenja, ki zagotavlja nadaljevanje in obstoj vrste (Ryan in Rand, 1993b; Bradbury in Vehrencamp, 1998; Virant-Doberlet in Čokl, 2004).

Čeprav je logično, da v takšnih primerih živali kažejo močno in izrazito preferenco za signale primerne partnerja in se ne odzivajo na signale drugih osebkov (Ryan in Rand, 1993b), pa v naravi ni vedno tako (Ryan in Rand, 1993b; Ord in Stamps, 2009; Peiman in Robinson, 2010). Študije kažejo, da živali vedno ne razlikujejo med različnimi signali in lahko nekatere nespecifične signale napačno prepoznajo kot specifične. To se pogosto dogaja na primer v reproduktivnem in teritorialnem vedenju, kjer se s stereotipnim vedenjem, ki je sicer namenjeno komunikaciji znotraj vrste, osebki odzivajo tudi na heterospecifične signale, kar je presenetljivo, saj takšen odziv za vrsto praviloma ni ugoden (Ord in Stamps, 2009; Peiman in Robinson, 2010).

Zakaj pride do takšnega nerazlikovanja in kateri dejavniki (spol, kontekst, okoljski dejavniki, verjetnost srečanja z drugimi osebki, vrsta lastnosti za določanje identitete) so za prepoznavanje ključni, ni povsem jasno, saj so različne raziskave prišle do različnih zaključkov (Ord in Stamps, 2009; Peiman in Robinson, 2010; Ord in sod., 2011). Kljub različnim teorijam pa nedavno končana obsežna študija (Ord in sod., 2011) zaključuje, da na sposobnost prepoznavanja identitete vplivajo koristi in cena, ki jih ima žival od odzivanja na dražljaj konspecifičnega ali heterospecifičnega osebka in so odvisne od specifičnih okoliščin značilnih za posamezno vrsto (Ord in sod., 2011).

Velika raznolikost vrstno specifičnih signalov velikokrat kaže na njihov pomen pri ločevanju vrst. Vendar pa večje razlike v lastnostih signala med vrstami ne pomenijo nujno tudi večje sposobnosti razlikovanja signala pri posamezni vrsti. Za to je namreč potrebno natančno ujemanje medvrstnih razlik signala z razlikami v zaznavanju in preferenci za ta signal med osebki različnih vrst (Ryan in Rand, 1993b; Ritchie in sod., 1999).

Za signale različnih modalitet je značilna določena stopnja variabilnosti njihovih lastnosti. V primeru vrstno specifičnih signalov mora biti ta manjša znotraj vrste v primerjavi z variabilnostjo med vrstami (Ryan in sod., 2003). Prepoznavanje ustreznega signala v določenem območju variabilnosti predstavlja za živali dodaten izziv (Ryan in sod., 2003). Na to, kako bo osebek signal prepoznal, naj bi bilo med drugim odvisno od kompleksnih vplivov selekcije na obliko signalov in na sposobnost njihovega prepoznavanja ter preferenco do teh signalov pri posameznih osebkih (Ryan in sod., 2003).

Pri rastlinskih stenicah (Pentatomidae) je prepoznavanje ustreznega partnerja ključno v reproduktivnem obdobju. Temelji na pravilnem prepoznavanju in razlikovanju vrstno in spolno specifičnih vibracijskih napevov obeh partnerjev, ki mu sledi stereotipen vedenjski odziv (Čokl in sod., 1999, 2000a, b). Glede na podobne frekvenčne lastnosti napevov rastlinskih stenic, ki so uglasene z mehanskimi lastnostmi rastlin (Čokl, 2008), in dejstvo, da se posamezni napevi med samcem in samico, med posameznimi populacijami in med različnimi vrstami značilno razlikujejo predvsem v časovnih parametrih (Čokl in sod., 2000a, b; Čokl, 2008), naj bi imeli slednji pri prepoznavanju ustreznega partnerja odločilno

vlogo (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Čokl, 2008). Iz tega sledi, da lahko vsakršne spremembe teh parametrov vodijo v napake pri prepoznavanju in lokalizaciji specifičnih vibracijskih signalov ter s tem onemogočijo komunikacijo med partnerjema, kar med drugim lahko vodi tudi v manjši reproduktivni uspeh (Miklas in sod., 2001; de Groot in sod., 2011b).

Pomen parametrov vibracijskih signalov pri prepoznavanju so potrdile dosedanje raziskave, ki so pokazale, da je pri samcih *N. viridula* za prepoznavanje napeva samice lastne vrste ključna predvsem časovna struktura signalov (Čokl in sod., 1978; Miklas in sod., 2001, 2003a; Hrabar in sod., 2004; de Groot in sod., 2010, 2011a, b). Napevi samic iz različnih geografsko ločenih populacij, ki se med seboj izrazito razlikujejo predvsem v časovnih lastnostih, so pri samcih iz različnih populacij sicer sprožili značilen odziv, vendar pa so samci kazali izrazito preferenco za signale samic iz lastne populacije (Čokl in sod., 2000a, b; Miklas in sod., 2001, 2003 a, b). Samci *N. viridula* prav tako ločijo napev samice od napeva samca lastne vrste ter od heterospecifičnih napevov, pri katerih so časovne lastnosti (dolžina in ponavljalni čas pulza) dovolj različne od tistih, ki so značilne za napev konspecifične samice (Miklas in sod., 2003a; Hrabar in sod., 2004; de Groot in sod., 2010, 2011a, b). V poskusih stimulacije samcev s heterospecifičnim napevom je prišlo do izrazite inhibicije tako oddajanja vibracijskih signalov kot tudi iskalnega vedenja.

Samci so manjšo odzivnost kot na napev konspecifične samice kazali tudi ob stimulaciji s signali modificiranega konspecifičnega napeva s časovnimi parametri izven območja vrstne specifičnosti. Odziv samcev na napeve z nespecifičnimi časovnimi lastnostmi je bil manjši od odziva na nespremenjen napev konspecifične samice, zmanjšala sta se tako oddajanje vibracijskih signalov kot iskanje in posledično lokalizacija vira (de Groot in sod., 2010, 2011a, b). Spremembe časovnih parametrov so delovale inhibitorno na odziv samcev v vseh primerih, razen v primeru podaljšanja signala konspecifične samice, kjer je v primerjavi z nespremenjenim napevom samice prišlo celo do povečanega odziva samcev (de Groot in sod., 2010, 2011a, b).

Zmanjšan odziv samcev so zabeležili tudi v poskusih bilateralne stimulacije z napevom konspecifične samice, in sicer v primeru, ko je prihajalo do alterniranja signalov z obeh virov in s tem skrajšanja ponavljalnega časa pulzov (de Groot in sod., 2011b).

Da na odziv samcev vplivata predvsem dolžina in ponavljalni čas pulzov, so pokazali tudi poskusi z umetno sintetiziranimi signali z različno časovno-frekvenčno strukturo (Miklas in sod., 2001; Žunič in sod., 2011). Odzivnost samcev je izrazito upadla, ko so bile vrednosti parametrov predvajanih signalov izven območja naravne variabilnosti konspecifičnega napeva samice. Upad je bil bolj izrazit v primeru zmanjšanja vrednosti parametrov kot v primeru njihovega povečanja (Žunič in sod., 2011). Optimalno so se samci odzivali na signale, katerih časovni in frekvenčni parametri so bili v območju

vrednosti, ki so značilne za naravni konspecifični samičin napev (Čokl in sod., 1978; Miklas in sod., 2001; Žunič in sod., 2011).

Z natančnimi poskusi odziva samcev na modificiran napev *N. viridula* FS1 na membrani zvočnika so pokazali, da je odziv samcev optimalen, ko je dolžina pulzov v območju 600 – 1000 ms, interval med pulzi v območju 1500 – 3000 ms, dominantni frekvenčni vrh pa v območju 90 – 180 Hz. Ko so bile vrednosti parametrov predvajanih napevov izven teh območij, je delež samcev, ki so oddajali signale MCrS, izrazito upadel (Žunič in sod., 2011).

Kljub izrazitemu pomenu časovnih parametrov vibracijskih signalov pri prepoznavanju konspecifičnega napeva, pa sistem specifičnega prepoznavanja pri samcih *N. viridula*, najverjetneje temelji na kombinaciji različnih parametrov (Žunič in sod., 2011) in signalov različnih modalitet (Čokl, 2008), kar je najverjetnejša razlaga za pravilno identifikacijo ustreznega partnerja tudi pri drugih vrstah (Cobb in Jallon, 1990; Ritchie in sod., 1998, 1999; Saarikettu in sod., 2005; Čokl, 2008; Ord in sod., 2011). Raziskave so namreč pokazale, da je med simpatričnima vrstama *N. viridula* in *N. antennata* kljub značilnim razlikam v časovnih parametrih njunih napevov prišlo do heterospecifičnega parjenja (Kiritani in sod., 1963; Kon in sod., 1988, 1993). Prav tako je do parjenja prišlo tudi med vrstama *Thyanta custator accerata* in *T. pallidoventris* (McBrien in sod., 2002). Nasprotno, vendar pričakovano, pa do parjenja ni prišlo med simpatričnima vrstama *Acrosternum hilare* in *N. viridula* (Čokl in sod., 2001).

Kljub splošno sprejetemu mnenju, da naj bi bili za razlikovanje konspecifičnih osebkov od heterospecifičnih ključni vrstno specifični signali, med raziskovalci vse bolj prevladuje mnenje, da je prepoznavanje ustreznega partnerja v živalskih interakcijah veliko bolj kompleksno od enostavne predpostavke vrstno specifičnega prepoznavanja na podlagi vrstno specifičnih signalov (Sullivan, 2009; Mendelson in Shaw, 2012).

2.3 UČENJE PRI ŽUŽELKAH

Živali imajo prirojeno občutljivost in stereotipen odziv na različne dražljaje iz okolja, vendar lahko na podlagi preteklih izkušenj pride do sprememb občutljivosti in genetsko določenih vedenjskih vzorcev, kar ima pomembno vlogo pri prilagajanju razmeram v okolju. Proces spremembe vedenja na podlagi izkušenj, ki tipično vključuje spremembe v osrednjem živčnem sistemu, se imenuje učenje (Duerr in Quinn, 1982; Szentesi in Jermy, 1990; Dukas, 2009b).

Najpreprostejša oblika učenja je neasociativno učenje, kamor spadata habituacija in senzitizacija. Medtem ko habituacija pomeni zmanjšanje vedenjskega odziva na

ponavljajoč stimulatorni ali inhibitorni dražljaj, pride pri senzitivaciji do povečane občutljivosti in odzivnosti organizma na določene biološko relevantne dražljaje (Duerr in Quinn, 1982; Szentesi in Jermy, 1990).

Najbolj kompleksno obliko učenja predstavlja asociativno učenje, kjer gre za povezavo med pogojnim dražljajem, ki sproži vedenjski odziv pred učenjem, in nepogojnim dražljajem, ki postane dražljaj za ta odziv po učenju (Szentesi in Jermy, 1990).

Poleg neasociativnega in asociativnega učenja se pri živalih pojavlja tudi vtisnjenje (imprinting). Ta vrsta učenja je posledica izkušnje v specifičnem obdobju zgodnjega ontogenetskega razvoja, za katerega je značilna visoka občutljivost osebka na določene dražljaje. Za imprinting je značilno, da je to hiter proces, ki pa vodi v dolgotrajni spomin (Szentesi in Jermy, 1990).

Vse do sredine 20. stoletja so bili raziskovalci mnenja, da žuželke zaradi majhne velikosti, preprosto zgrajenega živčnega sistema in kratkoživosti niso sposobne učenja. Menili so, da so njihovi raznovrstni vedenjski vzorci in odzivi na okolje stereotipni in posledica izključno genetsko določenih avtomatizmov. Danes se vse bolj uveljavlja mnenje, da so učenja sposobne vse živali z živčnim sistemom (Dukas, 2009b). Množica literature dokazuje, da vedenje žuželk ni le posledica genetskega zapisa, ampak nanj zelo vpliva tudi okolje, ki omogoča pridobivanje izkušenj in učenje (Papaj in Prokopy, 1989; Szentesi in Jermy, 1990; Hammer in Menzel 1995; Leadbeater in Chittka, 2007; Dornhaus in Franks, 2008; Dukas, 2008a; Hollis in Guillette, 2011).

Številne raziskave kažejo, da so učenja in pomnjenja sposobni predstavniki številnih družin iz vseh večjih rodov žuželk in sicer tako socialne kot solitarne žuželke, vrste, ki aktivno iščejo hrano in tudi sesilne žuželke, odrasli osebki in osebki nižjih razvojnih stadijev (Papaj in Prokopy, 1989; Szentesi in Jermy, 1990; Dornhaus in Franks, 2008; Dukas, 2008a; Baker, 2011; Hollis in Guillette, 2011; Mallory, 2011).

Do danes je bila sposobnost učenja opisana pri kožokrilcih (Hymenoptera) (Dukas in Visscher, 1994; Hammer in Menzel 1995; Menzel in Müller, 1996; Olson in sod., 2003; Villagra in sod., 2005; Langley in sod., 2006; Franks in sod., 2007; Czaczkes in sod., 2012), metuljih (Lepidoptera) (Cunningham in sod., 2004, Blackiston in sod., 2011), ščurkih (Blattodea) (Durier in Rivault, 2002; Watanabe in sod., 2003; Kwon in sod., 2004, Brown in Strausfeld, 2009), bogomoljkah (Mantodea) (Maldonado in sod., 1979), ravnokrilcih (Orthoptera) (Matsumoto in Mizunami 2005; Simões in sod., 2011; Mallory, 2011), dvokrilcih (Diptera) (Griffith in Ejima, 2009), mrežekrilcih (Neuroptera) (Hollis in Guillette, 2011), kačjih pastirjih (Odonata) (Miller in Fincke, 1999) in hroščih (Coleoptera) (Glinwood in sod., 2011). Kot modelni sistemi za študij učenja pri žuželkah so se

uveljavile predvsem sadne muhe (*Drosophila sp.*), čebele (*Apis mellifera*), čmrlji (*Bombus spp.*), mravlje, parazitoidne ose in kobilice (Dornhaus in Franks, 2008; Dukas, 2008a).

Učenje ima v življenju žuželk pomembno vlogo pri vseh pomembnejših aktivnostih, kot so orientacija, prehranjevanje, spolno vedenje, socialne interakcije in zaščita pred planilci (Papaj in Prokopy, 1989; Szentesi in Jermy, 1990; Dornhaus in Franks, 2008; Dukas, 2008a, 2009b, 2010; Baker, 2011; Hollis in Guillette, 2011; Mallory, 2011), saj omogoča spremembe različnih genetsko določenih vedenjskih vzorcev, kar lahko vpliva na boljšo prilagojenost osebkov na dane razmere ter poveča njegove preživetvene in reproduktivne sposobnosti (Papaj in Prokopy, 1989; Dornhaus in Franks, 2008; Dukas, 2008a, 2009b, 2010; Baker, 2011; Hollis in Guillette, 2011; Mallory, 2011).

Različni avtorji potrjujejo, da so pri žuželkah prisotne različne oblike učenja, od enostavne habituacije do kompleksnih asociativnih procesov (Papaj in Prokopy, 1989; Szentesi in Jermy, 1990), obsežne raziskave pa so bile narejene predvsem v zvezi s sposobnostjo asociativnega učenja in njegovimi adaptivnimi prednostmi (Papaj in Prokopy, 1989; Dukas, 2008a, 2009b; Hollis in Guillette, 2011).

Žuželke se lahko naučijo povezovanja vidnih, vohalnih, okušalnih in taktilnih dražljajev v povezavi z iskanjem hrane, ustreznega partnerja ali mesta za odlaganje jajčec (Dornhaus in Franks, 2008; Shettleworth, 2010; Baker, 2011; Hollis in Guillette, 2011). Poleg enostavnega povezovanja dražljaja z odzivom pa so se sposobne naučiti tudi razlikovanja med več dražljaji, ohraniti naučeno v spominu dlje časa in le-to prenesti v novo okolje (Hollis in Guillette, 2011). Zelo kompleksne kognitivne sposobnosti, ki zajemajo zahtevne mehanizme učenja in uporabo sofisticiranih vedenjskih vzorcev, so bile opisane pri različnih vrstah mravelj in pri medonosni čebeli (Dornhaus in Franks, 2008).

Poleg dobro preučenega individualnega učenja, ki omogoča individualno reševanje problemov, je pri žuželkah pomembno tudi socialno učenje, ki pa mu raziskovalci šele v zadnjem času namenjajo več pozornosti. Pri socialnem učenju gre za učenje od drugih osebkov, prenos znanja pa lahko poteka znotraj iste generacije, na primer od izkušenih osebkov na neizkušene, ali med zaporednimi generacijami, s staršev na potomce (Dukas, 2010). Ta vrsta učenja je bila opisana pri socialnih vrstah kožokrilcev, kot so čebele, čmrlji, ose in mravlje (Leadbeater in Chittka, 2007; Dornhaus in Franks, 2008; Dukas, 2008a, 2010), pojavljala pa naj bi se tudi pri nesocialnih žuželkah, ki se občasno lokalno pojavljajo v dovolj velikih gostotah, da lahko med osebki pride do interakcij (Coolen in sod., 2005; Fletcher in Miller, 2008; Dukas, 2010). Informacija, ki omogoča učenje, je lahko posredovana naključno, lahko pa osebki v prenos znanja vlagajo znatno količino energije, kot je to primer pri visoko socialnih čebelah in mravljah (Danchin in sod., 2004; Leadbeater in Chittka, 2007). Prednost socialnega učenja pred individualnim je, da je

hitrejše in presega omejene kognitivne sposobnosti posameznega osebka (Dornhaus in Franks, 2008).

Kompleksnost vedenjskih vzorcev, ki so pogosto prisotni pri socialnem učenju, naj bi kazala na vključenost višjih kognitivnih procesov, ki presegajo enostavno asociativno učenje, vendar so nekateri raziskovalci mnenja, da je kljub navidezni kompleksnosti večino primerov socialnega učenja mogoče razložiti z mehanizmi individualnega asociativnega učenja (Heyes, 1994; Leadbeater in Chittka, 2007; Heyes, 2011; Giurfa, 2012; Dawson in sod., 2013).

Za vse prednosti, ki jih prinaša sposobnost učenja, pa morajo živali plačati določeno ceno (Dukas, 1999, 2006, 2009b; Burns in sod., 2011). Ta se odraža predvsem v razmeroma visokem vložku časa in energije, ki je potrebna za razvoj in vzdrževanje mehanizmov, ki učenje omogočajo, s čimer ostane manj časa in energije za druge pomembne aktivnosti (Dukas, 1999; Niven in Laughlin, 2008). Z raziskavami na sadnih muhah so na primer pokazali, da je selekcija odraslih osebkov na izboljšano sposobnost učenja vodila v zmanjšano sposobnost kompeticije za hrano pri ličinkah (Mery in Kawecky, 2003).

Učenja niso sposobni le odrasli osebki, ampak tudi osebki nižjih razvojnih stadijev, kljub temu, da so njihove sposobnosti zaznavanja dražljajev in procesiranja v osrednjem živčnem sistemu na videz manj razvite v primerjavi z odraslimi osebki. Asociativno učenje pri ličinkah je bilo opisano tako pri žuželkah z nepopolno preobrazbo (Matsumoto in Mizunami, 2002) kot pri tistih s popolno (Insigrini in sod., 1985; Tully in sod., 1994; Chivers in sod., 1996; Dukas, 1998; Scherer in sod., 2003; Gerber in sod., 2004; Blackiston in sod., 2008; Ferrari in sod., 2008; Eschbach in sod., 2011; Salloum in sod., 2011). Raziskave, narejene predvsem na vinski mušici (*D. melanogaster*), so pokazale, da se ličinke lahko naučijo povezovati vonj ali svetlobni dražljaj z ugodnim ali neugodnim okusom (Scherer in sod., 2003; Gerber in sod., 2004) ter tudi z mehansko motnjo (Tully in sod., 1994; Eschbach in sod., 2011). Dejstvo, da so ličinke sposobne povezovanja določenih dražljajev z ekološko pomembnimi parametri, kot so vrsta hrane in nevarnost, kaže na potencialno ugoden vpliv učenja na prilagojenost osebka v naravnem okolju (Dukas, 1998).

Raziskave na nekaterih vrstah so pokazale še, da izkušnje, ki jih osebek pridobi v stadiju ličinke, lahko vplivajo na vedenje osebka, ko odraste (Caubert in sod., 1992). Rezultati kažejo, da se spomin lahko ohrani med zaporednimi levitvami (Matsumoto in Mizunami, 2002; Blackiston in sod., 2008) in celo med popolno metamorfozo (Tully in sod., 1994; Blackiston in sod., 2008), za katero je značilna popolna morfološka reorganizacija. Ohranitev spomina med metamorfozo so pokazali pri kožokrilcih (Insigrini in sod., 1985; Insigrini in sod., 1986; Gandolfi in sod., 2003; Blatrix in Sermage, 2013), dvokrilcih (Tully

in sod., 1994), hroščih (Rietdorf in Steidle, 2002), metuljih (Blackiston in sod., 2008) in polkrilcih (Miller in sod., 2012).

Mehanizem, ki omogoči ohranjanje spomina med različnimi stadiji, še ni popolnoma pojasnjen, vendar nekateri rezultati podpirajo hipotezo, da naj bi se med metamorfozo ohranile ustrezne sinaptične povezave v gobastem telesu (Tully in sod., 1994; Lee in sod., 1999; Blackiston in sod., 2008), parni strukturi v možganih žuželk, ki ima pomembno vlogo pri učenju in spominu (Heisenberg, 1998; Strausfeld in sod. 1998; Fahrbach, 2006).

Pomen učenja v reproduktivnem obdobju je bil v primerjavi z njegovo vlogo na drugih področjih življenja žuželk najmanj raziskan. Dolgo časa je namreč veljalo prepričanje, da učenje v kontekstu iskanja potencialnega spolnega partnerja pri žuželkah sploh ni potrebno, saj žuželke zaradi svoje kratkoživosti za učenje v tem obdobju naj niti ne bi imele priložnosti (Dukas, 2006).

Danes številne raziskave dokazujejo, da imajo tako samci kot samice žuželk v okviru spolnega vedenja na voljo dovolj priložnosti za pridobivanje izkušenj in učenje (Dukas, 2006). Najbolj prepričljiv dokaz za to dajejo raziskave, ki so bile narejene na sadnih muhah (*Drosophila spp.*) (Dukas, 2006). Pokazale so, da, kljub temu, da izbira spolnega partnerja do določene mere temelji na genetsko določenih mehanizmih, lahko na izbiro pomembno vpliva učenje (Dukas, 2004, 2005a, b, 2006, 2008b, 2009a; Ejima in sod., 2005; Keene in Waddell, 2007; Griffith in Ejima, 2009; Dukas R. in Dukas L., 2012).

Rezultati na primer kažejo, da se samci nekaterih vrst sadnih muh na podlagi izkušnje dvorjenja neustrezni samici (samici, ki ni dovzetna za parjenje) naučijo razlikovati ustrezno samico od neustrezne in selektivno prilagoditi vedenje samici, s katero se lahko uspešno pariyo. V primerjavi s samci brez te izkušnje so namreč izkušeni samci značilno manj dvorili neustreznim samicam kot ustreznim (Dukas, 2004, 2005a, 2009a; Dukas R. in Dukas L., 2012), posledično pa se je zmanjšal tudi delež kopulacij samcev s temi samicami (Dukas, 2008b). Pri vrsti *D. melanogaster* so selektivni učinek učenja na izbiro ustreznega spolnega partnerja pokazali tudi pri samicah (Dukas, 2005b).

Tudi poskusi na metuljih (Anderson in sod., 2007; Minoli in sod., 2012), kačjih pastirjih (Miller in Fincke, 1999), škržatkih (De Winter in Rollenhagen, 1993) in čričkih (Shuvalov in sod., 1990; Bailey in Zuk, 2008, 2009; Rebar in sod., 2011) kažejo, da na izbiro spolnega partnerja in reproduktivni uspeh vplivata predhodnja izkušnja osebkov z reproduktivnim signalom in/ali izpostavljenost potencialnemu spolnemu partnerju.

Pri čričkih (Shuvalov in sod., 1990) in škržatkih (De Winter in Rollenhagen, 1993), na primer, je predhodna izkušnja s konspecifičnim napevom vodila v povečano preferenco osebkov za ta napev v primerjavi z napevi z neustreznimi lastnostmi, povečala pa se je tudi

sposobnost razločevanja najbolj ustreznega napeva od manj ustreznih (Bailey in Zuk, 2008).

Glede na analize naj bi učenje v reproduktivnem obdobju pomenilo prednost predvsem pri tistih vrstah, pri katerih je prisotna intraspecifična variabilnost lastnosti, ko so ključne za prepoznavanje ustreznega spolnega partnerja, velika pogostost srečevanja med obema partnerjema pa omogoča dovolj priložnosti za pridobivanje potrebnih izkušenj (De Winter in Rollenhagen, 1993; Dukas, 2006; Dukas in sod., 2006; Bailey in Zuk, 2008, 2009; Svensson in sod., 2010).

3 MATERIAL IN METODE

3.1 ODZIV SAMCEV *NEZARA VIRIDULA* NA VIBRACIJSKE NAPEVE RAZLIČNIH VRST STENIC (PENTATOMIDAE: PENTATOMINAE, ASOPINAE)

3.1.1 Poskusne živali

V raziskavi smo uporabili odrasle, spolno zrele samce stenice vrste zelena smrdljivka, *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae, Pentatominae). Odrasle osebkje smo pozno jeseni (september – november) nabrali v njihovem naravnem okolju na slovenski obali. Ločene po spolu smo v laboratoriju vzdrževali v steklenih terarijih (38 x 23 x 23 cm) vsaj 2 meseca v pogojih hibernacije (tema, temperatura 5 – 10 °C). Po hibernaciji smo živali v gojili pri dnevno – nočnem ciklu 16 ur svetlobe in 8 ur teme, temperaturi 22 – 26 °C in relativni zračni vlagi 70 – 80 %. Za hrano smo uporabljali semena arašidov (*Arachis hypogaea* L.), semena sončnic (*Helianthus annuus* L.), svež stročji fižol in mlade rastline fižola (*Phaseolus vulgaris* L. var. Etna). Samce namenjene za poskuse smo gojili ločeno v plastičnih lončkih (višina 14 cm, premer spodaj 6 cm, premer zgoraj 10 cm) in jih hranili z enako hrano kot je opisano zgoraj. Pred vključitvijo v poskus smo samce gojili vsaj 10 dni, da smo zagotovili njihovo spolno aktivnost (Brézot, 1994; Čokl in sod., 2007). Vsak poskus smo začeli z 20 samci.

3.1.2 Podlaga

Poskuse smo izvedli na dveh vrstah podlage z različnimi mehanskimi lastnostmi, in sicer na membrani zvočnika ter na rastlini fižola. Membrana nizko- do srednjefrekvenčnega zvočnika (Conrad Electronic, impedanca 8 W, premer 7 cm, 90 – 2000 Hz) je predstavljala neresonančno podlago, ki ne vpliva na izvirne časovne in frekvenčne lastnosti vibracijskih signalov (Čokl in sod., 2005), rastlina fižola, ki predstavlja pomembno gostiteljsko rastlino stenice *N. viridula* (Panizzi, 1997), pa resonančno podlago, katere mehanske lastnosti in lastna resonanca vplivajo na vibracijske signale med njihovim potovanjem od oddajnika do sprejemnika (Michelsen in sod., 1982; Miklas in sod., 2001; Čokl in sod., 2005, 2007; Polajnar in sod., 2012).

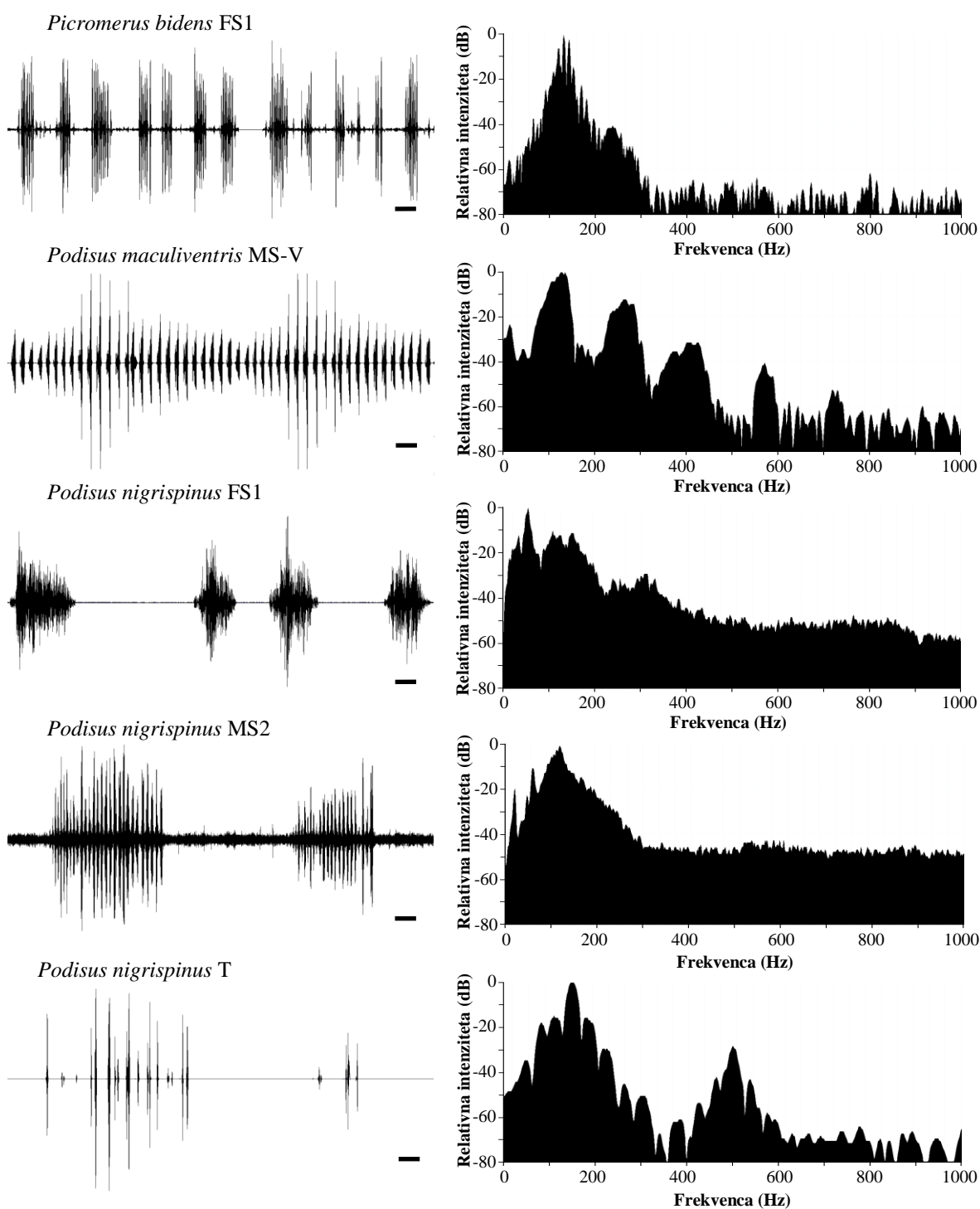
Fižol smo iz semen vzgojili v laboratoriju. Posajen je bil v plastične lončke (višina 14 cm, premer spodaj 6 cm, premer zgoraj 10 cm) v mešanico vermikulita in zemlje za lončnice ter zalivan 3-krat na teden. Za poskuse smo uporabili rastline stare vsaj 10 dni. Vsaka 2 dneva smo uporabili novo rastlino. Testne rastline so bile visoke $221,82 \pm 60,30$ mm (n=11).

Na stebelu 115 – 235 mm nad podlago sta levo in desno izraščala 2 stranska peclja s po enim listom dolžine 35 – 60 mm in širine 35 – 60 mm. Na vrhu stebela je izraščal tanek pecelj dolžine 20 – 120 mm z 1 – 3 majhnimi lističi.

3.1.3 Stimulacijski program

V poskusu smo samcem *N. viridula* na posamezni podlagi predvajali različne naravne napeve izbranih plenilskih vrst stenic (Pentatomidae, Asopinae) in napev samice vrste *N. viridula* (Pentatomidae, Pentatominae). Napevi so bili predhodno posneti z membrane nizko- do srednjefrekvenčnega zvočnika s pomočjo prenosnega laserskega vibrometra (PDV-100, Polytec GmbH, Waldbronn, Nemčija) in digitalizirani ter shranjeni na računalnik s pomočjo zvočne kartice (Sound Blaster X-Fi, Creative Labs Inc., Milpitas, CA, ZDA) in računalniškega programa Cool Edit Pro 2.0 (Syntrillium Software, Phoenix, AZ, ZDA). Frekvenca vzorčenja je bila 32000 Hz.

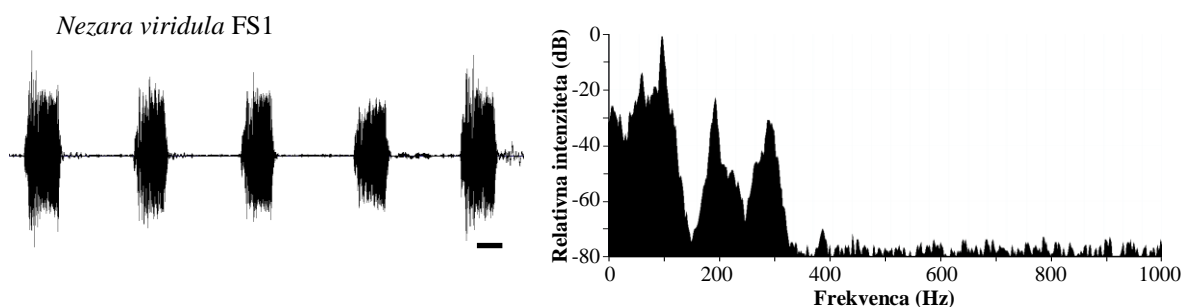
Za stimulacijo samcev smo uporabili napev samice *Picromerus bidens* (*Picromerus bidens* FS1), napev samca *Podisus maculiventris*, ki ga samec proizvaja z vibriranjem zadka (*Podisus maculiventris* MS-V), in tri napeve vrste *Podisus nigrispinus*: napev samice (*Podisus nigrispinus* FS1), napev samca (*Podisus nigrispinus* MS2) in tremulacije (*Podisus nigrispinus* T), ki jih oddajajo osebki obeh spolov. Kot kontrolo normalne odzivnosti samcev smo uporabili pozivni napev samice *N. viridula* (*Nezara viridula* FS1). Posamezni napev, ki smo ga uporabili v poskusu, je bil sestavljen iz naključno izbranih pulzov več različnih osebkov.



Slika 4: Napevi plenilskih vrst stenic, ki smo jih uporabili za stimulacijo samcev *N. viridula*

Figure 4: Predatory stinkbugs' vibrational songs used for stimulation of *N. viridula* males

Prikazani so oscilogrami zaporedja pulzov oziroma pulznih vlakov (10 s) (levo) in frekvenčni spektri posameznega pulza oziroma pulznega vlaka (desno). Merilo pod vsakim oscilogramom predstavlja čas 1 s.



Slika 5: Pozivni napevi samice *N. viridula*, ki smo ga v poskusu stimulacije samcev *N. viridula* uporabili kot kontrolo

Figure 5: *N. viridula* female calling song used in stimulation experiments as a control

Prikazana sta oscilogram zaporedja pulzov (10 s) (levo) in frekvenčni spekter posameznega pulza (desno). Merilo pod oscilogramom predstavlja čas 1 s.

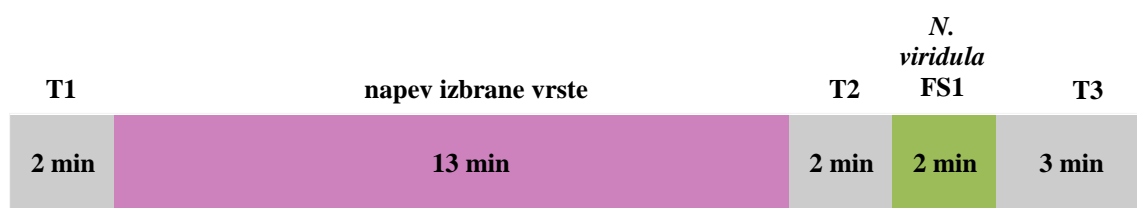
V besedilu uporabljamo izraz napev za zaporedje vrstno in spolno specifičnih vibracijskih signalov z natančno določenimi časovnimi lastnostmi (trajanje signala in ponavljali čas), izraz signal oziroma pulz pa se nanaša na posamezni element z določeno dolžino (Broughton, 1963). Pulze urejene v ponavljajoče, časovno ločene skupine imenujemo pulzni vlak.

Tabela 1: Vrednosti časovnih in frekvenčnih lastnosti izbranih naravnih napevov vrst *P. bidens*, *P. maculiventris*, *P. nigrispinus* in *N. viridula* (srednja vrednost±SD)**Table 1: Temporal and frequency characteristics of selected songs of *P. bidens*, *P. maculiventris*, *P. nigrispinus* and *N. viridula* (mean±SD)**

Vrednosti posameznega napeva smo primerjali z vrednostmi napeva *N. viridula* FS1. Pri napevih *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* MS2, kjer so pulzi organizirani v pulzne vlake, smo enakovredno pulzu upoštevali cel pulzni vlak. Zvedice označujejo statistično značilne razlike v vrednostih posameznih parametrov med heterospecifičnim napevom in napevom *N. viridula* FS1 (Steelov test: * P<0,05, ** P<0,01, P<0,001).

	<i>Picromerus bidens</i> FS1	<i>Podisus maculiventris</i> MS-V	<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	<i>Podisus nigrispinus</i> MS2	<i>Podisus nigrispinus</i> T	<i>Nezara viridula</i> FS1
Dolžina pulznega vlaka (s)	0,56±0,16 (N=14)***			5,08±1,85 (N=27)***		
Ponavljalni čas pulznega vlaka (s)	1,74±0,57 (N=13)***			10,01±4,19 (N=26)***		
Interval med pulznimi vlaki (s)	1,18±0,59 (N=13)***			5,03±4,29 (N=26) NS, P=0,9460		
Dominantna frekvenca pulznega vlaka (Hz)	127,14±5,17 (N=14)***			129,44±22,88 (N=27)***		
Število pulzov v pulznem vlaku	6,29±2,05 (N=14)			32,13±8,79 (N=24)		
Dolžina pulza (s)	0,08±0,01 (N=87)	0,24±0,03 (N=60)***	2,00±0,89 (N=24) NS, P=0,072	0,11±0,04 (N=30)	0,07±0,03 (N=80)***	1,40±0,16 (N=149)
Ponavljalni čas pulza (s)	0,09±0,02 (N=73)	0,41±0,04 (N=60)***	6,63±4,93 (N=23) NS, P=0,379	0,15±0,05 (N=30)	–	4,22±0,19 (N=148)
Interval med pulzi (s)	0,01±0,02 (N=73)	0,17±0,04 (N=60)***	4,61±4,28 (N=23) NS, P=0,374	0,04±0,02 (N=30)	–	2,82±0,19 (N=148)
Dominantna frekvenca pulza (Hz)	123,99±8,08 (N=87)	125,77±14,61 (N=60)***	48,92±8,35 (N=24)***	119,67±12,15 (N=30)	154,93±103,80 (N=80)***	95,89±1,49 (N=149)

Posamezni napev, ki smo ga samcem predvajali, je bil del 22 minut dolgega stimulacijskega programa, ki smo ga sestavili s pomočjo računalniškega programa Cool Edit Pro 2.0. Napevi, ki smo jih vključili v stimulacijski program, so vsebovali naključno izbrane signale več različnih osebkov. Stimulacijski program je bil sestavljen iz 2 minut tišine (čas brez predvajanja vibracij, T1), 13 minut napeva izbrane plenilske vrste (ali pozivnega napeva samice *N. viridula* v kontrolnem poskusu), 2 minut tišine (T2), 2 minut pozivnega napeva samice *N. viridula* za preverjanje naravne odzivnosti samcev in 3 minut tišine (T3).



Slika 6: Stimulacijski program, ki smo ga uporabili za stimulacijo samcev *N. viridula*

Figure 6: Stimulation program used for stimulation of *N. viridula* males

Stimulacijski program je bil sestavljen iz 2 minut tišine (T1), 13 minut napeva izbrane plenilske vrste (ali napeva *N. viridula* FS1 v kontrolnem poskusu), 2 minut tišine (T2), 2 minut pozivnega napeva samice *N. viridula* (*N. viridula* FS1) in 3 minut tišine (T3).

Skupno smo tako pripravili 6 stimulacijskih programov, ki smo jih na podlago predvajali s pomočjo računalniškega programa Cool Edit Pro 2.0. Intenziteto oz. hitrost (količinski vektor, ki določa hitrost spremembe premika) na zvočniku posnetih naravnih signalov smo v stimulacijskem programu ustrezno povečali ali zmanjšali s pomočjo računalniškega programa Cool Edit Pro 2.0 na 1 mm/s. Ta vrednost leži v območju hitrosti naravno oddanih signalov stenice vrste *N. viridula*, ki smo jih izmerili na rastlini. Hitrost tremulacijskih signalov vrste *P. nigrispinus* smo prilagodili na vrednost 10 mm/s, ki leži v območju hitrosti naravno oddanih signalov tega tipa, ki so bile izmerjene na rastlini (Čokl in sod., 2009).

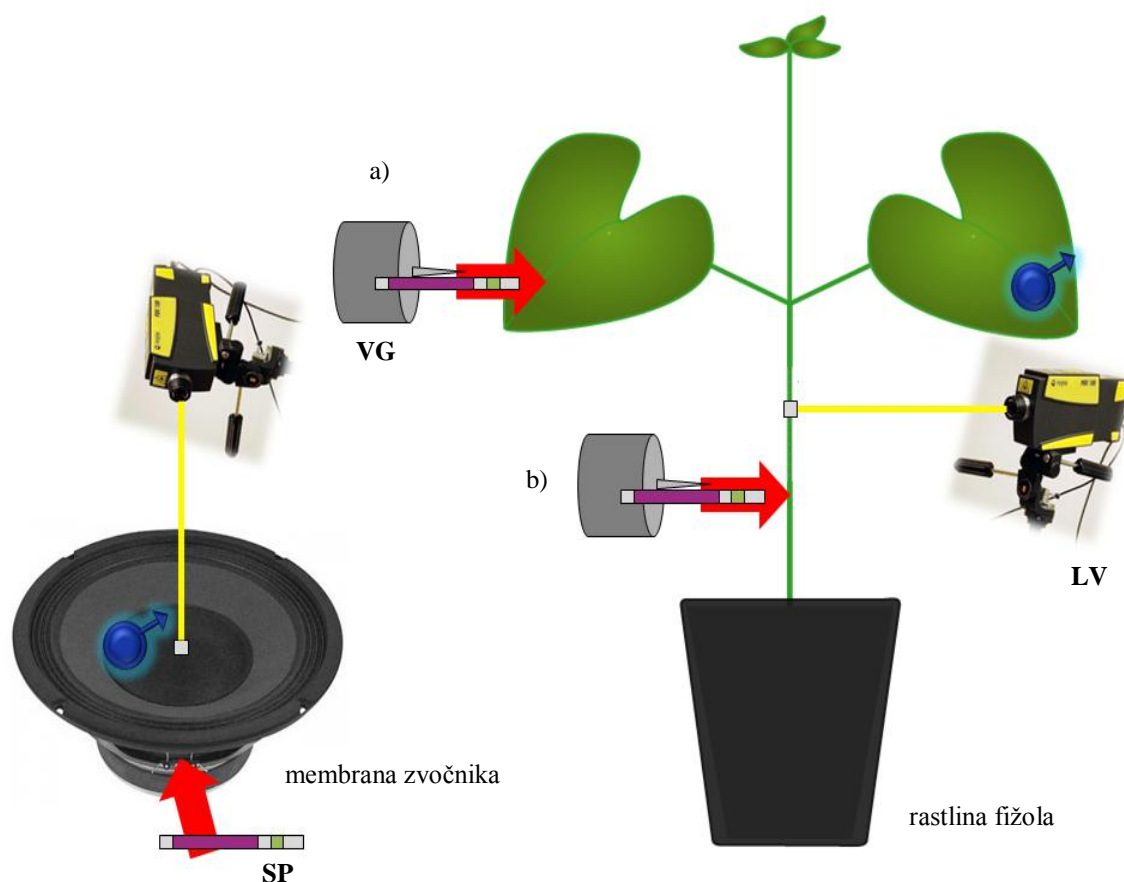
3.1.4 Stimulacija samcev *Nezara viridula* in registracija odziva

Vedenjske poskuse smo izvajali v laboratoriju Oddelka za entomologijo Nacionalnega inštituta za biologijo v Ljubljani, v času med 8:00 in 16:00, pri temperaturi 22 – 26 °C, relativni zračni vlagi 40 – 50 % in sobni svetlobi.

Posamezni stimulacijski program smo z računalnika s pomočjo računalniškega programa Cool Edit Pro 2.0 na membrano zvočnika predvajali neposredno, na rastlino pa preko

konice vzbujevalne glave (Minishaker type 4810, Brüel and Kjær, Nærum, Danska) na sredino stebela ali na osrednjo listno žilo 1 cm od konice lista. V primeru predvajanja vibracij preko lista smo list stimuliranja zamenjali 3-krat dnevno. Vsaka 2 – 3 dni smo uporabili novo rastlino. Napevov *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T na steblo rastline nismo predvajali.

Ob začetku poskusa smo samca postavili na sredino membrane zvočnika oziroma na spodnjo tretjino lista rastline fižola (v primeru predvajanja stimulacijskega programa na rastlino preko lista smo samca postavili na list, ki je bil na nasprotni strani lista z virom vibracij) in takoj sprožili predvajanje stimulacijskega programa. Zaporedje samcev, ki smo jim predvajali stimulacijski program, je bilo naključno. Vsakega samca smo na dan testirali samo enkrat in samo z enim stimulacijskim programom. Do konca poskusa smo tako vsakemu samcu predvajali vseh 6 stimulacijskih programov. Ves čas predvajanja stimulacijskega programa smo opazovali vedenje posameznega samca in registrirali oddane vibracijske signale. V primeru, da je samec prišel v bližino mesta, kjer smo na rastlino predvajali stimulacijski program, ali pa je zapustil rastlino (zleti ali gre po steblo navzdol na zemljo in lonček) že v začetni tišini, smo poskus prekinili in samca ponovno testirali naslednji dan.



Slika 7: Postavitev poskusa v testu odzivnosti samcev *N. viridula* na različne stimulacijske programe na dveh različnih podlagah

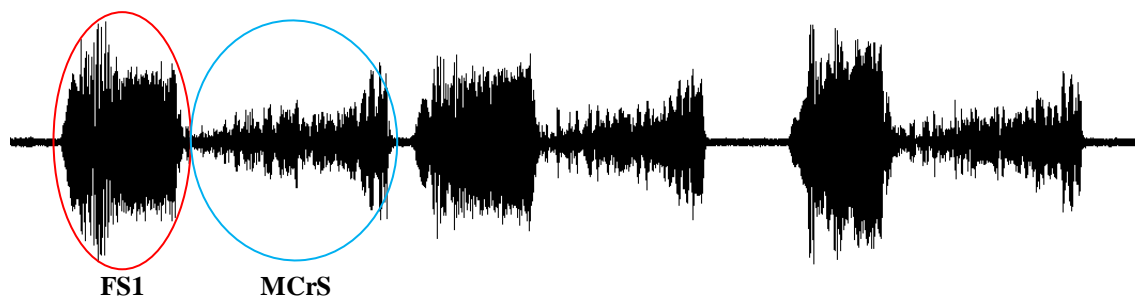
Figure 7: Set-up of the stimulation experiment on two different substrates

Stimulacija samcev je potekala na membrani zvočnika in na rastlini fižola. Stimulacijski program (SP) smo na membrano zvočnika predvajali neposredno, na rastlino pa preko konice vzbujevalne glave (VG) na osrednjo listno žilo 1 cm od konice lista (a) ali na sredino stebela (b). Vibracijske signale smo registrirali pomočjo laserskega vibrometra (LV).

Predvajane vibracijske signale in vibracijske signale samcev smo registrirali pomočjo prenosnega laserskega vibrometra, ki je bil usmerjen pravokotno na središče membrane zvočnika oziroma na steblo rastline 2 cm pod mestom izraščanja stranskih listov. Za izboljšanje odboja laserskega žarka smo na to površino nalepili približno 2 mm² velik košček odbojne folije. S pomočjo zunanje zvočne kartice (Sound Blaster Extigy, Creative Labs Inc.) in programa Cool Edit Pro 2.0 smo registrirane signale digitalizirali in shranili v računalnik. Registrirane signale smo analizirali s programoma Sound Forge 6.0 (Sonic Foundry Inc., Madison, WI, ZDA) in Raven Pro 1.3.

Kot pozitiven odziv samcev vrste *N. viridula* na stimulacijo smo upoštevali oddajanje napeva dvorjenja (Male Courtship Song, MCrS, ali Male Song 2, MS2), s katerim se samci v naravnih razmerah odzivajo na pozivni napev samice (Female Calling Song, FCS, ali

Female Song 1, FS1) lastne vrste (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999; Čokl in sod., 2000a, b). Če je samec na rastlini med premikanjem dosegel vzbujevalno glavo in s tem vir vibracij pred koncem stimulacijskega programa, smo poskus zaključili prej.



Slika 8: Odgovor samca *N. viridula* z napevom dvorjenja (MCRs) na pozivni napev samice (FS1) lastne vrste

Figure 8: Male's response with male courtship song signals (MCRs) to female calling song signals (FS1)

3.1.5 Analiza odziva samcev *Nezara viridula*

V vedenjskih poskusih odzivnosti samcev na različne stimulacijske programe smo opazovali in analizirali naslednje parametre: delež samcev, ki so oddajali vibracijske signale MCRs, število signalov MCRs na časovno enoto in premikanje samcev. V poskusih na rastlini smo beležili tudi, ali samci dosežejo vir vibracij. Da je samec dosegel vir smo upoštevali v primeru, ko je dosegel vzbujevalno glavo in tam ostal vsaj eno minuto oz. do konca poskusa. Medtem ko smo v analizi premikanja samcev upoštevali vse samce, ki smo jim predvajali posamezni stimulacijski program, smo v analizi odziva z oddajanjem vibracijskih signalov upoštevali le tiste samce, ki so kazali normalno odzivnost. Normalno odzivnost smo definirali kot oddajanje MCRs med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1, ki je sledilo ob koncu vsakega stimulacijskega programa.

Natančneje smo analizirali odzive v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (T1), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste plenilskih stenic (oziroma napeva *N. viridula* FS1 v kontroli) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1, ki je sledilo ob koncu stimulacijskega programa.

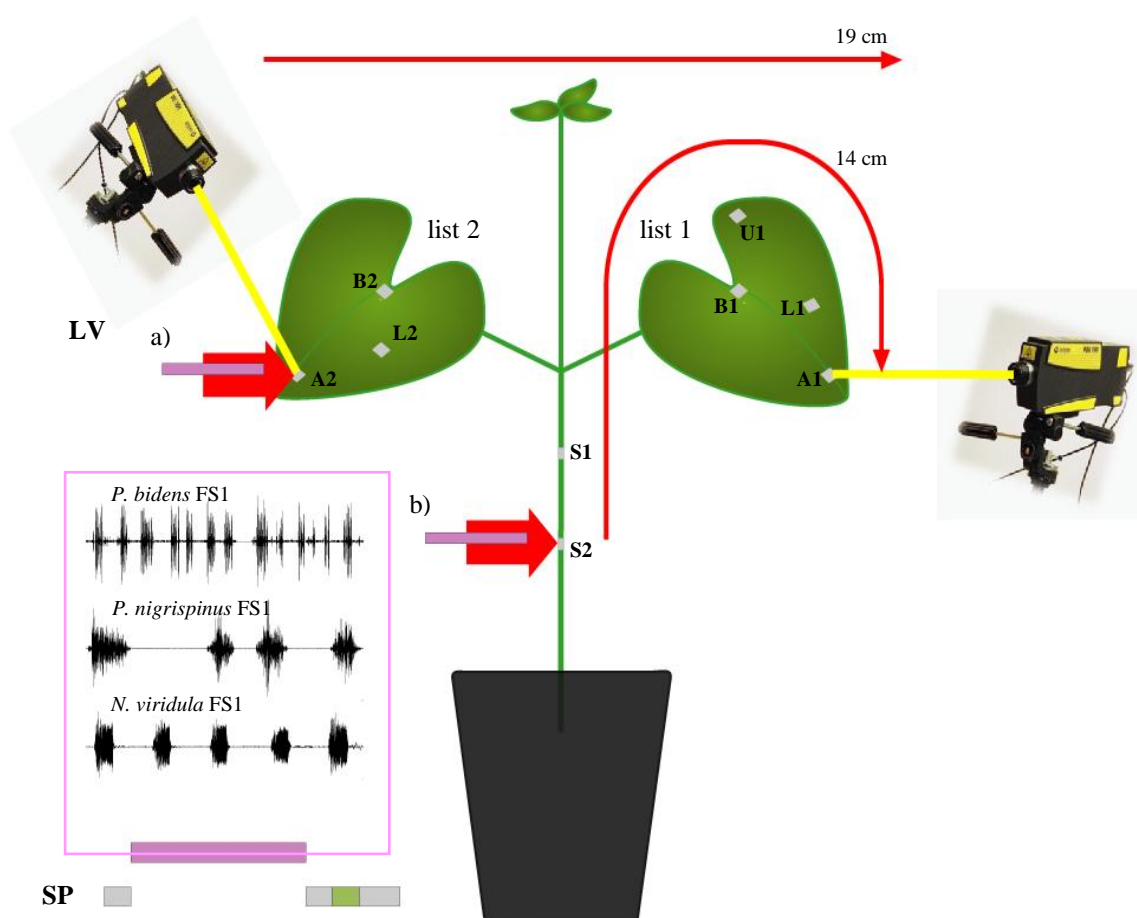
3.1.6 Statistika

Podatke smo statistično obdelali z računalniškimi programi Microsoft Office Excell 2007, KyPlot 5.0 (KyensLab Inc., Tokyo, Japonska) in RStudio 0.94.110 (Boston, MA, ZDA). Delež samcev smo med seboj primerjali z uporabo Fisherjevega eksaktnega testa za števila (Fisher's exact test for count data). Pri analizi števila oddanih signalov smo izračunali število oddanih MCrS na eno minuto, podatke pa nato med seboj primerjali z dvosmernim Studentovim t -testom (2-tailed Student's t -test) in enosmerno analizo variance (one-way ANOVA), če je porazdelitev podatkov ustrezala normalni porazdelitvi, oziroma s testoma Wilcoxon-Mann-Whitney in Kruskal-Wallis, če porazdelitev podatkov ni ustrezala normalni porazdelitvi.

3.2 PRENOS VIBRACIJSKIH SIGNALOV PO RASTLINI

3.2.1 Predvajanje vibracijskih signalov na rastlino in registracija na različnih točkah

Poskus smo izvedli tako, da smo signale *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 predvajali na steblo oziroma na list fižola po zgoraj opisanem postopku za stimulacijo samcev (3.1.4). Kot kontrolo smo uporabili signale *N. viridula* FS1. S sočasno uporabo dveh prenosnih laserskih vibrometrov smo isti signal registrirali hkrati na dveh različnih točkah na rastlini. Eden od laserskih vibrometrov je bil ves čas usmerjen na mesto vzbujanja vibracij na konici lista rastline oziroma na stebelu, drugi laser pa smo premikali in registrirali vibracijske signale na različnih oddaljenostih od vira. Na rastlini smo izbrali 9 točk, ki so bile od vira na stebelu oddaljene 0 – 14 centimetrov, od vira na listu pa 0 – 19 centimetrov. Razdalje, na katerih smo registrirali signale, sovpadajo z razdaljami, na katerih poteka vibracijska komunikacija v standardnih vedenjskih poskusih na rastlini fižola (≤ 19 cm). Za vzbujanje vibracij na rastlini smo uporabili 20 signalov posameznega napeva, od katerih smo analizirali prvih 10. Celoten poskus je bil izveden na dveh rastlinah fižola.



Slika 9: Postavitev poskusa pri registraciji vibracijskih signalov med prenosom po rastlini fižola
Figure 9: Set-up of the signal transmission experiment

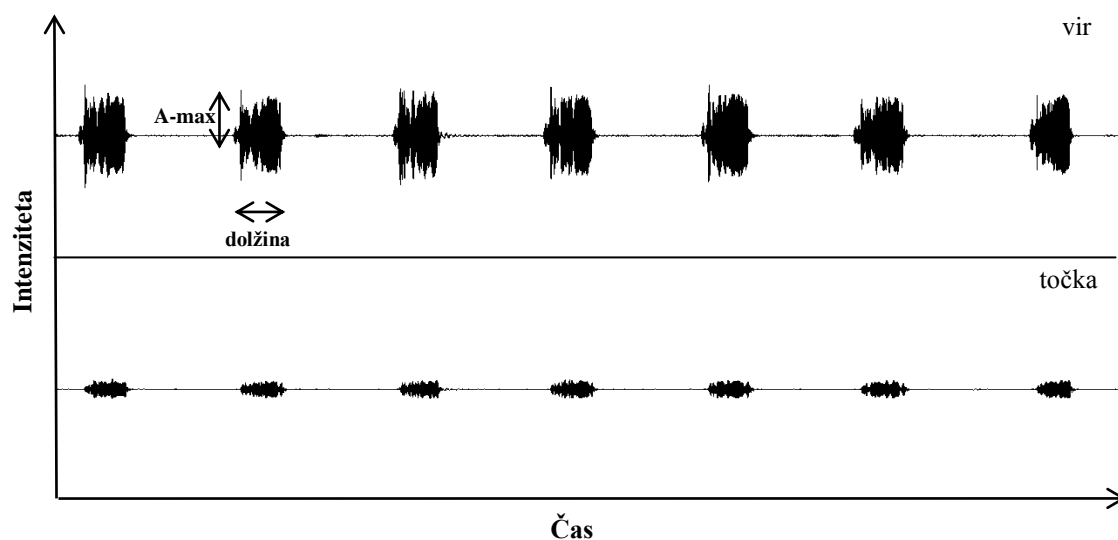
Vibracijske signale napevov *P. bidens* FS1, *P. nigrispinus* FS1 in *N. viridula* FS1 smo predvajali na list (a) oziroma na steblo (b) rastline. Z uporabo dveh laserskih vibrometrov (LV) smo signale registrirali hkrati na viru in na določeni oddaljenosti od vira. Registracija je potekala na naslednjih točkah na rastlini: A1 – apeks lista 1, L1 – lamina lista 1, U1 – ušesek lista 1, B1 – baza lista 1, B2 – baza lista 2, L2 – lamina lista 2, A2 – apeks lista 2 (vir, ko je vzburjanje vibracij potekalo na listu), S1 – steblo zgoraj, S2 – steblo spodaj (vir, ko je vzburjanje vibracij potekalo na steblo). SP – stimulacijski program.

Tabela 2: Oddaljenost posameznih točk od točke A2 na rastlinah fižola 1 in 2
Table 2: Distance from the point A2 of different points on bean plants 1 and 2

točka na rastlini	oddaljenost od točke A2 (cm)	
	FIŽOL 1	FIŽOL 2
A2	0,0	0,0
L2	3,0	4,5
B2	3,0	4,0
B1	13,0	13,0
U1	14,0	15,0
L1	15,0	15,5
A1	18,0	19,0
S1	10,0	10,0
S2	14,0	14,0

3.2.2 Analiza signalov

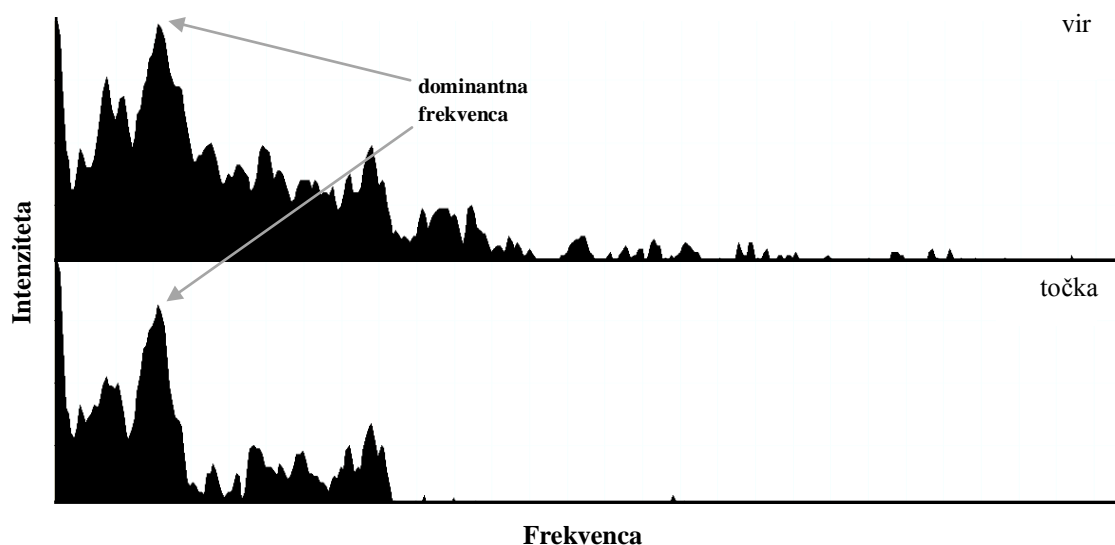
Analizirali in primerjali smo časovne, frekvenčne in intenzitetne (hitrost) značilnosti signalov, ki smo jih registrirali na različnih točkah na rastlini. Uporaba dveh laserskih vibrometrov je omogočila direktno primerjavo istega signala na mestu, kjer je vibracija preko vzbujevalne glave vstopila v rastlino, in na določeni razdalji od tega vira. Izmerili smo dolžino posameznega signala, njegovo dominantno frekvenco in hitrost na vrhu vala z najvišjo intenziteto (A-max).



Slika 10: Oscilogram napeva *N. viridula* FS1, ki smo ga z uporabo dveh laserskih vibrometrov registrirali sočasno na dveh točkah na rastlini

Figure 10: Waveform of the *N. viridula* FS1 recorded simultaneously from two different points on the plant by two laser vibrometers

Signale napeva smo registrirali na mestu vzbujanja vibracij na rastlini (vir) in na določeni oddaljenosti od vira (točka). Na podlagi oscilograma smo pri posameznem signalu analizirali trajanje signala (dolžina) in najvišjo intenziteto (hitrost) (A-max).

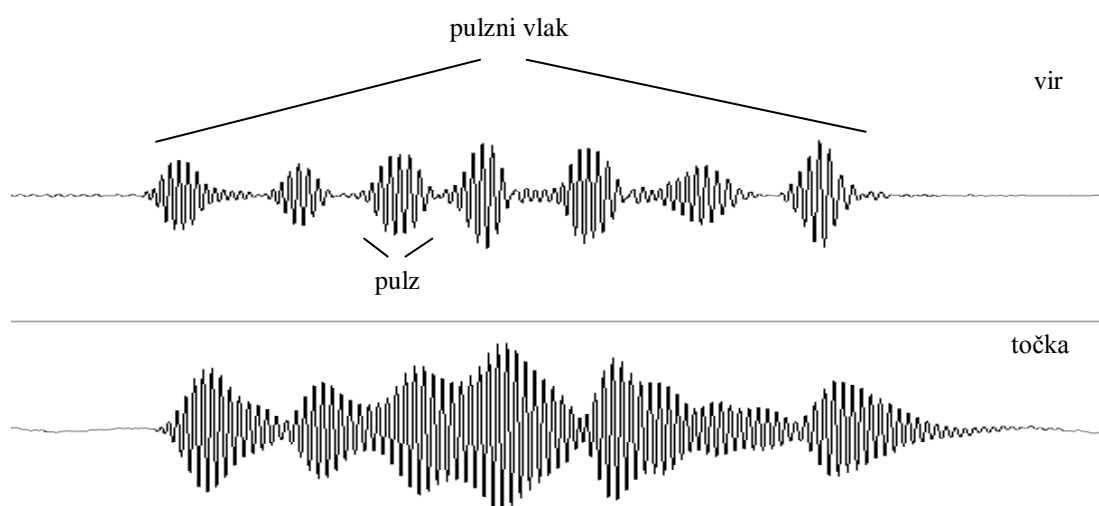


Slika 11: Frekvenčni spekter signala *N. viridula* FS1, ki smo ga z uporabo dveh laserskih vibrometrov registrirali sočasno na dveh točkah na rastlini

Figure 11: Frequency spectrum of one *N. viridula* FS1 signal recorded simultaneously from two different points on the plant by two laser vibrometers

Signale smo registrirali na mestu vzbujanja vibracij na rastlini (vir) in na določeni oddaljenosti od vira (točka). Na podlagi frekvenčnega spektra smo določili dominantno frekvenco posameznega signala.

Za naravni napev *P. bidens* FS1 so značilni vlaki kratkih pulzov z razmeroma enakomernim ponavljalnim časom. Pri prenosu vibracije preko rastline pride do podaljševanja in zlivanja kratkih pulzov, kar onemogoča razločevanje posameznih pulzov v pulznem vlakcu. Da smo signale napeva *P. bidens* FS1, ki smo jih registrirali na posameznih točkah, lahko primerjali med seboj, smo posamezni pulzni vlak tega napeva upoštevali enakovredno posameznemu pulzu napevov *N. viridula* FS1 in *P. nigrispinus* FS1.



Slika 12: Oscilogram pulznega vlaka napeva *P. bidens* FS1 na mestu vstopa v rastlino na stebelu (vir) in na določeni oddaljenosti od vira (apeks enega od stranskih listov) (točka)

Figure 12: Waveform of the *P. bidens* FS1 pulse train recorded from the source on the stem of the plant (vir) and from a point at a certain distance from the source (apex of one of the side leaves) (točka)

Kratki pulzi, ki sestavljajo pulzni vlak, so na viru jasno ločeni med seboj, na določeni oddaljenosti od vira pa pride do podaljševanja in zlivanja s sosednjimi pulzi.

3.2.3 Statistika

Podatke smo statistično obdelali s programi Microsoft Excell 2007, KyPlot 5.0 in RStudio 0.94.110. Izračunali smo povprečje in standardne deviacije podatkov z normalno porazdelitvijo, kjer pa porazdelitev podatkov ni bila normalna, smo izračunali posamezne kvartile. Skupine podatkov na posameznih točkah smo med seboj primerjali z dvosmernim Studentovim *t*-testom in enosmerno ANOVA, če je porazdelitev podatkov ustrezala normalni porazdelitvi, oziroma s testoma Wilcoxon-Mann-Whitney in Kruskal-Wallis, če porazdelitev podatkov ni ustrezala normalni porazdelitvi.

3.3 VPLIV VIBRACIJSKIH SIGNALOV NA RAZVOJ IN VEDENJE STENICE *NEZARA VIRIDULA*

3.3.1 Poskusne živali

V poskusu smo ugotavljali vpliv heterospecifičnih vibracijskih signalov na razvoj nižjih razvojnih stadijev vrste *N. viridula*. Zanimalo nas je tudi, kakšen vpliv ima predvajanje teh signalov v zgodnjih razvojnih fazah na vedenje ter časovne in frekvenčne lastnosti vibracijskih signalov odraslih osebkov. V prvi poskus smo vključili jajčne mase stare 1 dan, v drugi poskus pa osebke tretjega razvojnega stadija, ki so predstavljali drugo generacijo potomcev osebkov iz prezimovanja. Nimfe za drugi poskus smo vzgojili iz jajčnih mas, ki smo jih do nastopa drugega razvojnega stadija gojili v okroglih plastičnih posodah (premer 7 cm, višina 3 cm, prostornina 120 ml). Hranili smo jih s svežimi listi fižola. Od drugega razvojnega stadija do levitve v odrasle osebke pa smo nimfe gojili v plastičnih lončkih po zgoraj opisanem postopku za gojenje samcev (3.1.1) z razliko, da je bilo v istem lončku skupaj več nimf iste jajčne mase. V poskus so bile vključene štiri jajčne mase stare 1 dan.

3.3.2 Prvi poskus: stimulacija jajčnih mas

En dan stare jajčne mase pritrjene na listu fižola smo vzdrževali v okroglih plastičnih posodah (premer 7 cm, višina 3 cm, prostornina 120 ml). Ob vključitvi v poskus smo jajčne mase razdelili v dve enakovredni skupini tako, da je bila vsaka skupina v svoji plastični posodi. Testni skupini smo vsak dan (razen v soboto in nedeljo) vsako uro v času 9:00 – 15:00 predvajali 13-minutni segment stimulacijskega programa, ki je vseboval heterospecifični napev *Podisus nigrispinus* FS1, kontrolni skupini pa nismo predvajali ničesar. Stimulacija jajčnih mas je potekala tako, da smo plastično posodo s testno skupino postavili na membrano zvočnika, na katero smo predvajali stimulacijo v pogojih in po protokolu za stimulacijo samcev na membrani zvočnika (3.1.4). Hitrost predvajane stimulacije smo prilagodili tako, da je njena vrednost na pokrovu posode znašala približno 1,0 mm/s. Jajčna masa je bila vključena v poskus do izleganja nimf prvega stadija.

3.3.3 Drugi poskus: stimulacija nimf

Nimfe tretjega razvojnega stadija smo ob vključitvi v poskus razdelili v dve enakovredni skupini. Testni skupini smo vsak dan (razen v soboto in nedeljo) vsako uro v času 9:00 – 15:00 predvajali 13-minutni segment stimulacijskega programa, ki je vseboval heterospecifični napev *Podisus nigrispinus* FS1, kontrolni skupini pa nismo predvajali ničesar. Stimulacija je potekala tako, da smo lonček, v katerem smo gojili vse testne nimfe, postavili na membrano zvočnika in predvajali stimulacijski program v pogojih in po protokolu za stimulacijo samcev na membrani zvočnika (3.1.4). Hitrost predvajane stimulacije smo prilagodili tako, da je njena vrednost na lončku registriranih signalov znašala 0,2 – 0,3 mm/s. Tako v testni kot v kontrolni skupini smo nimfe po zadnji levitvi takoj odstranili iz poskusa in ločene po spolu gojili po zgoraj opisanem postopku za gojenje stenic *N. viridula* v laboratoriju (3.1.1). Poskus stimulacije nimf smo zaključili, ko se je še zadnja nimfa levila v odrasli osebek.

V času poskusa smo tako pri testnih kot pri kontrolnih skupinah beležili, kdaj je prišlo do levitve nimf v naslednji razvojni stadij in kdaj do levitve v odraslo obliko.

3.3.4 Analiza vedenja odraslih osebkov

Odrasle osebkve smo po zgoraj opisanem postopku gojili vsaj 14 dni, da smo zagotovili spolno zrelost samcev in samic, nato pa na rastlini fižola testirali njihovo vedenje. Na stranski list fižola smo dali najprej samico in opazovali njeno vedenje 5 minut. Nato smo na vršiček rastline dali samca in opazovali vedenje para do kopulacije oziroma 10 minut. Če je samica v začetnih 5 minutah prišla na vršiček rastline, smo samca dali na stranski list. Začetni položaj para na rastlini je bil tak, da je izključeval vidni dražljaj med samcem in samico. S prenosnim laserskim vibrometrom smo po zgoraj opisanem postopku (3.1.4) na stebelu registrirali vibracijske signale, ki sta jih oddajala samica in samec, ter opazovali njuno vedenje na rastlini.

3.3.5 Statistika

Podatke smo statistično obdelali s programi Microsoft Excell 2007, KyPlot 5.0 in RStudio 0.94.110. Izračunali smo povprečje in standardne deviacije podatkov z normalno porazdelitvijo, kjer pa porazdelitev podatkov ni bila normalna, smo izračunali posamezne kvartile. Skupine podatkov na posameznih točkah smo med seboj primerjali z dvosmernim Studentovim *t*-testom in enosmerno ANOVA, če je porazdelitev podatkov ustrezala normalni porazdelitvi, oziroma s testoma Wilcoxon-Mann-Whitney in Kruskal-Wallis.

4 REZULTATI

V raziskavi smo izvedli tri različne poskuse. Rezultati so predstavljeni ločeno za vsak poskus.

4.1 ODZIV SAMCEV *NEZARA VIRIDULA* NA VIBRACIJSKE NAPEVE RAZLIČNIH VRST STENIC (PENTATOMIDAE: PENTATOMINAE, ASOPINAE)

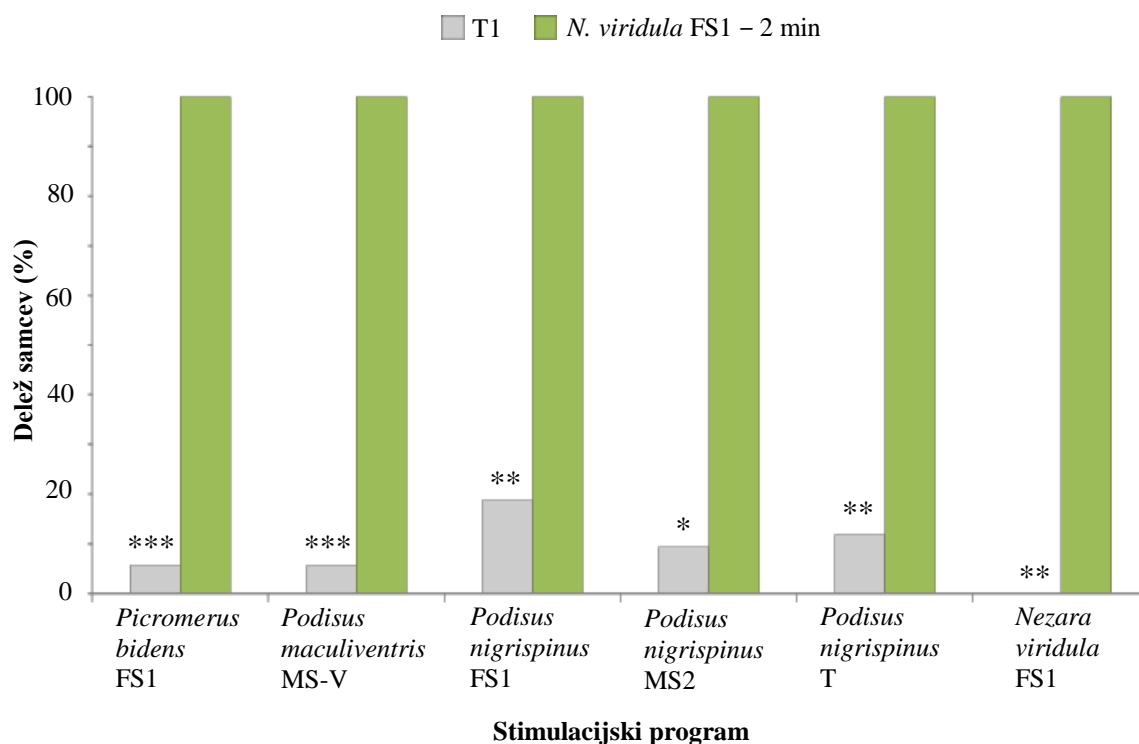
Razlike v odzivanju samcev se kažejo med segmenti posameznega stimulacijskega programa, med vibracijskimi napevi in med podlagami. Pri samcih je samo pozivni napev konspecifične samice sprožil stereotipen odziv z oddajanjem napeva dvorjenja in izrazitim usmerjenim premikanjem proti viru vibracijskih signalov.

4.1.1 Vibracijski odziv samcev *Nezara viridula* na stimulacijo na membrani zvočnika

V poskusu smo registrirali vibracijske odzive samcev na stimulacijo z izbranimi naravnimi napevi treh vrst plenilskih stenic (*Picromerus bidens* FS1, *Podisus maculiventris* MS-V, *Podisus nigrispinus* FS1, *Podisus nigrispinus* MS2, *Podisus nigrispinus* T) in na naravni napev konspecifične samice (*Nezara viridula* FS1) na membrani zvočnika. Vibracijski signali, ki so jih samci oddajali, so bili v glavnem MCrS z občasnimi vmesnimi vlaki MCS različnih dolžin. Le nekaj samcev je v posameznem segmentu oddajalo samo signale MCS (v stimulacijskem programu z napevom *P. bidens* FS1 sta samo signale MCS oddajala 2 samca (2/18): en samec v T1 in en samec med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnega napeva, v stimulacijskem programu z napevom *P. nigrispinus* FS1 pa se je samo z MCS oglašalo 7 samcev (7/16), in sicer med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnega napeva). Samcev, ki so v izbranem segmentu oddajali samo signale MCS, v analizi nismo upoštevali.

V T1, ko na membrano zvočnika 2 minuti nismo predvajali nobenih vibracij, je bil delež samcev, ki so oddajali vibracijske signale, v primeru vseh stimulacijskih programov nižji od 20,00 % in statistično značilno manjši od deleža samcev, ki so MCrS oddajali med 2-minutnim predvajanjem napeva konspecifične samice (*N. viridula* FS1) ob koncu posameznega stimulacijskega programa (Slika 13). Delež samcev, ki so se oglašali v T1, je bil 5,56 % (1/18) v stimulacijskem programu z napevom *P. bidens* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,001$), 5,56 % (1/18) v stimulacijskem programu z napevom *P. maculiventris* MS-V (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,001$), 18,75 % (3/16) v stimulacijskem programu z napevom *P. nigrispinus* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$), 9,09 % (1/11) v stimulacijskem programu z napevom *P. nigrispinus* MS2

(Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$), 11,76 % (2/17) v stimulacijskem programu z napevom *P. nigrispinus* T (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$) in 0,00 % (0/6) v stimulacijskem programu z napevom *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$). Oddajanje vibracijskih signalov v segmentu stimulacijskega programa, ko na podlago nismo predvajali nobenih vibracijskih dražljajev, pripisujemo spontani aktivnosti samcev.



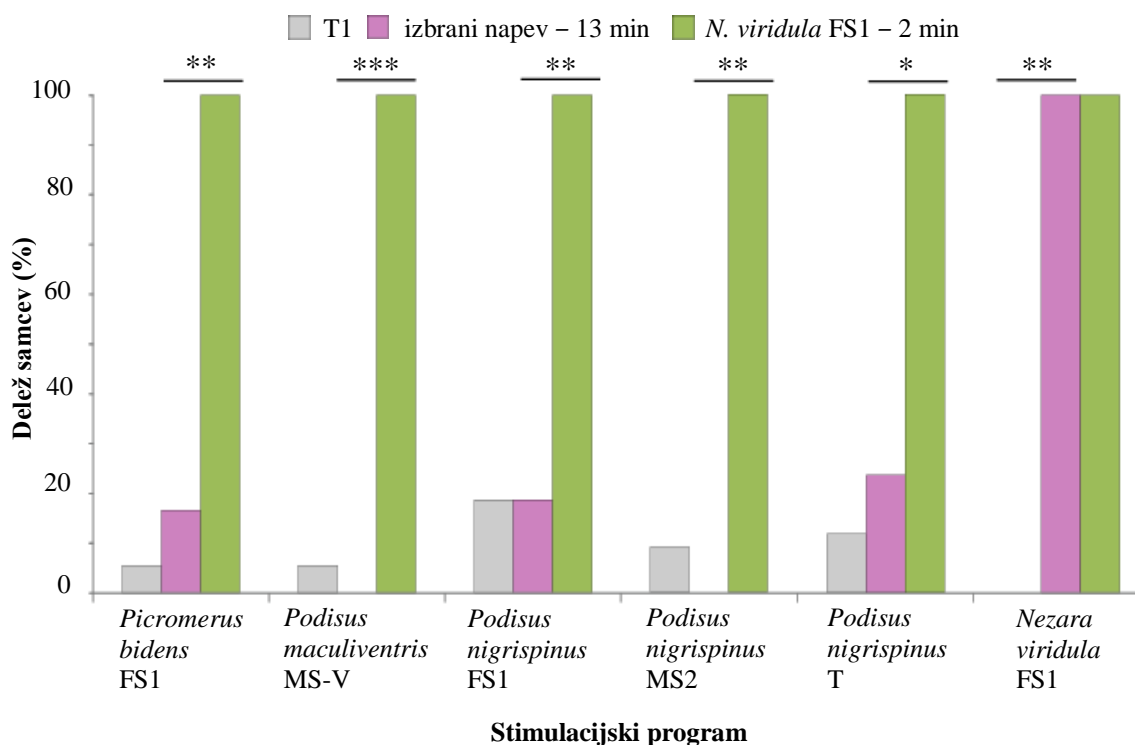
Slika 13: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 13: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the loudspeaker membrane

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v tišini na začetku stimulacijskega programa (sivi stolpci) in med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med T1 in 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=18$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=16$; *P. nigrispinus* MS2, $n=11$; *P. nigrispinus* T, $n=17$; *N. viridula* FS1, $n=6$.

Med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnega napeva se je delež samcev, ki so oddajali vibracijske signale, večinoma spremenil, vendar v primerjavi z deležem spontano aktivnih samcev v T1 razlika ni bila statistično značilno značilna (Slika 14). Med predvajanjem napeva *P. bidens* FS1 je signale oddajalo 16,67 % samcev (3/18) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$), med predvajanjem *P. maculiventris* MS-V se ni oglasil noben samec (0/18) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$), 18,75 % samcev (3/16) je MCrS oddajalo med predvajanjem napeva *P. nigrispinus* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$), 0,00 % (0/11) med napevom *P. nigrispinus* MS2 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) in 23,53 % (4/17) med prevajanjem *P. nigrispinus* T (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$). V kontroli, ko smo v 13-minutnem segmentu predvajali napev *N. viridula* FS1, se je v primerjavi z začetno tišino delež samcev povečal na 100 % (6/6), povečanje pa je bilo statistično značilno (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$).

Delež samcev, ki so oddajali vibracijske signale v 13-minutnem segmentu, je bil v vseh primerih predvajanja heterospecifičnih napevov statistično značilno nižji od deleža samcev, ki so MCrS oddajali med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$).



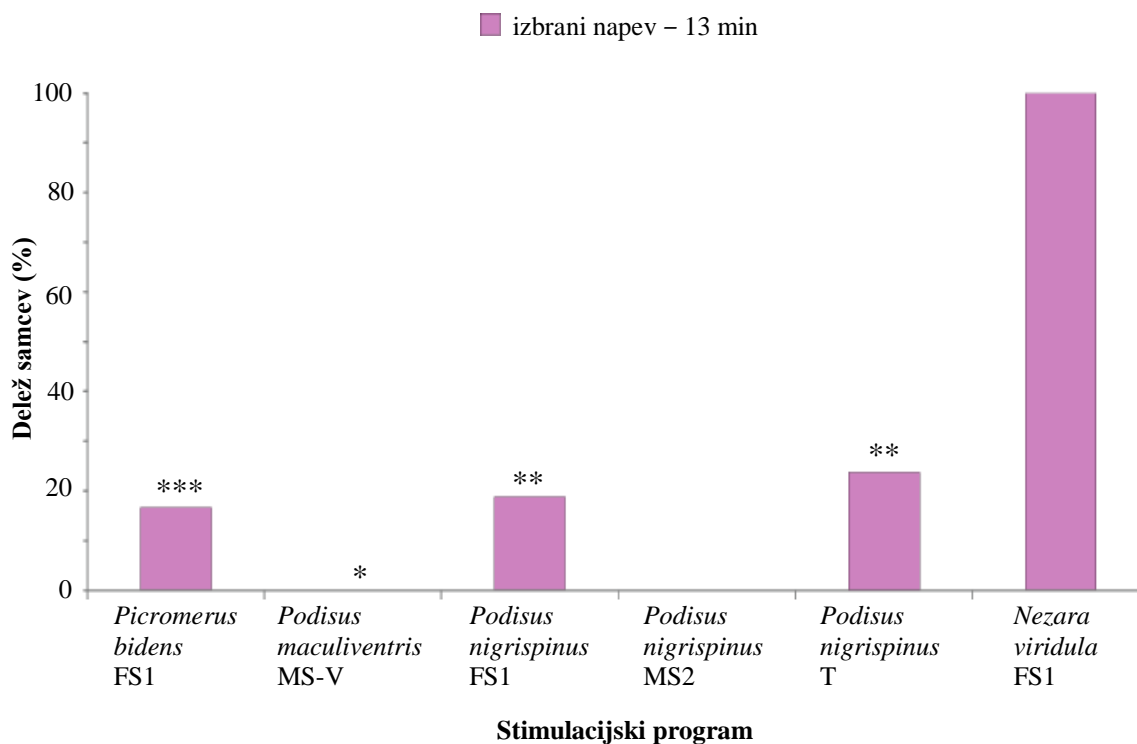
Slika 14: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 14: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the loudspeaker membrane

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (sivi stolpci), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (vijolični stolpci) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med sosednjima stolpcema (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=18$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=16$; *P. nigrispinus* MS2, $n=11$; *P. nigrispinus* T, $n=17$; *N. viridula* FS1, $n=6$.

Delež samcev, ki so oddajali MCrS med 13-minutnim predvajanjem napevov *P. bidens* FS1, *P. maculiventris* MS-V, *P. nigrispinus* FS1 in *P. nigrispinus* T je bil statistično značilno nižji tudi v primerjavi s kontrolo, ko je 13-minutni segment stimulacijskega programa vključeval napev *N. viridula* FS1 (Slika 15) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$). Delež odzivnih samcev je bil nižji tudi med predvajanjem *P. nigrispinus* MS2,

vendar pa v tem primeru statistična analiza ni pokazala značilnih razlik (Fisherjev eksaktni test za števila, $P=0,0544$).



Slika 15: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 15: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the loudspeaker membrane

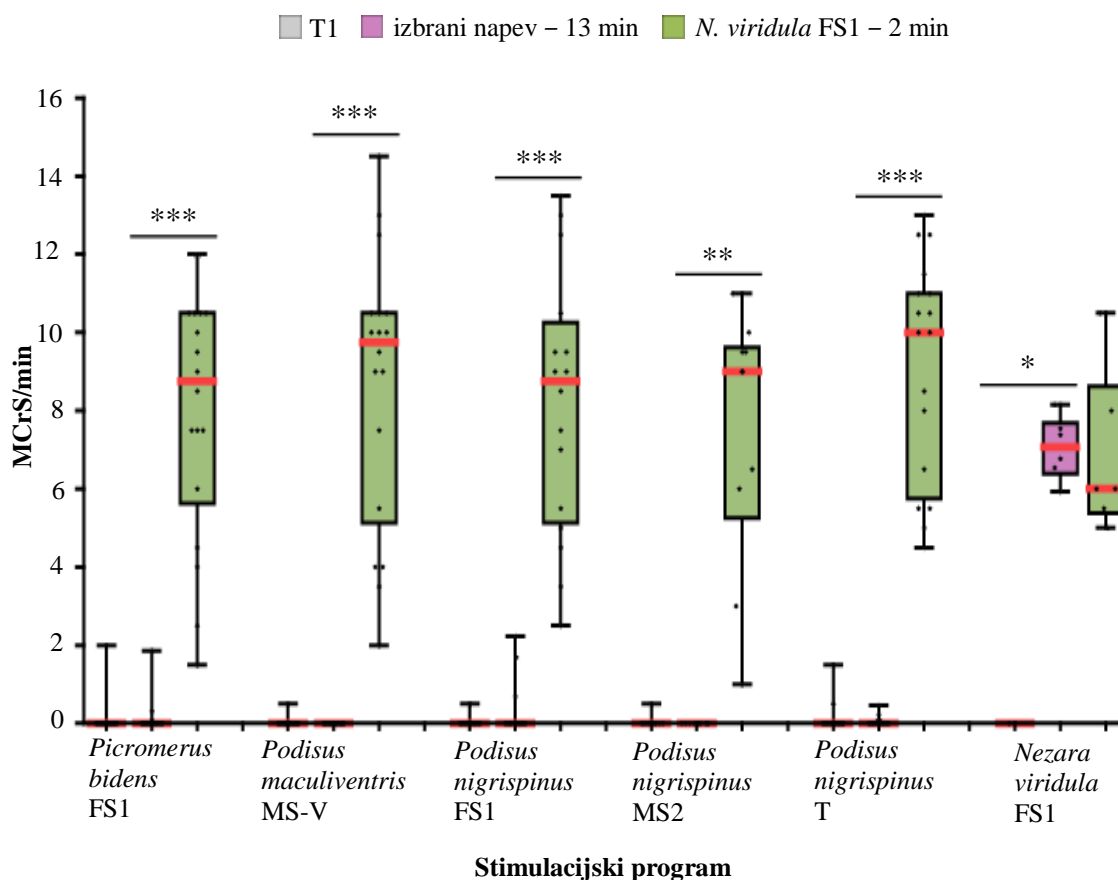
Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v 13-minutnem segmentu stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so se odzivali med posameznim heterospecifičnim napevom in napevom *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P<0,05$, ** $P<0,01$, *** $P<0,001$). *P. bidens* FS1, $n=18$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigripinus* FS1, $n=16$; *P. nigripinus* MS2, $n=11$; *P. nigripinus* T, $n=17$; *N. viridula* FS1, $n=6$.

Pri samcih, ki so oddajali vibracijske signale MCrS, smo nato analizirali frekvenco oddajanja teh signalov (število oddanih signalov MCrS na minuto) (Slika 16, Tabela 3). Samci so največje število MCrS na minuto oddali med predvajanjem konspecifičnega samičinega napeva, *N. viridula* FS1. V tišini na začetku posameznega stimulacijskega programa je bila frekvenca oddajanja MCrS zelo nizka (v vseh primerih je Mediana=0 MCrS/min), saj so signale oddajali le redki samci, oddanih signalov pa je bilo le nekaj. V primeru vseh stimulacijskih programov je bila frekvenca v T1 statistično značilno nižja v primerjavi s frekvenco med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu

posameznega stimulacijskega programa, kjer se je mediana gibala med 6,00 in 10,00 signalov MCrS na minuto (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$) (Tabela 3).

Minimalna je bila frekvenca oddajanja signalov MCrS tudi med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnih napevov, saj je bila Mediana v vseh primerih prav tako enaka 0 MCrS/min. V primeru vseh heterospecifičnih napevov je bila frekvenca statistično značilno nižja tako od frekvenca med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 na koncu vsakega stimulacijskega programa (vrednosti Mediane med 8,75 in 10,00 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$) (Slika 16, Tabela 3), kot tudi od frekvenca med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (Mediana=7,08 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$) (Slika 17, Tabela 3).

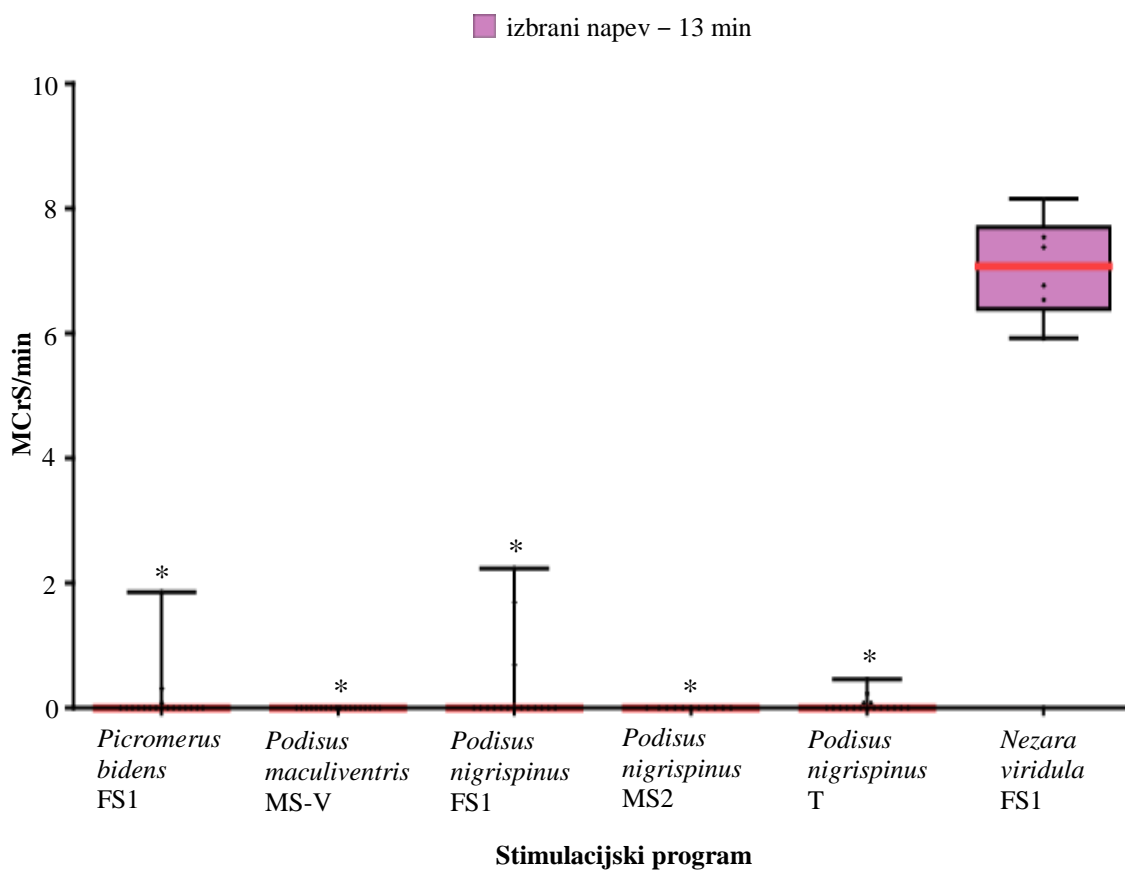
Medtem ko frekvenca oddajanja MCrS med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnega napeva v nobenem primeru ni bila statistično značilno različna od frekvenca v T1 (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P > 0,05$), pa je med 13-minutnim predvajanjem konspecifičnega samičinega napeva v kontroli prišlo do statistično značilnega povečanja frekvenca (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$) (Slika 16, Tabela 3). V kontroli ni bilo statistično značilnih razlik med frekvencama oddajanja signalov MCrS med 13-minutnim in 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (dvosmerni Studentov *t*-test, $P > 0,05$) (Slika 16, Tabela 3).



Slika 16: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 16: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the loudspeaker membrane

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (prvi okvir z ročaji), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (drugi okvir z ročaji) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (tretji okvir z ročaji). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah med sosednjima okvirjema z ročaji (Wilcoxon-Mann-Whitney test:: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=18$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=16$; *P. nigrispinus* MS2, $n=11$; *P. nigrispinus* T, $n=17$; *N. viridula* FS1, $n=6$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi P-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 3.

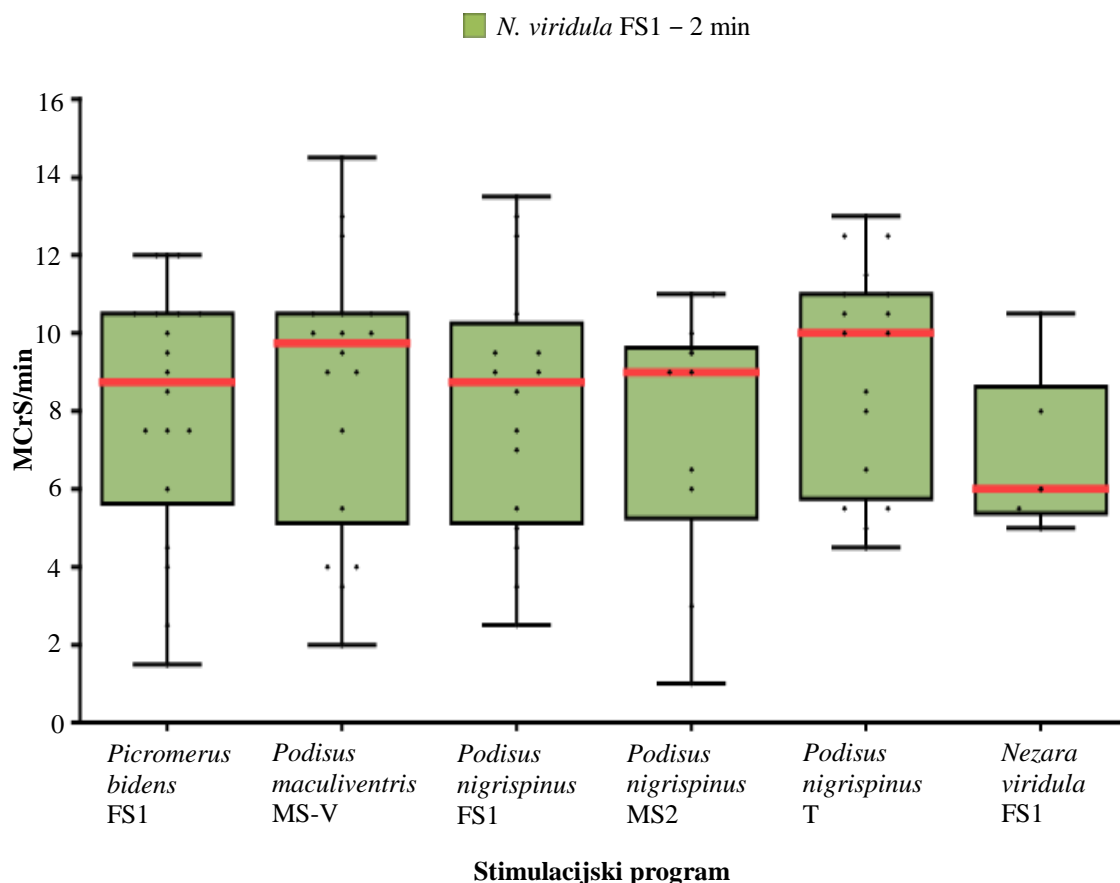


Slika 17: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 17: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the loudspeaker membrane

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah med 13-minutnim predvajanjem posameznega heterospecifičnega napeva in napeva *N. viridula* FS1 (Wilcoxon-Mann-Whitney test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=18$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=16$; *P. nigrispinus* MS2, $n=11$; *P. nigrispinus* T, $n=17$; *N. viridula* FS1, $n=6$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi P-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 3.

Primerjava števila oddanih MCrS na minuto med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa (vrednosti Mediane med 6,00 in 10,00 MCrS/min) ni pokazala statistično značilnih razlik med posameznimi stimulacijskimi programi (dvosmerni Studentov *t*-test: $P > 0,05$) (Slika 18).



Slika 18: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 18: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the loudspeaker membrane

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali (dvosmerni Studentov *t*-test: $P > 0,05$). *P. bidens* FS1, $n=18$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=16$; *P. nigrispinus* MS2, $n=11$; *P. nigrispinus* T, $n=17$; *N. viridula* FS1, $n=6$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi *P*-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 3.

Tabela 3: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika**Table 3: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the loudspeaker membrane**

V tabeli je frekvenca izražena kot število signalov MCrS na minuto (MCrS/min). Za vsak stimulacijski program smo analizirali frekvenco oddajanja MCrS v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku, med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1. V posameznem stimulacijskem programu smo primerjali frekvenco oddajanja v T1 s frekvenco oddajanja med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1, ki je sledilo ob koncu stimulacijskega programa, frekvenco oddajanja med 13-minutnim predvajanjem izbranega napeva pa s frekvencami v T1, med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 in s frekvenco med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli. Posamezni stimulacijski program smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Prikazane so mediane in P-vrednosti (dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test). n predstavlja število analiziranih samcev.

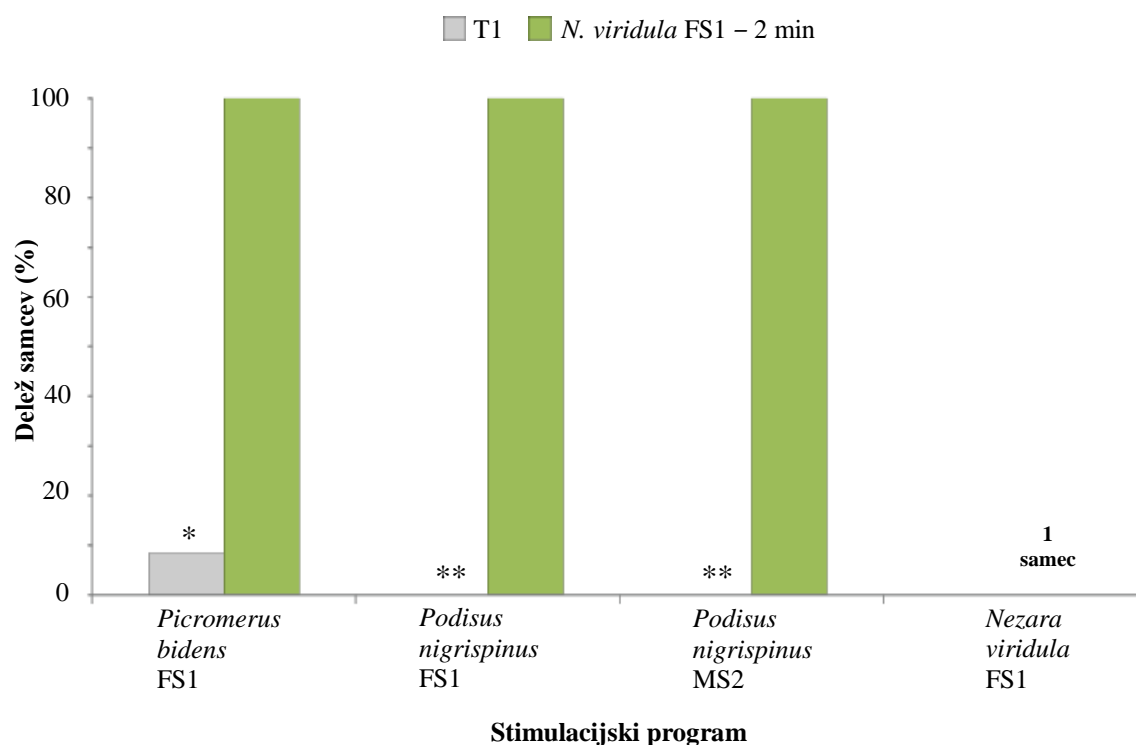
Stimulacijski program	MCrS/min						N. <i>viridula</i> FS1 – 2 min
	T1		izbrani napev – 13 min				
	Mediana	P	Mediana	P	P	P	
<i>Picromerus bidens</i> FS1	0 (n=18)	0,000	0 (n=18)	0,789	0,000	0,036	8,75 (n=18)
<i>Podisus maculiventris</i> MS-V	0 (n=18)	0,000	0 (n=18)	1,000	0,000	0,031	9,75 (n=18)
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	0 (n=16)	0,000	0 (n=16)	0,223	0,000	0,031	8,75 (n=16)
<i>Podisus nigrispinus</i> MS2	0 (n=11)	0,004	0 (n=11)	1,000	0,004	0,031	9,00 (n=11)
<i>Podisus nigrispinus</i> T	0 (n=17)	0,000	0 (n=17)	0,462	0,000	0,031	10,00 (n=17)
<i>Nezara viridula</i> FS1	0 (n=6)	0,036	7,08 (n=6)	0,031	0,856	–	6,00 (n=6)

4.1.2 Vibracijski odziv samcev *Nezara viridula* na stimulacijo na stebelu rastline

V tem delu poskusa smo registrirali vibracijske odzive samcev *N. viridula* na naravne napeve *P. bidens* FS1, *P. nigrispinus* FS1, *P. nigrispinus* MS2 in na pozivni napev konspecifične samice (*N. viridula* FS1), ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola. Tako kot na membrani zvočnika so bili tudi na rastlini vibracijski signali, ki so jih samci oddajali, v glavnem signali napeva dvorjenja (MCrS) z občasnimi vmesnimi vlaki MCS različnih dolžin, ki pa jih je bilo zaradi šuma na rastlini razmeroma težko identificirati. Samo z MCS se je oglašal en samec (1/12) v stimulacijskem programu s *P. bidens* FS1 (samo signale MCS je oddajal v T1 in v 13-minutnem segmentu), po en samec pa je samo te signale oddajal še med 13-minutnim predvajanjem napevov *P. nigrispinus* FS1 (1/11) in *P. nigrispinus* MS2 (1/13). Samcev, ki so v izbranem segmentu oddajali samo signale MCS, tudi tokrat v analizi nismo upoštevali.

V tišini na začetku samci v večini primerov niso oddajali signalov MCrS (Slika 19). Oddajanje teh signalov v T1 smo registrirali le pri enem samcu (8,33 %, 1/12) in sicer, ko smo na steblo rastline predvajali stimulacijski program z napevom *P. bidens* FS1. Delež samcev, ki so se oglašali v T1, je bil statistično značilno nižji od deleža samcev, ki so signale MCrS oddajali med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (100,00 %, 12/12) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$).

Ko je stimulacija potekala na rastlini, so nekateri samci med premikanjem dosegli mesto, kjer smo s pomočjo vzbujevalne glave vzbujali vibracije na rastlini, še pred koncem stimulacijskega programa. Zaradi tega včasih v različnih segmentih istega stimulacijskega programa nismo analizirali enakega števila samcev. Ko je stimulacija potekala na stebelu, so v kontroli vsi testirani samci razen enega (1/12) dosegli vir vibracij že med 13-minutnim predvajanjem pozivnega napeva samice lastne vrste. Edini samec, ki je bil izpostavljen 2-minutnemu predvajanju *N. viridula* FS1, na diagramih ni grafično predstavljen (Sliki 19, 20).



Slika 19: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

Figure 19: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the plant stem

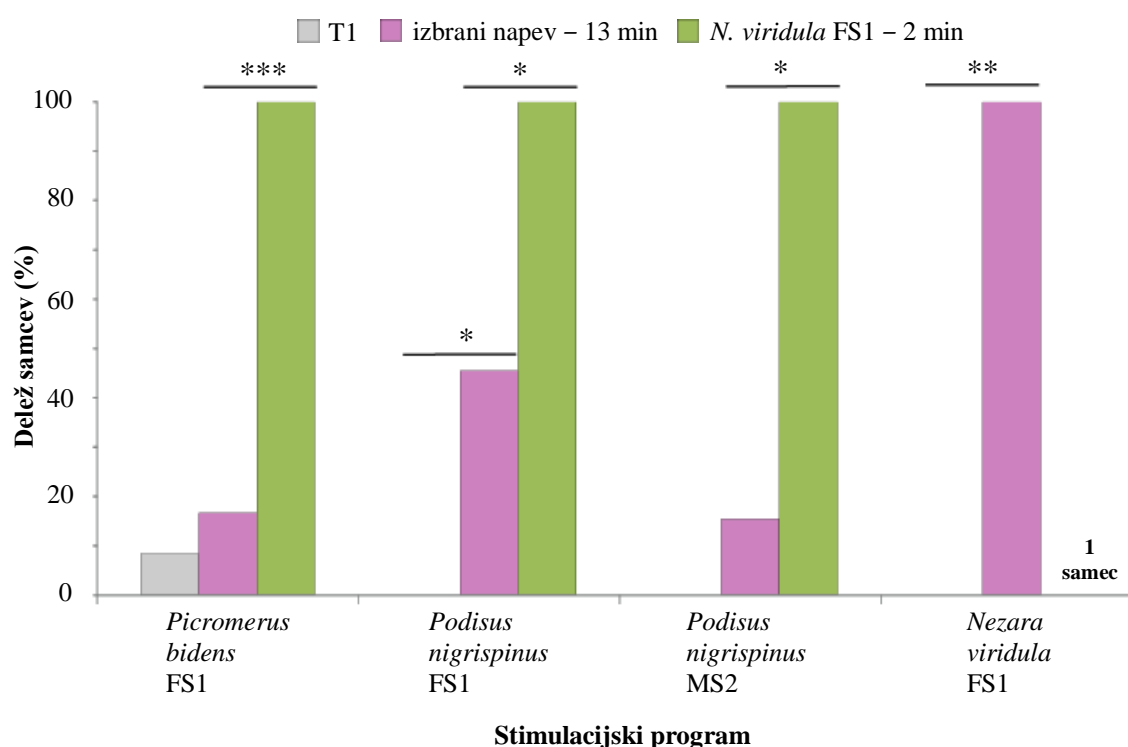
Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v tišini na začetku stimulacijskega programa (sivi stolpci) in med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med T1 in 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=12$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=11$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=11$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=13$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=13$; *N. viridula* FS1: T1, $n=12$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=1$.

Med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnih napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* MS2 je bil delež samcev, ki so oddajali MCrS nižji od 20 % in ni bil statistično značilno različen od deleža spontano aktivnih samcev v T1 (Slika 20). Med predvajanjem napeva *P. bidens* FS1, je MCrS oddajalo 16,67 % samcev (2/12) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$), med predvajanjem *P. nigrispinus* MS2 pa 15,38 % samcev (2/13) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$). V primerjavi s T1 pa je do statistično značilnega povečanja deleža samcev, ki so oddajali signale MCrS, prišlo med 13-minutnim predvajanjem napeva *P. nigrispinus* FS1, kjer je signale oddajala skoraj polovica vseh testiranih samcev (45,45 %, 5/11) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$).

Delež samcev, ki so signale MCrS oddajali med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnega napeva, je bil v vseh primerih statistično značilno nižji tako od deleža

samcev, ki so te signale oddajali med 2-minutnim predvajanjem pozivnega napeva samice lastne vrste ob koncu stimulacijskega programa (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 20), kot tudi od deleža tistih, ki so te signale oddajali med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 21).

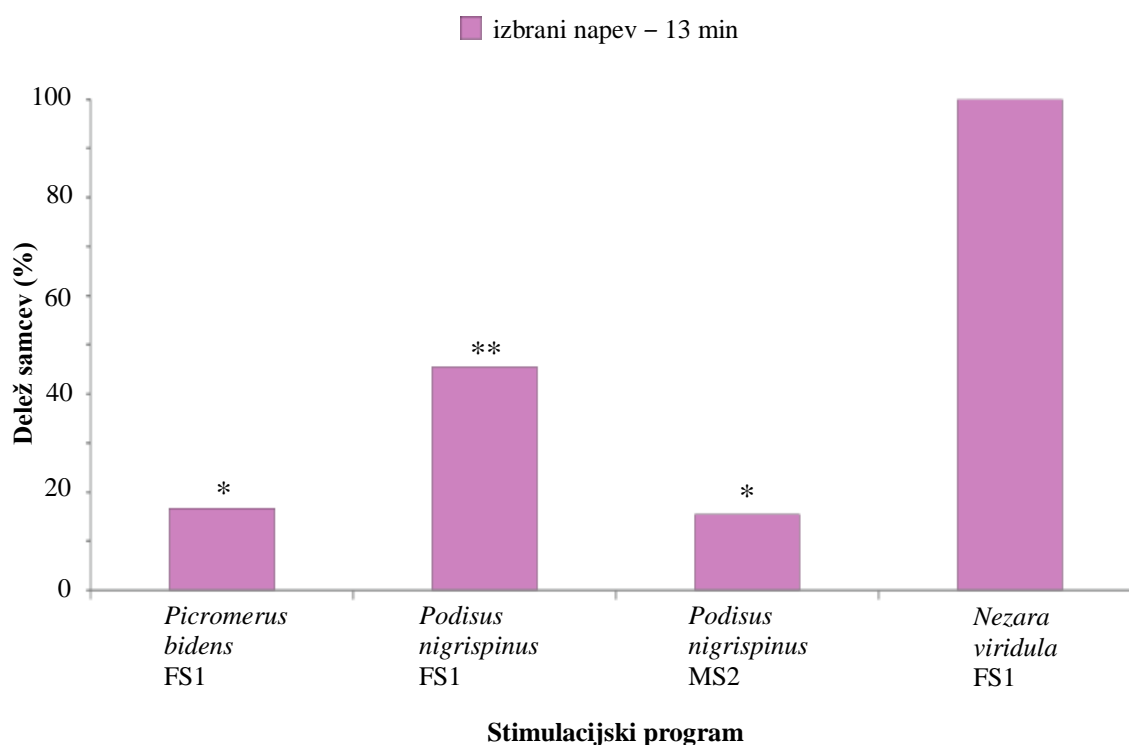
V kontroli je med 13-minutnim predvajanjem pozivnega napeva konspecifične samice prišlo do statistično značilnega povečanja deleža odzivnih samcev v primerjavi s T1 (Slika 20). Za razliko s T1, ko se ni oglasil noben samec (0/12), so med 13-minutnim segmentom signale MCrS oddajali vsi samci (0/12) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$).



Slika 20: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

Figure 20: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the plant stem

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (sivi stolpci), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (vijolični stolpci) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med sosednjima stolpcema (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=12$, izbrani napev – 13 min, $n=12$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=11$, izbrani napev – 13 min, $n=11$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=11$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=13$, izbrani napev – 13 min, $n=13$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=13$; *N. viridula* FS1: T1, $n=12$, izbrani napev – 13 min, $n=12$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=1$.



Slika 21: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

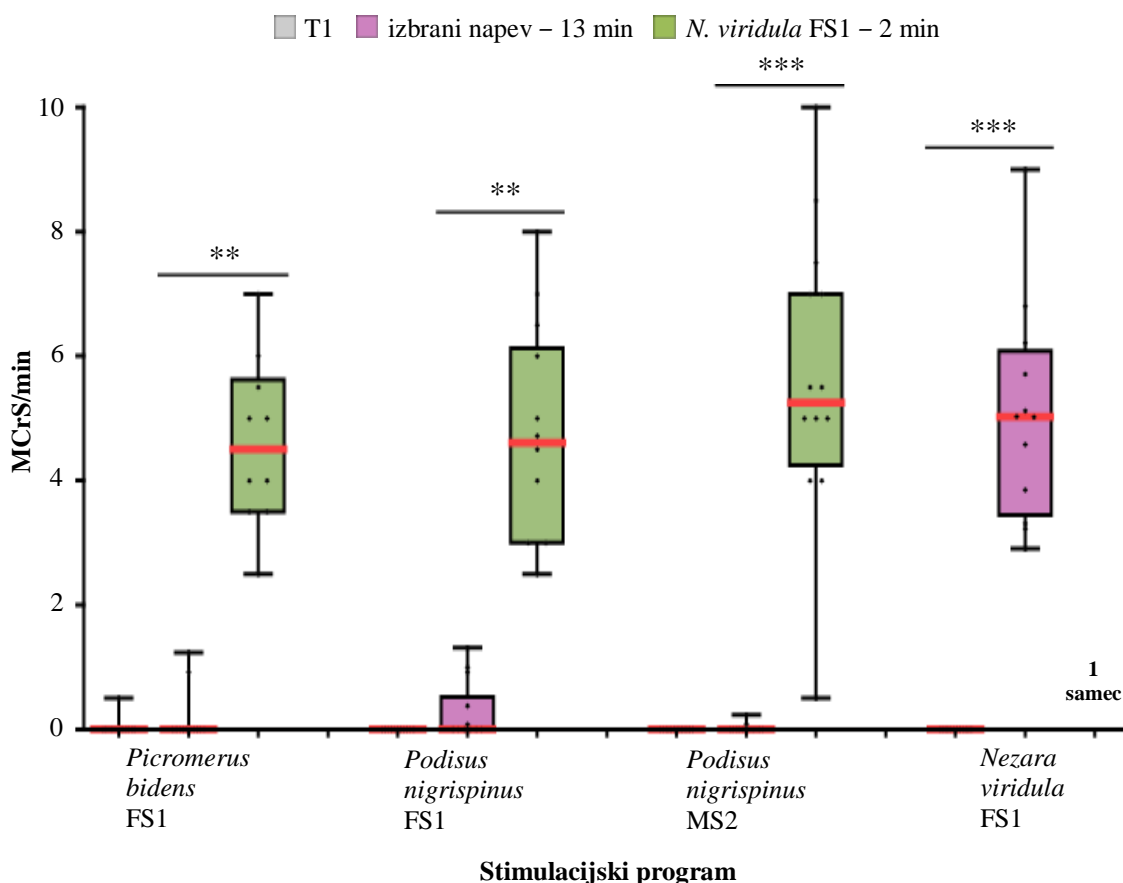
Figure 21: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the plant stem

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v 13-minutnem segmentu stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so se odzivali med posameznim heterospecifičnim napevom in napevom *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1, $n=11$; *P. nigrispinus* MS2, $n=13$; *N. viridula* FS1, $n=12$.

Analiza oddajanja signalov MCrS na rastlini je pokazala, da je frekvenca oddajanja v tišini na začetku razmeroma nizka, saj samci v tem času večinoma niso oddajali vibracijskih signalov (Sliki 19, 22). V celotnem poskusu je v T1 signale MCrS oddajal le en samec (1/12) in sicer v stimulacijskem programu z napevom *P. bidens* FS1 (Slika 19). Samec je oddal le en signal (Mediana=0 MCrS/min), frekvenca pa je bila statistično značilno nižja od frekvenca med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu tega stimulacijskega programa (Mediana=4,50 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$) (Slika 22, Tabela 4).

Majhno število signalov MCrS so samci oddajali tudi med 13-minutnim predvajanjem izbranih heterospecifičnih napevov (v vseh primerih je Mediana=0 MCrS/min) (Slika 22, Tabela 4). Medtem ko je bila frekvenca oddajanja v vseh primerih statistično značilno nižja tako od frekvenca med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 na koncu posameznega stimulacijskega programa (Mediana med 4,50 in 5,50 MCrS/min)

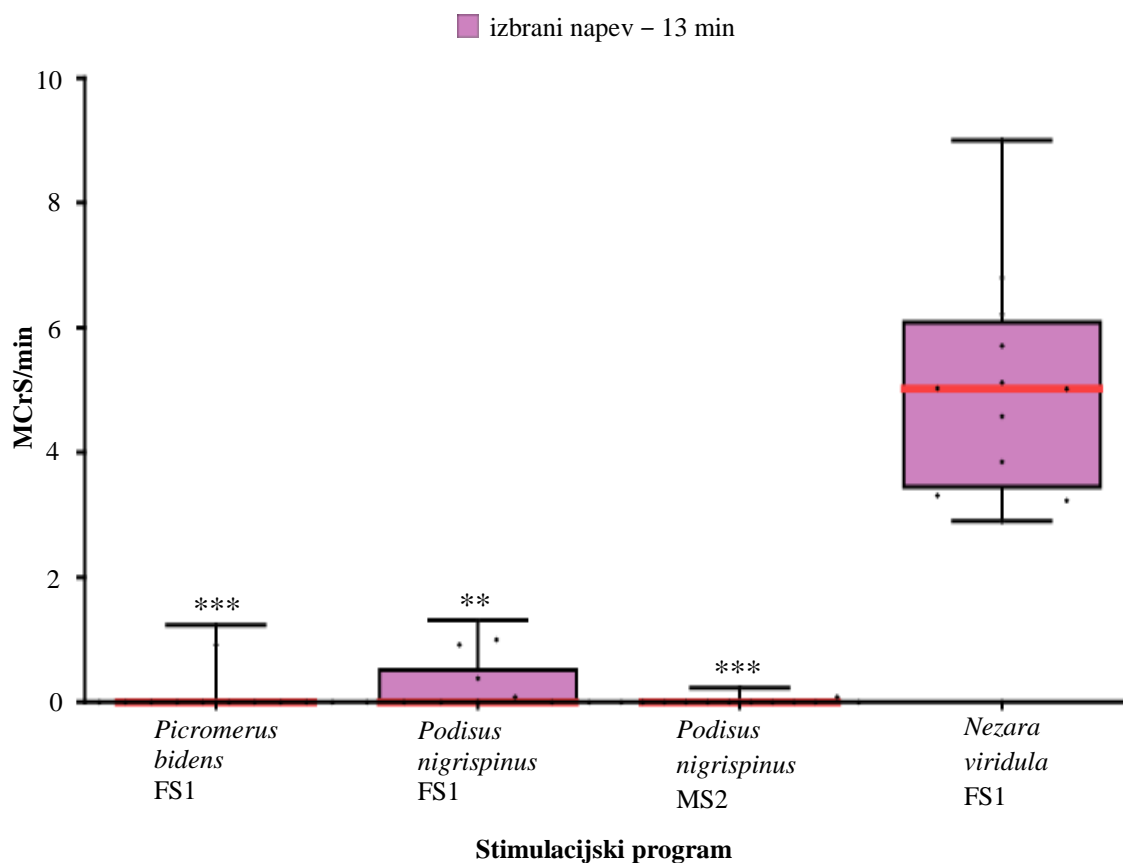
(Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$) (Slika 22, Tabela 4) kot tudi od frekvenca med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (Mediana=5,02 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$) (Slika 23, Tabela 4), pa analiza v nobenem primeru ni pokazala statistično značilnih razlik s frekvenco oddajanja signalov MCrS v T1 (Tabela, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P > 0,05$) (Slika 22, Tabela 4).



Slika 22: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

Figure 22: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant stem

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (prvi okvir z ročaji), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (drugi okvir z ročaji) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (tretji okvir z ročaji). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah med sosednjima okvirjema z ročaji (Wilcoxon-Mann-Whitney test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=12$, izbrani napev – 13 min, $n=12$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=11$, izbrani napev – 13 min, $n=11$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=11$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=13$, izbrani napev – 13 min, $n=13$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=13$; *N. viridula* FS1: T1, $n=12$, izbrani napev – 13 min, $n=12$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=1$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi P-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 4.

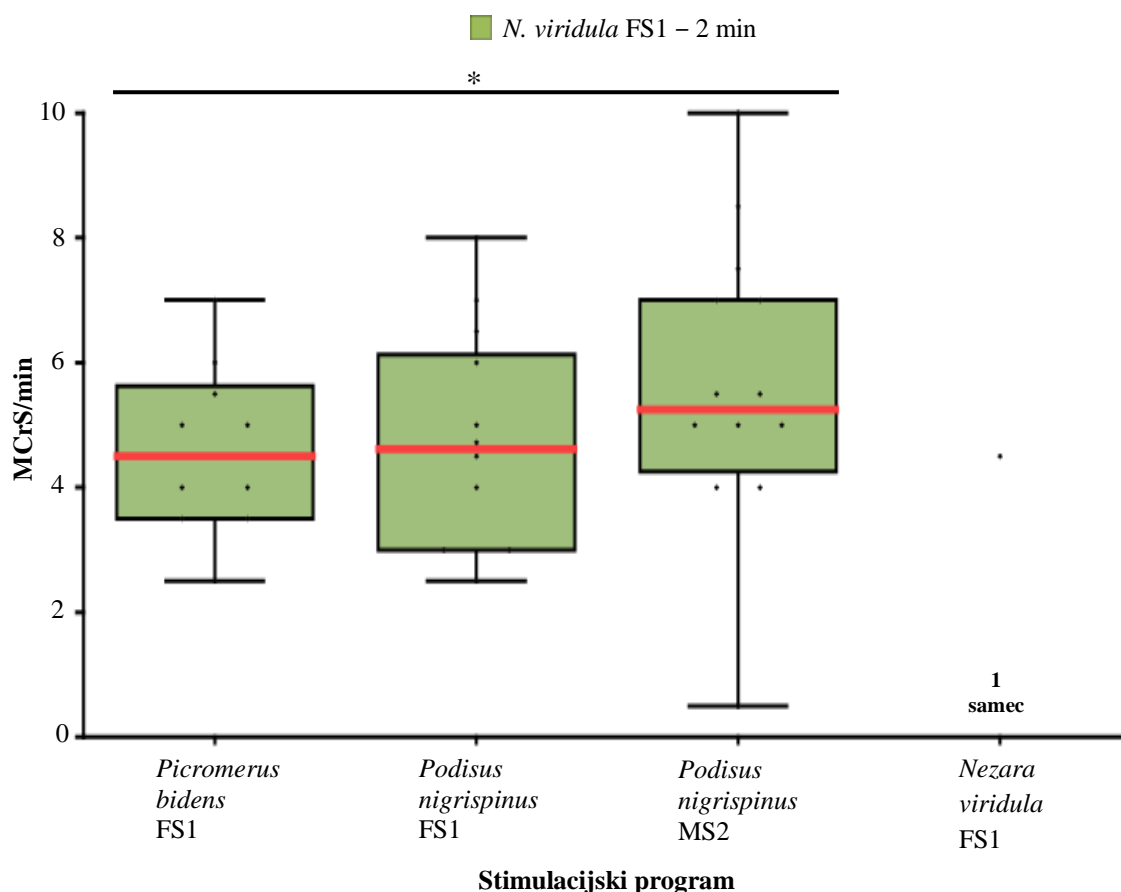


Slika 23: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

Figure 23: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant stem

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah med 13-minutnim predvajanjem posameznega heterospecifičnega napeva in napeva *N. viridula* FS1 (Wilcoxon-Mann-Whitney test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1, $n=11$; *P. nigrispinus* MS2, $n=13$; *N. viridula* FS1, $n=12$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi P-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 4.

Primerjava frekvence oddanih MCrS med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa (Mediana med 4,50 in 5,50 MCrS/min) je pokazala statistično značilno razliko v frekvencah med stimulacijskima programoma *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* MS2 (dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,05$).



Slika 24: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

Figure 24: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant stem

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdica nad stolpci označuje statistično značilno razliko v frekvencah med stimulacijskima programoma *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* MS2 (dvosmerni Studentov *t*-test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=10$; *P. nigrispinus* FS1, $n=11$; *P. nigrispinus* MS2, $n=13$; *N. viridula* FS1, $n=1$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi P-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 4.

Tabela 4: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so jih samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola**Table 4: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant stem**

V tabeli je frekvenca izražena kot število signalov MCrS na minuto (MCrS/min). Za vsak stimulacijski program smo analizirali frekvenco oddajanja MCrS v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku, med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1. V posameznem stimulacijskem programu smo primerjali frekvenco oddajanja v T1 s frekvenco oddajanja med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1, ki je sledilo ob koncu stimulacijskega programa, frekvenco oddajanja med 13-minutnim predvajanjem izbranega napeva pa s frekvencami v T1, med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 in s frekvenco med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli. Posamezni stimulacijski program smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Prikazane so mediane in P-vrednosti (dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test). n predstavlja število analiziranih samcev.

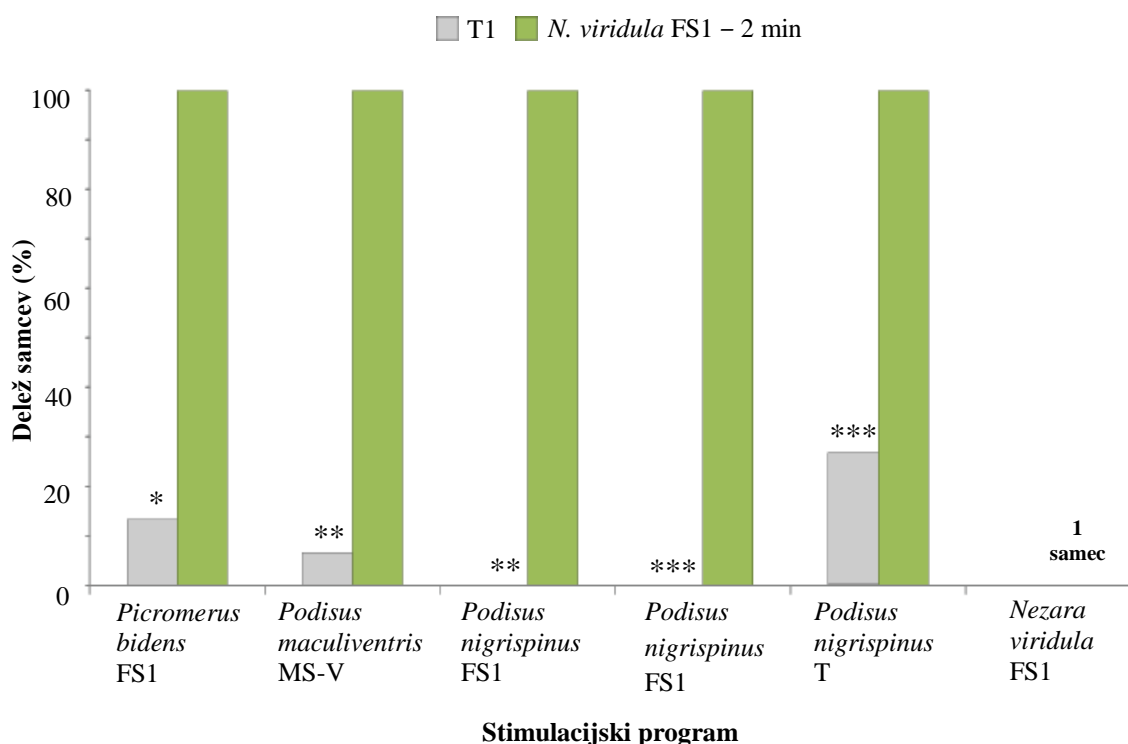
MCrS/min							
Stimulacijski program	T1		izbrani napev – 13 min				<i>N. viridula</i> FS1 – 2 min
	Mediana	P	Mediana	P	P	P	Mediana
		vs. <i>N. viridula</i> FS1 – 2 min		vs. T1	vs. <i>N. viridula</i> FS1 – 2 min	vs. <i>N. viridula</i> FS1 – 13 min	
<i>Picromerus bidens</i> FS1	0 (n=12)	0,006	0 (n=12)	0,371	0,006	0,000	4,50 (n=10)
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	0 (n=11)	0,004	0 (n=11)	0,059	0,001	0,004	4,72 (n=11)
<i>Podisus nigrispinus</i> MS2	0 (n=13)	0,002	0 (n=13)	0,371	0,0002	0,000	5,50 (n=13)
<i>Nezara viridula</i> FS1	0 (n=12)	–	5,02 (n=12)	0,000	–	–	4,50 (n=1)

4.1.3 Vibracijski odziv samcev *Nezara viridula* na stimulacijo na listu rastline

V tem delu poskusa smo registrirali vibracijske odzive samcev *N. viridula* na izbrane heterospecifične naravne napeve (*Picromerus bidens* FS1, *Podisus maculiventris* MS-V, *Podisus nigrispinus* FS1, *Podisus nigrispinus* MS2, *Podisus nigrispinus* T) in na napev samice lastne vrste (*Nezara viridula* FS1), ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola. Od vibracijskih signalov, ki so jih samci oddajali, so tako kot v prejšnjih dveh poskusih prevladovali signali MCrS, vmes pa so se občasno pojavljali različno dolgi vlaki signalov MCS. V T1 kontrolnega stimulacijskega programa je en samec (1/6) oddajal samo signale MCS.

Ko je stimulacija potekala na listu, so v kontroli vsi testirani samci razen enega (1/12) dosegli vir vibracij že med 13-minutnim predvajanjem pozivnega napeva samice lastne vrste. Edini samec, ki je bil izpostavljen 2-minutnemu predvajanju *N. viridula* FS1, na diagramih ni grafično predstavljen (Sliki 25, 26).

Delež samcev, ki so spontano oddajali vibracijske signale MCrS v tišini na začetku vsakega stimulacijskega programa, je bil nižji od 30 %, v večini primerov pa ni dosegel niti 15 % (Slika 25). Delež je bil statistično značilno nižji od deleža samcev, ki so oddajali MCrS med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu stimulacijskega programa. V T1 je signale MCrS oddajalo 13,33 % samcev (2/15) v stimulacijskem programu s *P. bidens* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$), 6,67 % samcev (1/15) v stimulacijskem programu s *P. maculiventris* MS-V (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$), 0,00 % samcev (0/15) v stimulacijskem programu s *P. nigrispinus* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$), 0,00 % samcev (0/7) v stimulacijskem programu s *P. nigrispinus* MS2 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,001$), 26,67 % samcev (4/15) v stimulacijskem programu s *P. nigrispinus* T (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,001$) in 0,00 % samcev (0/6) v kontroli.



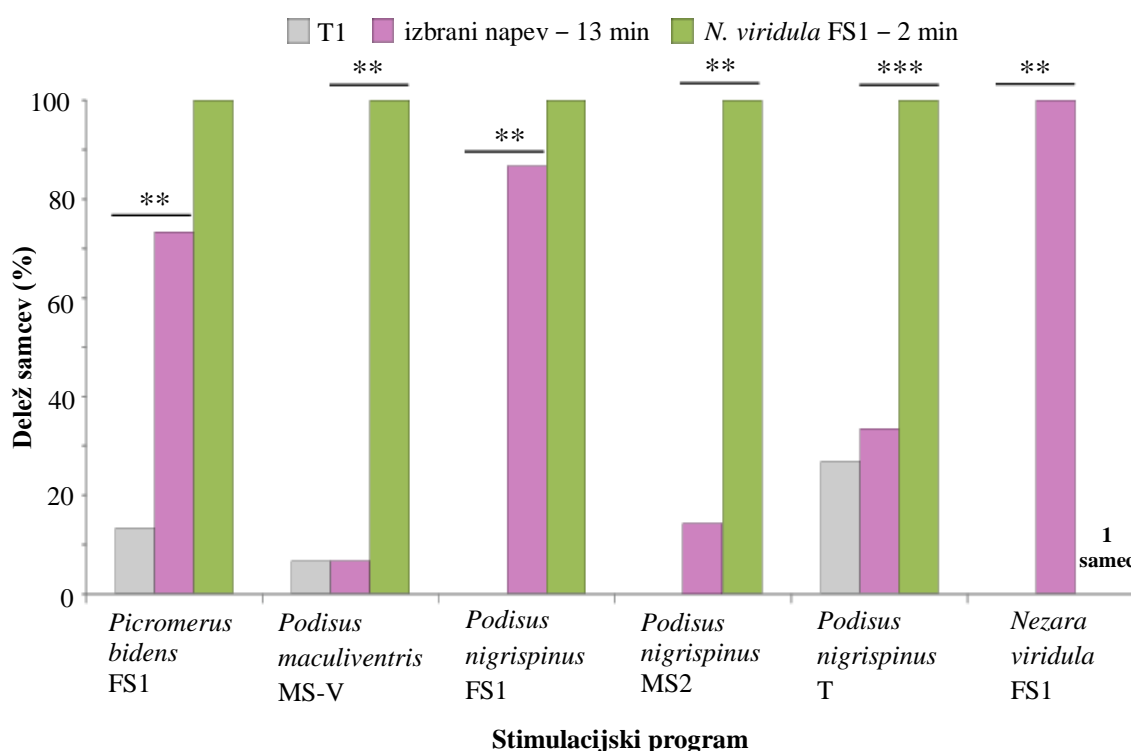
Slika 25: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

Figure 25: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the plant leaf

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v tišini na začetku stimulacijskega programa (sivi stolpci) in med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med T1 in 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. maculiventris* MS-V: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=7$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=7$; *P. nigrispinus* T: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *N. viridula* FS1: T1, $n=6$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=1$.

Primerljivo nizek kot med T1 je bil tudi delež samcev, ki so oddajali signale MCrS med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnih napevov *P. maculiventris* MS-V (6,67 %, 1/15), *P. nigrispinus* MS2 (14,29 %, 1/7) in *P. nigrispinus* T (33,33 %, 5/15) (Slika 26), statistična analiza deležev pa v nobenem primeru ni pokazala značilnih razlik (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$). V primerjavi z deležem samcev, ki so MCrS oddajali med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa, pa so bili deleži za vse tri napeve statistično značilno nižji (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$). Deleži so bili statistično značilno nižji tudi v primerjavi z deležem samcev, ki so MCrS oddajali med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (100,00 %, 6/6) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 27).

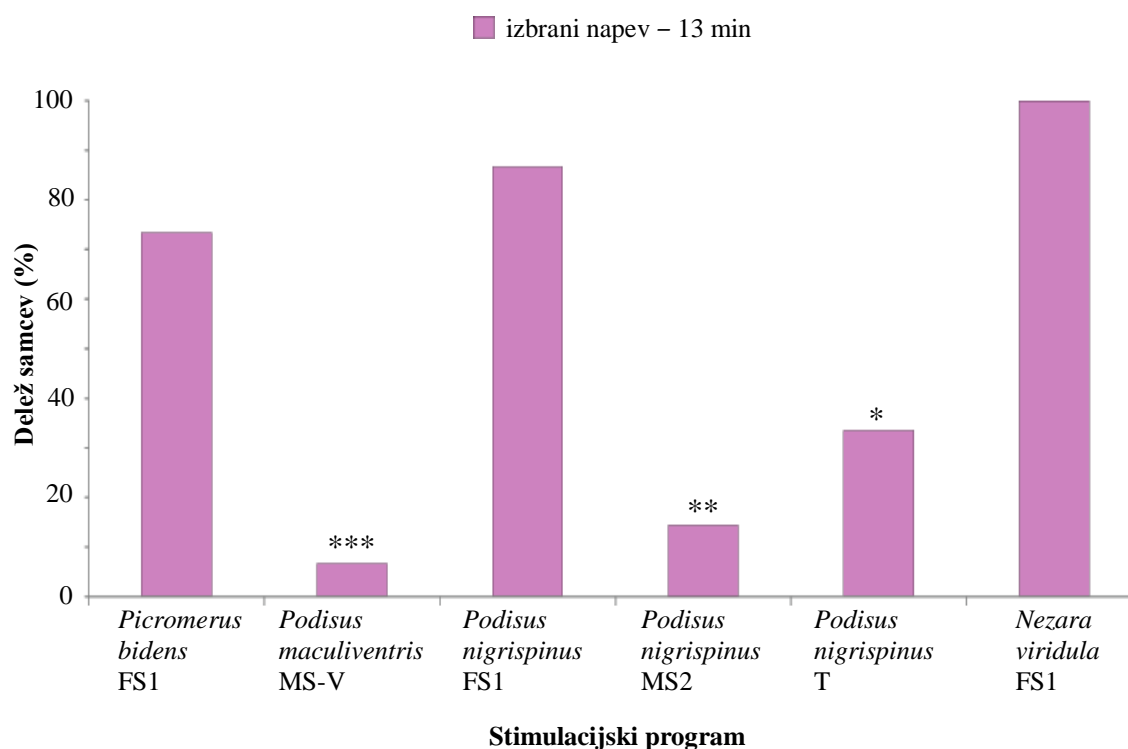
Med 13-minutnim predvajanjem napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 je signale MCrS oddajal statistično značilno večji delež samcev kot med tišino na začetku (Slika 26). Na napev *P. bidens* FS1 se je odzvalo 73,33 % samcev (11/15) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$), na napev *P. nigrispinus* FS1 pa 86,67 % samcev (13/15) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$). V primeru obeh heterospecifičnih napevov delež odzivnih samcev ni bil statistično značilno različen niti od deleža samcev, ki so oddajali MCrS med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 26), niti od deleža samcev, ki so MCrS signale oddajali med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 27).



Slika 26: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

Figure 26: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the plant leaf

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (sivi stolpci), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (vijolični stolpci) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med sosednjima stolpcema (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. maculiventris* MS-V: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=7$, izbrani napev - 13 min, $n=7$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=7$; *P. nigrispinus* T: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *N. viridula* FS1: T1, $n=6$, izbrani napev - 13 min, $n=6$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=1$.



Slika 27: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

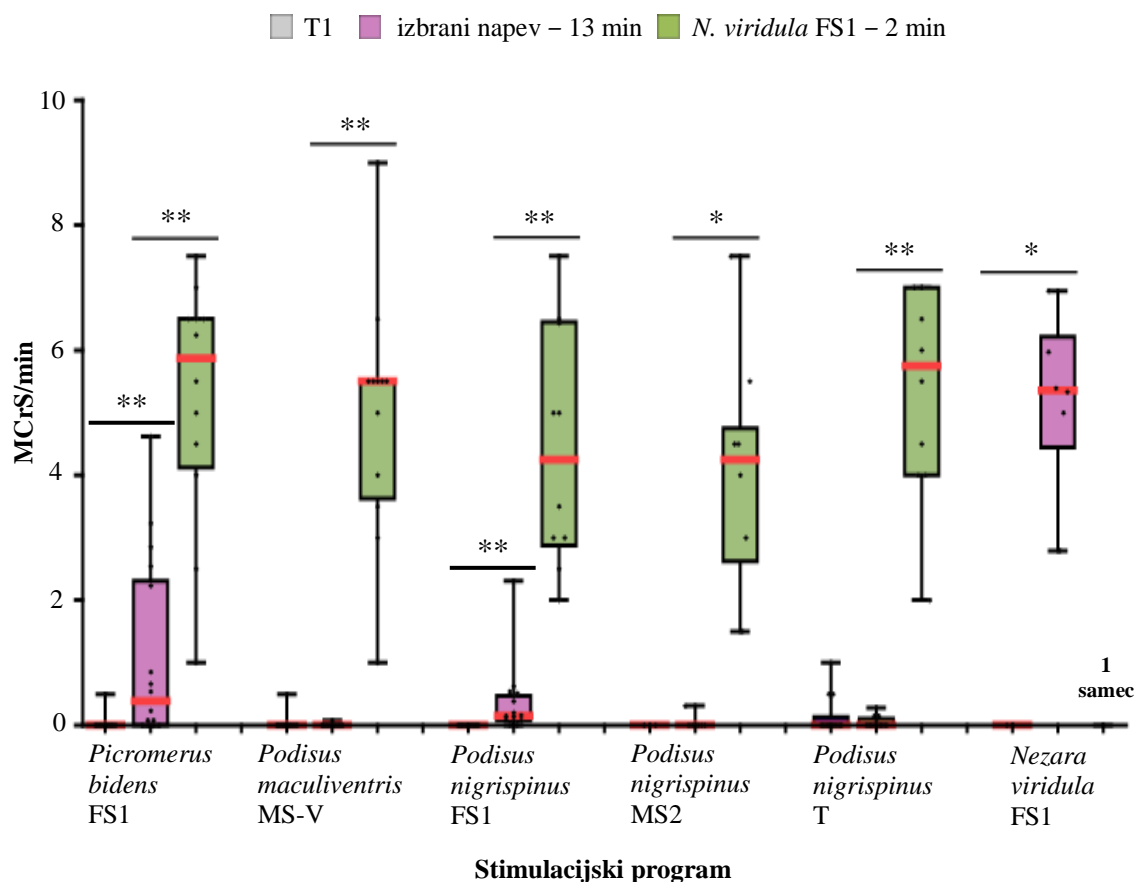
Figure 27: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on the plant leaf

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev v 13-minutnem segmentu stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so se odzivali med posameznim heterospecifičnim napevom in napevom *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2, $n=7$; *P. nigrispinus* T, $n=15$; *N. viridula* FS1, $n=6$.

Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS v T1 je bila za vse stimulacijske programe zelo nizka (v vseh primerih je Mediana=0 MCrS/min) in statistično značilno nižja od frekvence oddajanja MCrS med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa (vrednosti Mediane med 4,25 in 6,00 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$) (Slika 28, Tabela 5).

Majhno število signalov MCrS so samci oddajali tudi med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnih napevov *P. maculiventris* MS-V, *P. nigrispinus* MS2 in *P. nigrispinus* T (v vseh primerih Mediana=0 MCrS/min) (Slika 28, Tabela 5). Ta frekvenca je bila statistično značilno različna tako od frekvence oddajanja MCrS med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa (vrednosti Mediane med 4,50 in 5,75 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$) (Slika 28, Tabela 5) kot tudi od frekvence med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1

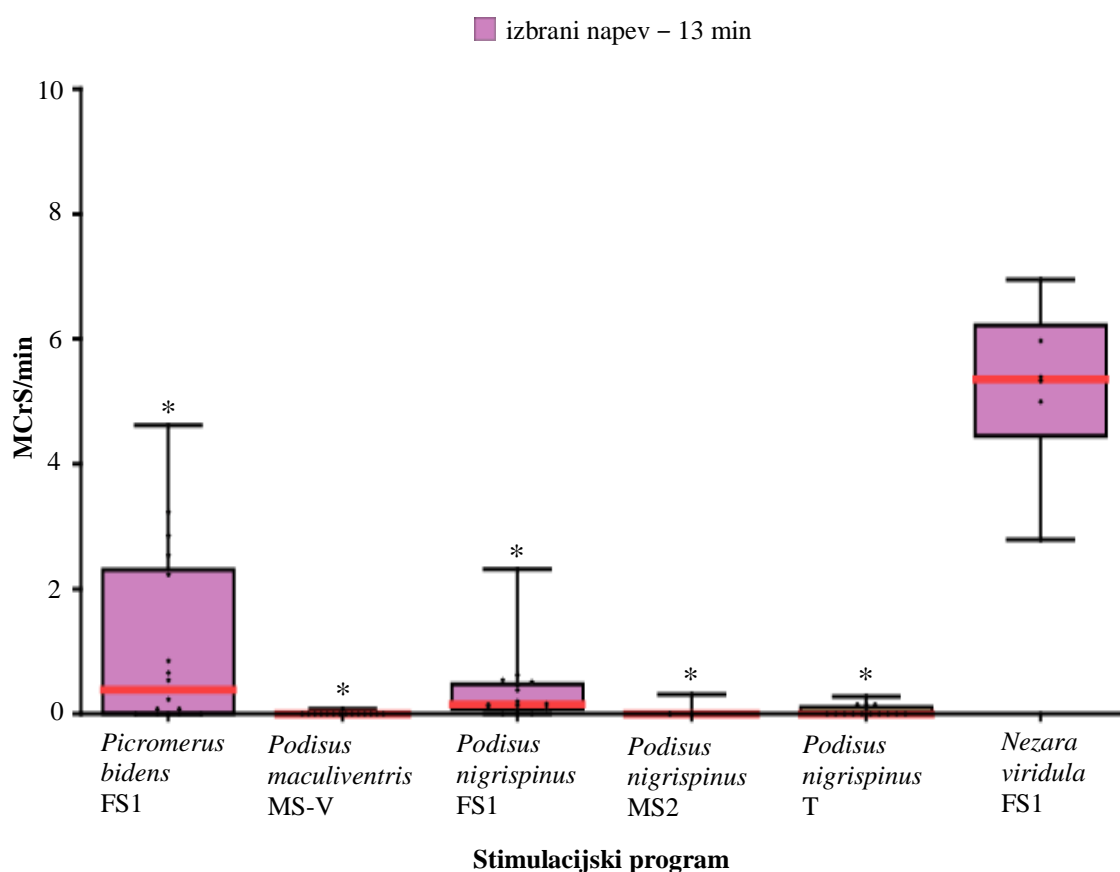
v kontroli (Mediana=5,36 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,05$) (Slika 29, Tabela 5). Med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnih napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 in v kontroli je bila frekvenca oddajanja signalov MCrS statistično značilno višja od frekvence v predhodni tišini (Slika 28, Tabela 5). Mediana frekvence med predvajanjem napeva *P. bidens* FS1 je bila 0,54 MCrS/min (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,01$), med predvajanjem napeva *P. nigrispinus* FS1 0,16 MCrS/min (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,01$) in med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 5,36 MCrS/min (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,05$). Med predvajanjem napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 je bila ta frekvenca statistično značilno nižja tako od frekvence oddajanja MCrS med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,01$) (Slika 28, Tabela 5) kot tudi od frekvence oddajanja med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,05$) (Slika 29, Tabela 5).



Slika 28: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

Figure 28: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant leaf

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (prvi okvir z ročaji), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (drugi okvir z ročaji) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (tretji okvir z ročaji). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah med sosednjima okvirjema z ročaji (Wilcoxon-Mann-Whitney test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=15$, izbrani napev – 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=12$; *P. maculiventris* MS-V: T1, $n=15$, izbrani napev – 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=15$, izbrani napev – 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=7$, izbrani napev – 13 min, $n=7$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=7$; *P. nigrispinus* T: T1, $n=15$, izbrani napev – 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=10$; *N. viridula* FS1: T1, $n=6$, izbrani napev – 13 min, $n=6$, *N. viridula* FS1 – 2 min, $n=1$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi P-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 5.

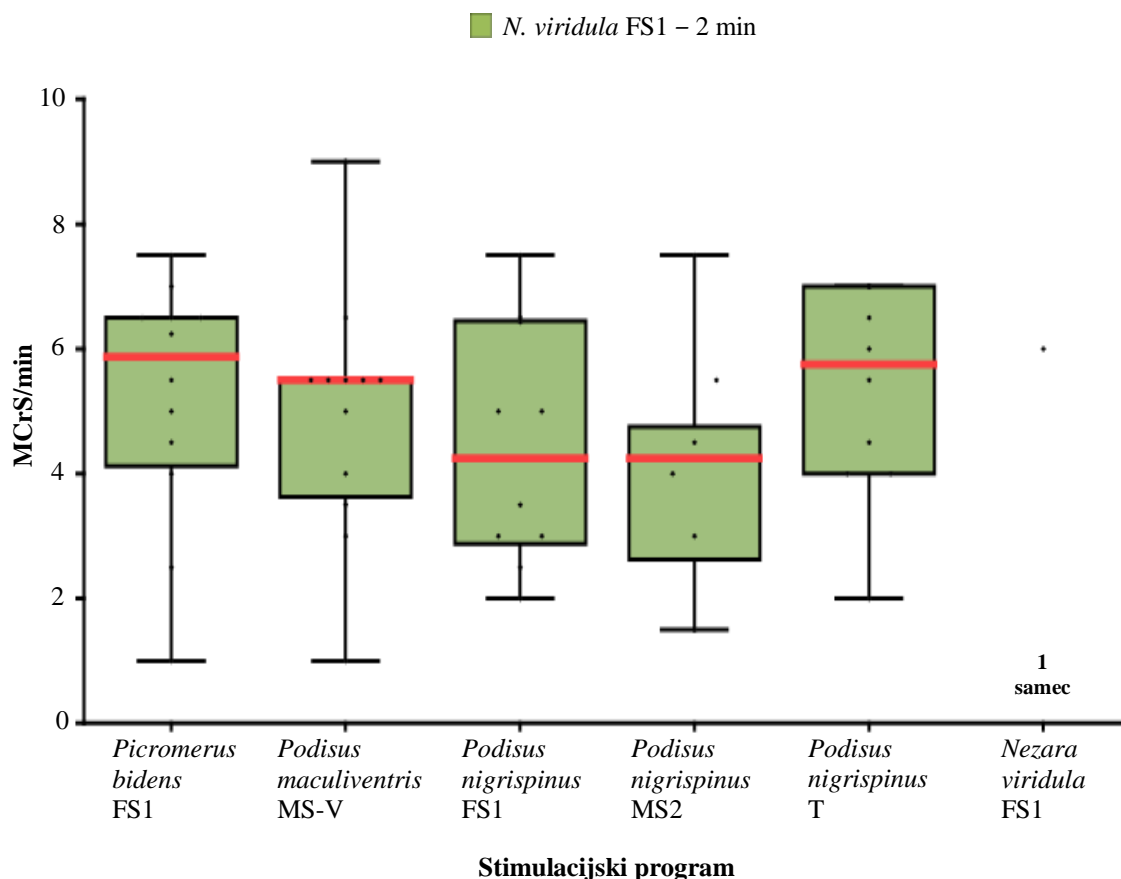


Slika 29: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

Figure 29: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant leaf

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah med 13-minutnim predvajanjem posameznega heterospecifičnega napeva in napeva *N. viridula* FS1 (Wilcoxon-Mann-Whitney test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2, $n=7$; *P. nigrispinus* T, $n=15$; *N. viridula* FS1, $n=6$. Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi P-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 5.

Primerjava števila oddanih MCrS na minuto med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa (Mediana med 4,25 in 6,00 MCrS/min) ni pokazala statistično značilnih razlik med posameznimi stimulacijskimi programi (dvosmerni Studentov *t*-test, $P > 0,05$).



Slika 30: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

Figure 30: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant leaf

Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali (dvosmerni Studentov *t*-test: $P > 0,05$). Natančne vrednosti in statistična značilnost razlik s pripadajočimi *P*-vrednostmi so predstavljene v Tabeli 5. *P. bidens* FS1, $n=12$; *P. maculiventris* MS-V, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1, $n=10$; *P. nigrispinus* MS2, $n=7$; *P. nigrispinus* T, $n=10$; *N. viridula* FS1, $n=1$.

Tabela 5: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so jih samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola**Table 5: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on the plant leaf**

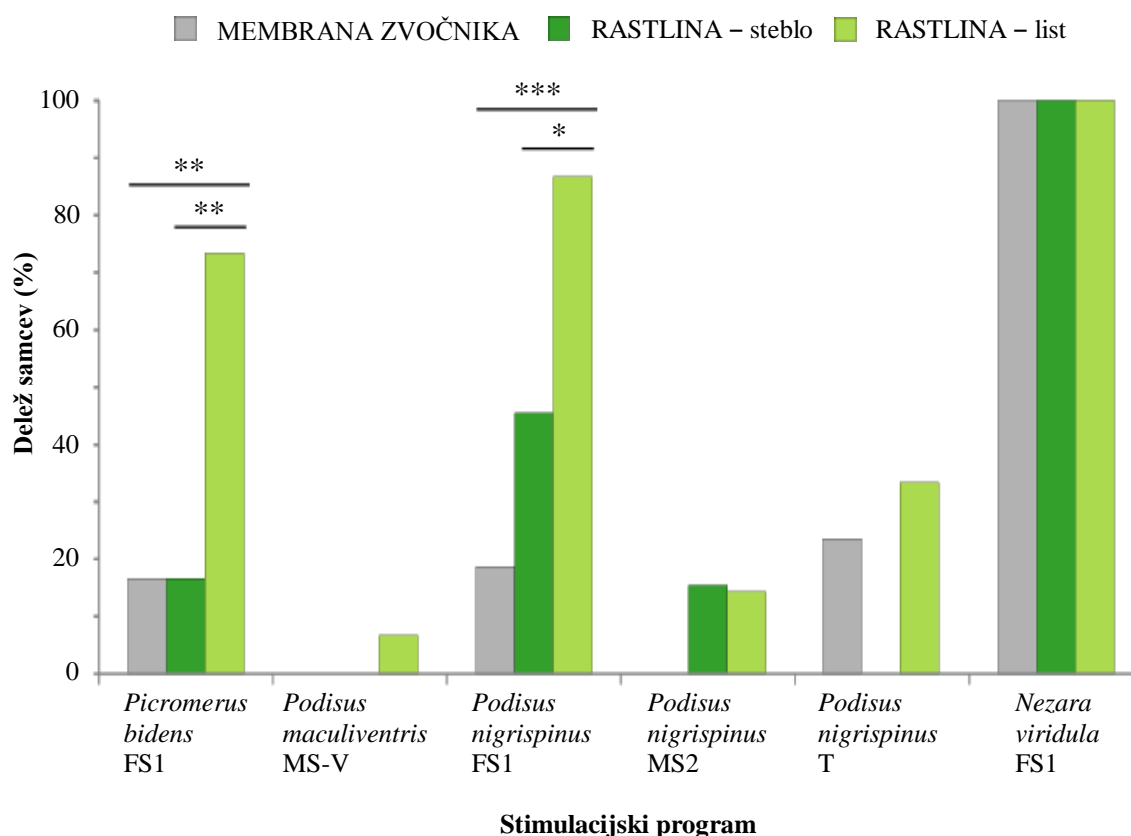
V tabeli je frekvenca izražena kot število signalov MCrS na minuto (MCrS/min). Za vsak stimulacijski program smo analizirali frekvenco oddajanja MCrS v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku, med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1. V posameznem stimulacijskem programu smo primerjali frekvenco oddajanja v T1 s frekvenco oddajanja med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1, ki je sledilo ob koncu stimulacijskega programa, frekvenco oddajanja med 13-minutnim predvajanjem izbranega napeva pa s frekvencami v T1, med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 in s frekvenco med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli. Posamezni stimulacijski program smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Prikazane so mediane in P-vrednosti (dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test). n predstavlja število analiziranih samcev.

MCrS/min							
Stimulacijski program	T1		izbrani napev – 13 min				N. <i>viridula</i> FS1 – 2 min
	Mediana	P	Mediana	P	P	P	
<i>Picromerus bidens</i> FS1	0 (n=15)	0,003	0,54 (n=15)	0,009	0,001	0,031	5,87 (n=12)
<i>Podisus maculiventris</i> MS-V	0 (n=15)	0,002	0 (n=15)	1,000	0,002	0,031	5,50 (n=12)
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1	0 (n=15)	0,006	0,16 (n=15)	0,002	0,006	0,031	4,25 (n=10)
<i>Podisus nigrispinus</i> MS2	0 (n=7)	0,022	0 (n=7)	1,000	0,022	0,031	4,50 (n=7)
<i>Podisus nigrispinus</i> T	0 (n=15)	0,006	0 (n=15)	0,292	0,006	0,031	5,75 (n=10)
<i>Nezara viridula</i> FS1	0 (n=6)	–	5,36 (n=6)	0,031	–	–	6,00 (n=1)

Primerjava deležev samcev, ki so oddajali signale MCrS v 13-minutnem segmentu posameznega stimulacijskega programa, na različnih podlagah je pokazala, da se je med predvajanjem napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 na list rastline odzivalo statistično značilno več samcev kot med predvajanjem teh napevov na membrano zvočnika ali na steblo rastline (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 31).

Frekvenca oddajanja signalov MCrS v 13-minutnem segmentu se med posameznimi podlagami večinoma ni statistično značilno razlikovala (Slika 32). Statistično značilna razlika se je pojavila samo v primeru napeva *P. bidens* FS1, kjer je bila frekvenca v primeru predvajanja stimulacijskega programa na list rastline (Me=0,54 MCrS/min) statistično značilno višja od frekvence v primeru predvajanja na membrano zvočnika (Me=0,00 MCrS/min) (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).

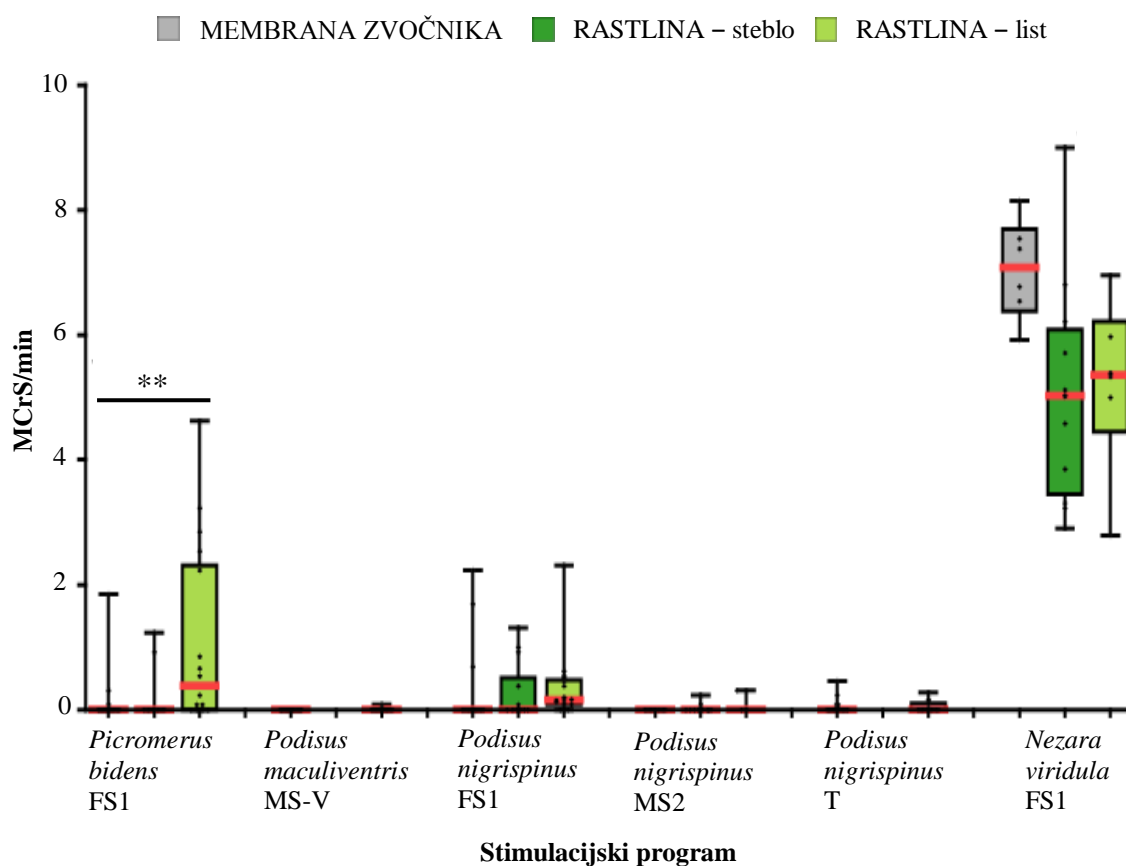
Med 13-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 na membrano zvočnika je bila frekvenca oddajanja signalov MCrS (Me=7,08 MCrS/min) (Tabela 3) višja, kot v primeru predvajanja stimulacijskega programa na steblo (Me=5,02 MCrS/min) (Tabela 4) ali na list rastline (Me=5,36 MCrS/min) (Tabela 5), vendar statistična analiza ni pokazala značilnih razlik (dvosmerni Studentov *t*-test, $P > 0,05$) (Slika 32).



Slika 31: Delež samcev, ki so se odzivali z oddajanjem vibracijskih signalov MCrS, ko smo stimulacijske programe predvajali na različne vrste podlage

Figure 31: Percentage of males emitting MCrS vibrational signals during stimulation on different substrates

Na sliki so prikazani deleži odzivnih samcev med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste na membrano zvočnika (sivi stolpci), na steblo rastline fižola (temno zeleni stolpci) in na list rastline fižola (svetlo zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Stimulacijskih programov *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T na steblo rastline nismo predvajali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: membrana zvočnika, $n=18$, rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V: membrana zvočnika, $n=18$, rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1: membrana zvočnika, $n=16$, rastlina – steblo, $n=11$, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2: membrana zvočnika, $n=11$, rastlina – steblo, $n=13$, rastlina – list, $n=7$; *P. nigrispinus* T: membrana zvočnika, $n=17$, rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *N. viridula* FS1: membrana zvočnika, $n=6$, rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=6$.



Slika 32: Frekvenca oddajanja vibracijskih signalov MCrS, ki so ji samci oddajali, ko smo stimulacijske programe predvajali na različne vrste podlage

Figure 32: Frequency of emitted MCrS vibrational signals during stimulation on different substrates

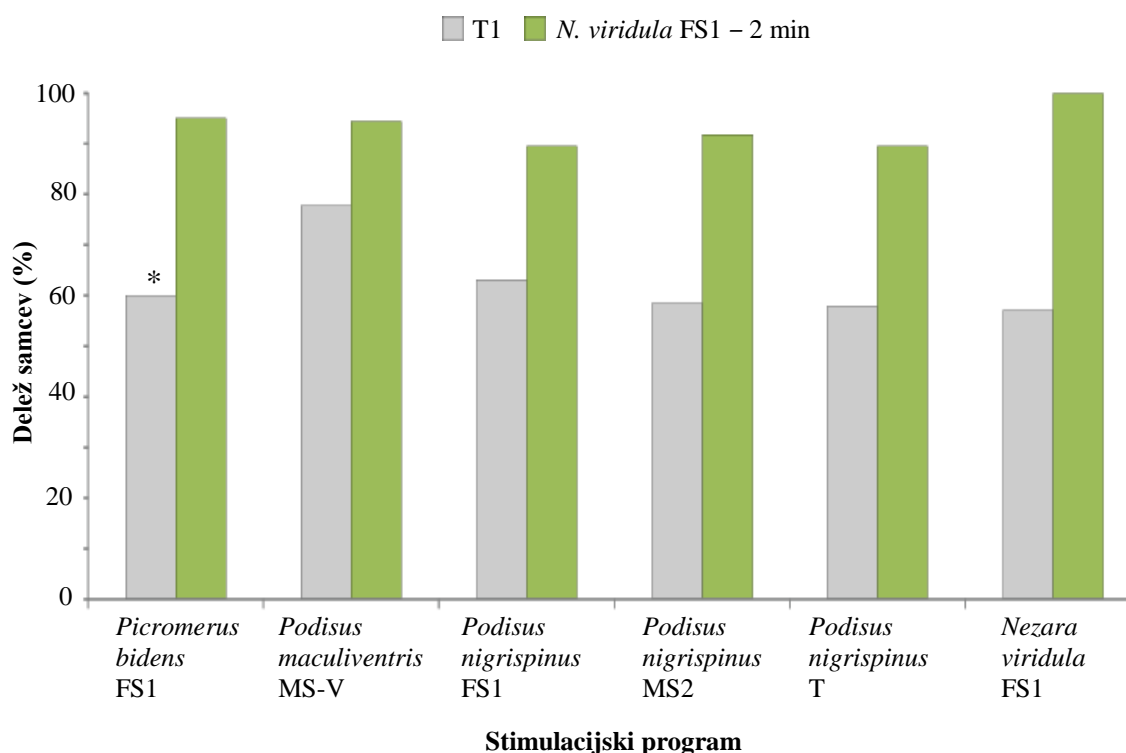
Na sliki je prikazano število signalov MCrS na minuto (MCrS/min) med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste na membrano zvočnika (sivi okvirji z ročaji), na steblo rastline fižola (temno zeleni okvirji z ročaji) in na list rastline fižola (svetlo zeleni okvirji z ročaji). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Zvezdice nad okvirji z ročaji označujejo statistično značilne razlike v deležih (Wilcoxon-Mann-Whitney test in dvosmerni Studentov *t*-test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: membrana zvočnika, $n=18$, rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V: membrana zvočnika, $n=18$, rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1: membrana zvočnika, $n=16$, rastlina – steblo, $n=11$, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2: membrana zvočnika, $n=11$, rastlina – steblo, $n=13$, rastlina – list, $n=7$; *P. nigrispinus* T: membrana zvočnika, $n=17$, rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *N. viridula* FS1: membrana zvočnika, $n=6$, rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=6$.

4.1.4 Premikanje samcev *Nezara viridula*

Ko smo samca položili na podlago in sprožili predvajanje stimulacijskega programa (T1), je samec bodisi obmiroval, ali pa se je po podlagi bolj ali manj intenzivno premikal. Po intenzivnem premikanju na začetku so se samci navadno umirili ali popolnoma obmirovali, čemur je občasno sledilo ponovno premikanje. Premikanje v T1 je bilo neusmerjeno. Na rastlini smo pogosto opazili pozitivno fototaksično in negativno gravitropično premikanje samcev, nekateri samci pa so izbrali pot po stebelu navzdol. Med predvajanjem posameznih stimulacijskih programov v segmentih brez predvajanja vibracij (T1, T2 in T3) in med predvajanjem heterospecifičnih napevov na nobeni podlagi nismo opazili razlik v načinu premikanja. Se je pa v vseh primerih med predvajanjem pozivnega napeva samice lastne vrste, *N. viridula* FS1, tako na membrani zvočnika kot na rastlini pojavilo stereotipno iskalno vedenje. V analizi smo upoštevali vse samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa.

4.1.4.1 Premikanje samcev med stimulacijo na zvočniku

Ko smo stimulacijski program predvajali neposredno na membrano zvočnika, delež samcev, ki so se premikali v tišini na začetku, večinoma ni bil statistično značilno različen od deleža samcev, ki so se premikali med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ob koncu stimulacijskega programa (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 33). V posameznih stimulacijskih programih se je v začetnem delu stimulacije, ko na membrano nismo predvajali nobenih vibracij, premikalo med 57,14 % (4/7) in 77,78 % (14/18) vseh samcev, med 2-minutnim predvajanjem napeva konspecifične samice pa med 89,47 % (17/19) in 100,00 % (7/7). Statistično značilno manj samcev kot med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 se je v T1 premikalo le v stimulacijskem programu s heterospecifičnim napevom *P. bidens* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$). Delež samcev, ki so se premikali v T1, je bil 60,00 % (12/20), tistih, ki so se premikali med napevom *N. viridula* FS1 pa 95,00 % (19/20). Kljub temu, da v večini primerov razlika v deležih med T1 in 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ni bila statistično značilna, pa je bila očitna razlika v načinu premikanja. Ko na podlago nismo predvajali nobenih vibracij, je bilo premikanje samcev neusmerjeno, med predvajanjem pozivnega napeva samice lastne vrste pa se je vedno pojavilo izrazito iskalno vedenje. Samci so se intenzivno premikali v ritmu samičinih signalov in oddajali lastne vibracijske signale. Med trajanjem signala FS1 so obmirovali, v pavzah med signali pa so se intenzivno premikali in oddajali signale.



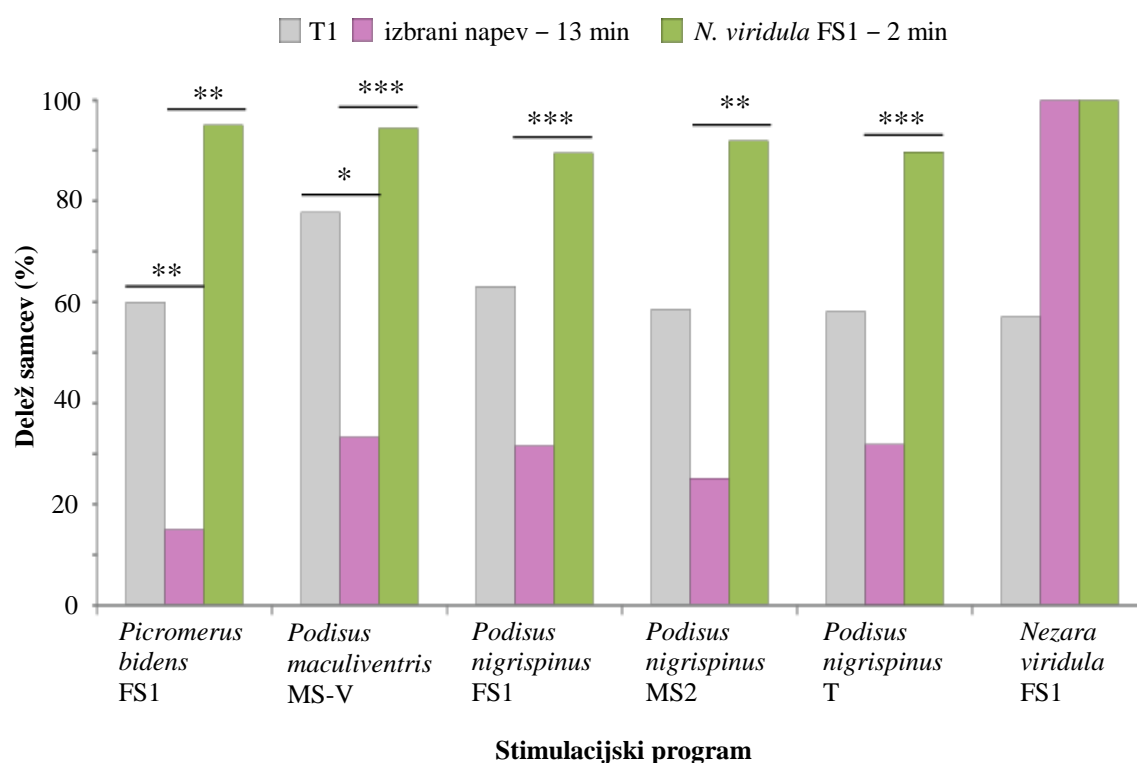
Slika 33: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 33: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the loudspeaker membrane

Na sliki so prikazani deleži samcev v tišini na začetku stimulacijskega programa (sivi stolpci) in med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med T1 in 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=20$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=19$; *P. nigrispinus* MS2, $n=12$; *P. nigrispinus* T, $n=19$; *N. viridula* FS1, $n=7$.

Delež samcev, ki so se premikali v 13-minutnem segmentu stimulacijskih programov *P. nigrispinus* FS1, *P. nigrispinus* MS2 in *P. nigrispinus* T (25,00 % (3/12) – 31,58 % (6/19)) in *N. viridula* FS1 v kontroli (100,00 %, 7/7), ni bil statistično značilno različen od deleža samcev, ki so se premikali v T1 teh stimulacijskih programov (57,14 % (4/7) – 63,16 % (12/19)) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 34). Statistično značilno manj samcev kot v tišini na začetku se je premikalo v 13-minutnem segmentu stimulacijskih programov *P. bidens* FS1 (15,00 %, 3/20) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$) in *P. maculiventris* MS-V (33,33 %, 6/18) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 34).

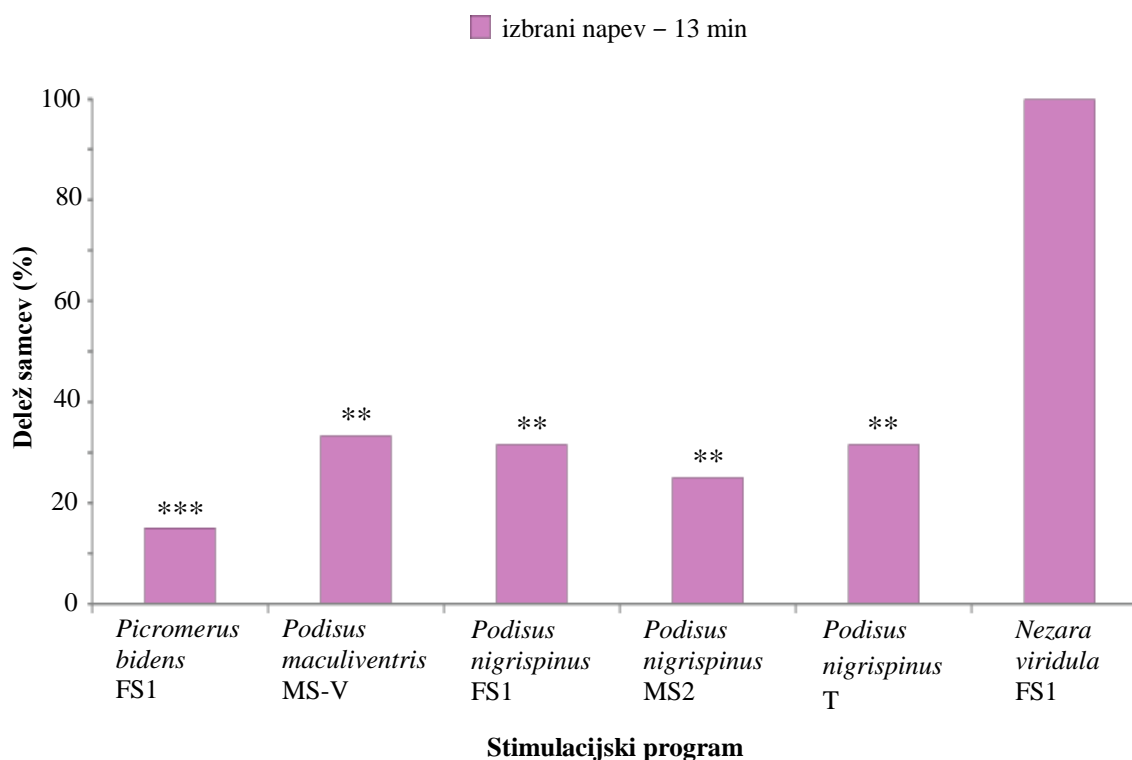
V vseh primerih 13-minutnega predvajanja heterospecifičnih napevov je bil delež samcev, ki so se premikali (15,00 % (3/19) – 33,33 % (6/19)), statistično značilno nižji od deleža samcev, ki so se premikali med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (89,47 % (17/19) – 95,00 % (19/20)) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$) (Slika 34), in tudi od deleža tistih, ki so se premikali med 13-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 v kontroli (100,00 %, 7/7) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,01$) (Slika 35). Poleg statistično značilnih razlik v deležih je bila očitna tudi razlika v načinu premikanja, saj se je med predvajanjem pozivnega napeva konspecifične samice v vseh primerih pojavilo izrazito iskalno vedenje, ki ga v nobenem primeru nismo opazili med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnega napeva.



Slika 34: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 34: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the loudspeaker membrane

Na sliki so prikazani deleži samcev v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (sivi stolpci), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (vijolični stolpci) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med sosednjima stolpcema (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=20$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=19$; *P. nigrispinus* MS2, $n=12$; *P. nigrispinus* T, $n=19$; *N. viridula* FS1, $n=7$.



Slika 35: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika

Figure 35: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the loudspeaker membrane

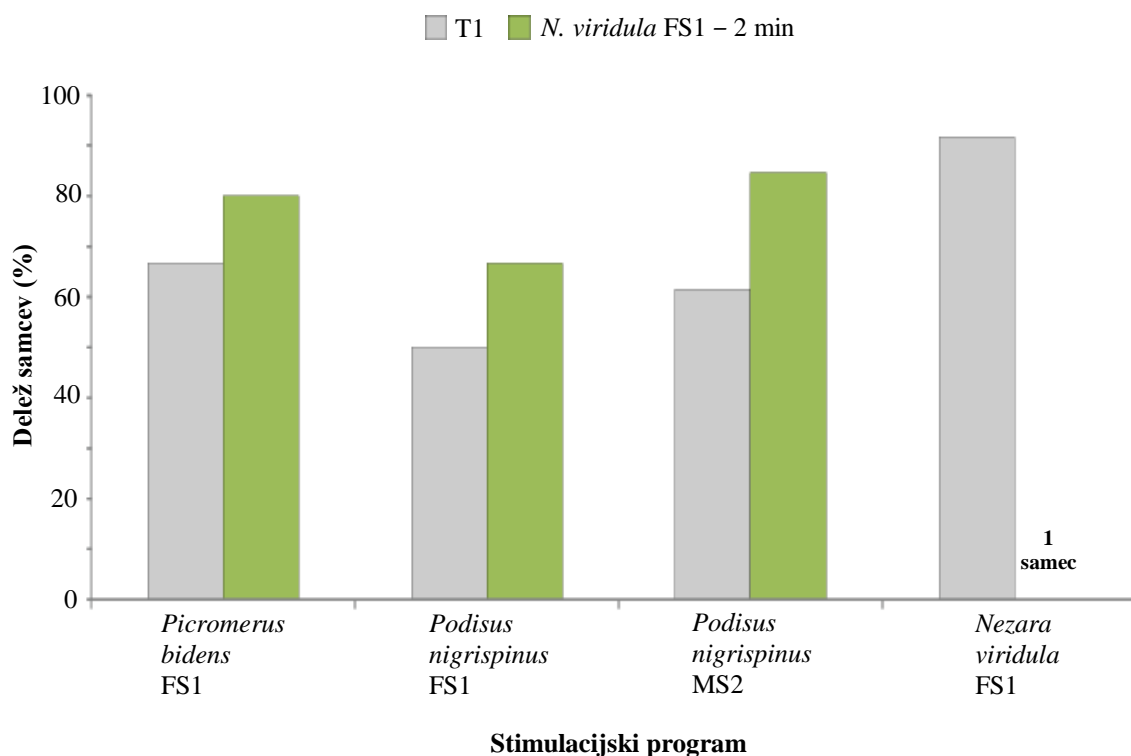
Na sliki so prikazani deleži samcev v 13-minutnem segmentu stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so se premikali med posameznim heterospecifičnim napevom in napevom *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=20$; *P. maculiventris* MS-V, $n=18$; *P. nigrispinus* FS1, $n=19$; *P. nigrispinus* MS2, $n=12$; *P. nigrispinus* T, $n=19$; *N. viridula* FS1, $n=7$.

4.1.4.2 Premikanje samcev med stimulacijo na steblo rastline

Na steblo rastline smo predvajali stimulacijske programe z napevi *P. bidens* FS1, *P. nigrispinus* FS1, *P. nigrispinus* MS2 in kontrolni stimulacijski program, kjer je bil izbrani napev pozivni napev samice *N. viridula*. V kontroli so vsi samci razen enega (1/12) dosegli vzbujevalno glavo že med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1. Ko je samec dosegel vibracije in na njem ostal vsaj 1 minuto, smo poskus zaključili.

V tišini na začetku posameznega stimulacijskega programa se je v vseh primerih premikala vsaj polovica vseh samcev (50,00 % (6/12) – 91,67 % (11/12)) (Slika 36), premikanje pa je bilo neusmerjeno, negativno gravitropično in/ali pozitivno fototaksično, nekateri samci so izbrali pot po steblo navzdol.

Primerjava deleža samcev, ki so se premikali v T1, z deležem tistih, ki so se premikali med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1, ki je sledil ob koncu vsakega stimulacijskega programa, (66,67 % (8/12) – 84,62 % (11/13)), v nobenem primeru ni pokazala statistično značilnih razlik (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 36). Kljub odsotnosti razlik v deležih, pa smo, tako kot na membrani zvočnika, opazili očitno razliko v načinu premikanja. Med predvajanjem pozivnega napeva samice lastne vrste se je namreč pojavilo izrazito iskalno vedenje z usmerjenim gibanjem proti viru vibracij in ustavljanjem na križiščih (mesta izračanja stranskih listov) z določanjem smeri.



Slika 36: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola.

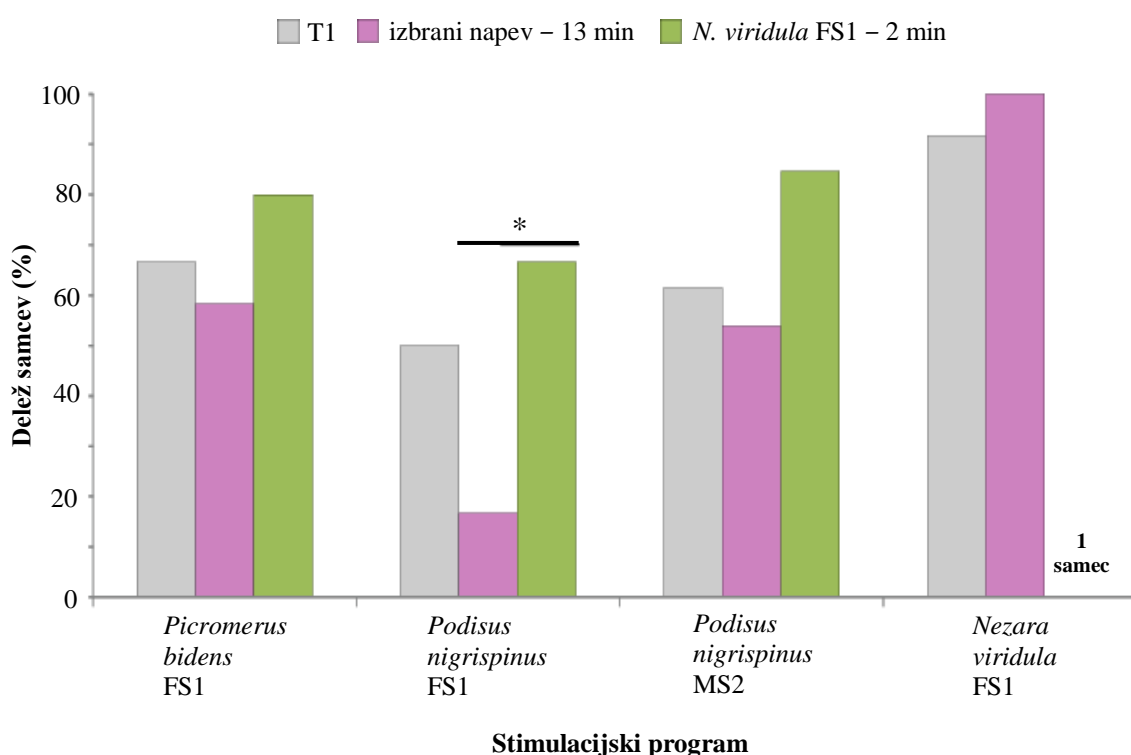
Figure 36: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the plant stem.

Na sliki so prikazani deleži samcev v tišini na začetku stimulacijskega programa (sivi stolpci) in med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa (Fisherjev eksaktni test za števila: $P > 0,05$). *P. bidens* FS1: T1, $n=12$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=12$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=13$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=13$; *N. viridula* FS1: T1, $n=12$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=1$.

Delež samcev, ki so se premikali med 13-minutnim segmentom stimulacijskega programa, ni bil statistično značilno različen od deleža samcev, ki so se premikali v predhodni T1, niti v primeru heterospecifičnih napevov *P. bidens* FS1 (58,33 %, 7/12), *P. nigrispinus* FS1 (16,67 %, 2/12) in *P. nigrispinus* MS2 (53,85 %, 7/13) niti v primeru napeva *N. viridula* FS1 v kontroli (100,00 %, 12/12) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 37). V primeru napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* MS2 delež ni bil statistično značilno različen niti od deleža samcev, ki so se premikali med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu stimulacijskega programa (80,00 % (8/10) – 84,62 % (11/13)) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 37). Med 13-minutnim predvajanjem napeva *P. nigrispinus* FS1 pa je bil delež samcev, ki so se premikali, statistično značilno nižji kot med 2-minutnim predvajanjem pozitivnega napeva konspecifične samice (66,67 %, 8/12) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 37).

Primerjava deležev samcev, ki so se premikali med 13-minutnim predvajanjem izbranega heterospecifičnega napeva, z deležem med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (100,00 %, 12/12) je pokazala, da se je med predvajanjem heterospecifičnih napevov premikal statistično značilno nižji delež samcev kot med napevom *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 38).

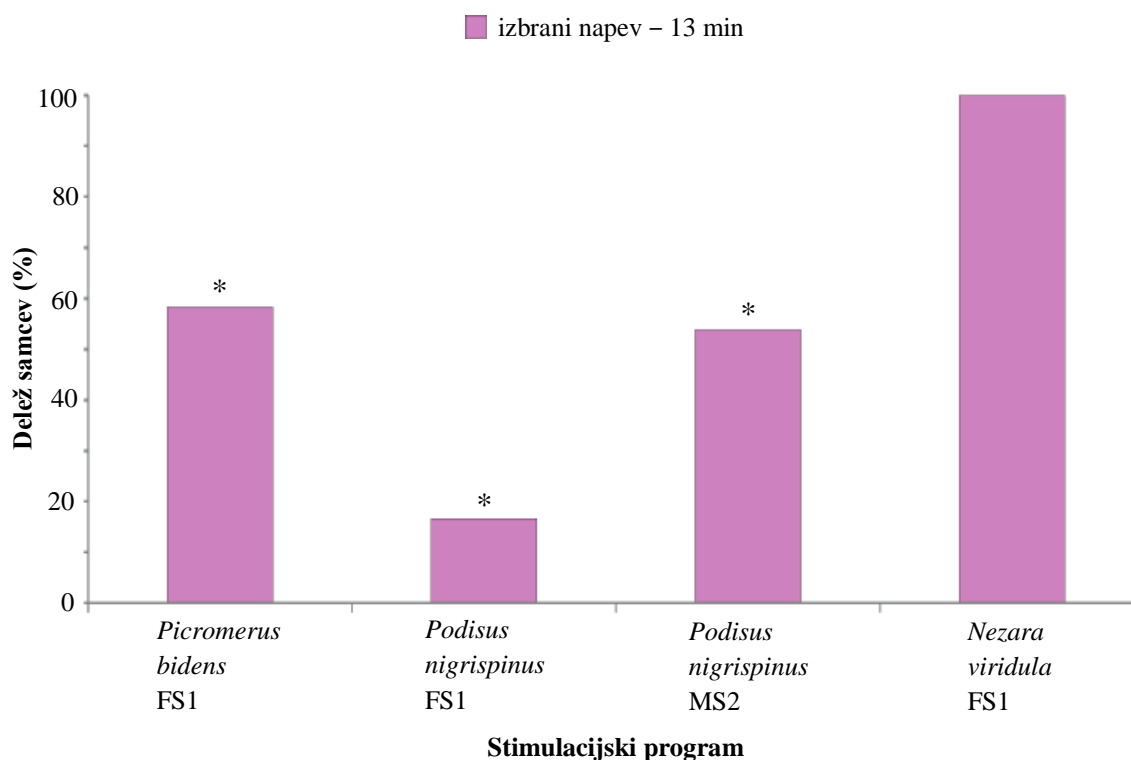
Med predvajanjem napeva samice lastne vrste se je v vseh primerih pojavilo izrazito iskalno vedenje, ki ga v nobenem primeru nismo opazili med predvajanjem heterospecifičnega napeva.



Slika 37: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

Figure 37: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the plant stem

Na sliki so prikazani deleži samcev v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (sivi stolpci), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (vijolični stolpci) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med sosednjima stolpcema (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=12$, izbrani napev - 13 min, $n=12$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=12$, izbrani napev - 13 min, $n=12$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=13$, izbrani napev - 13 min, $n=13$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=13$; *N. viridula* FS1: T1, $n=12$, izbrani napev - 13 min, $n=12$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=1$.



Slika 38: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

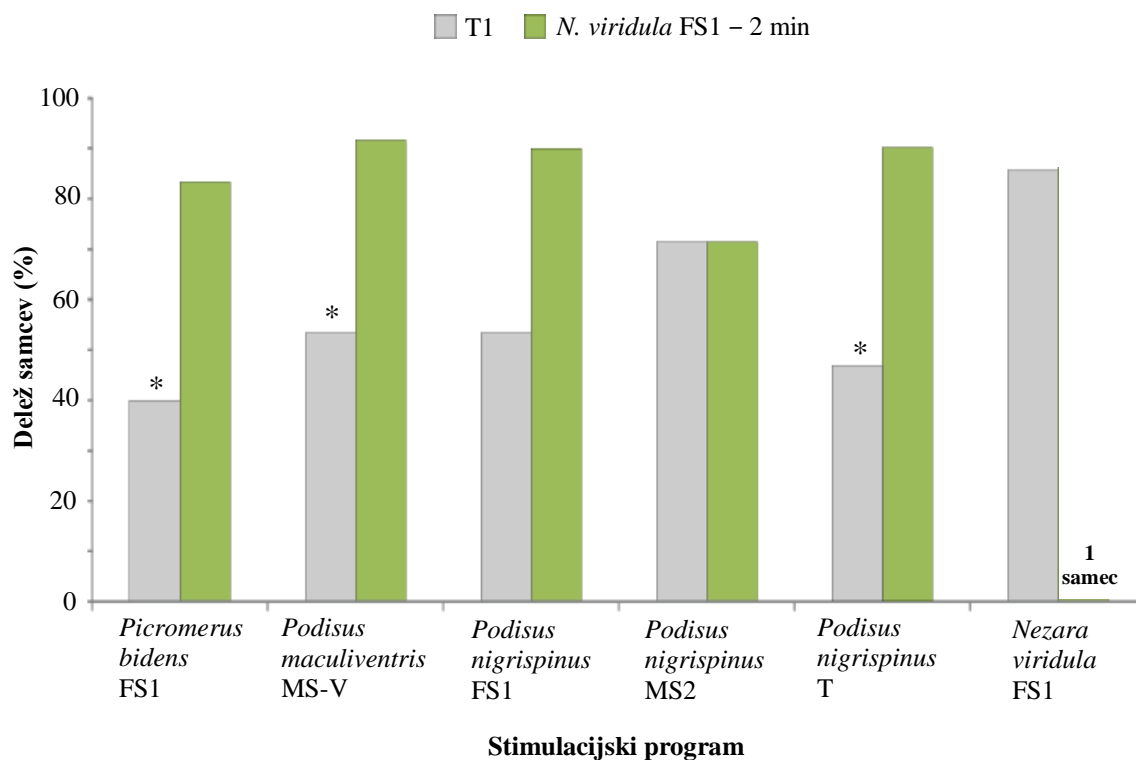
Figure 38: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the plant stem

Na sliki so prikazani deleži samcev v 13-minutnem segmentu stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so se premikali med posameznim heterospecifičnim napevom in napevom *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1, $n=12$; *P. nigrispinus* MS2, $n=13$; *N. viridula* FS1, $n=12$.

4.1.4.3 Premikanje samcev med stimulacijo na listu rastline

Ko je stimulacija potekala na listu rastline, je bil delež samcev, ki so se premikali v T1, v primerjavi z deležem samcev, ki so se premikali med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa, statistično značilno nižji v stimulacijskih programih z napevi *P. bidens* FS1, *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 39). Med predvajanjem teh stimulacijskih programov se je v T1 premikalo 40,00 % (6/15) – 53,33 % (8/15) vseh samcev, med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 pa 83,33 % (10/12) – 91,67 % (11/12) samcev. V stimulacijskih programih z napevoma *P. nigrispinus* FS1 in *P. nigrispinus* MS2 razlike v deležih med T1 (53,33 % (8/15) – 71,43 % (5/7)) in 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (71,43 % (5/7) – 90,00 % (9/10)) niso bile statistično značilne (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 39).

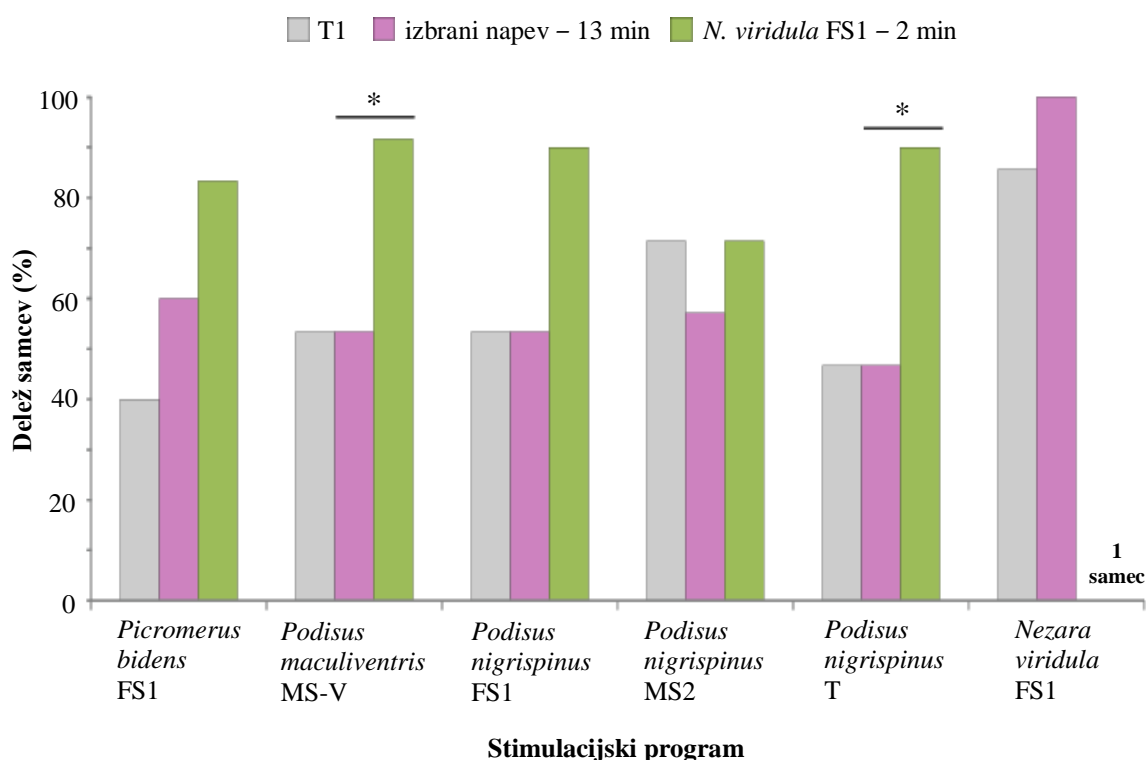
Delež samcev, ki so se premikali med 13-minutnim predvajanjem izbranega napeva, ni bil statistično značilno različen od deleža v T1 niti v primeru heterospecifičnih napevov (46,67 % (7/15) – 60,00 % (9/15)) niti v primeru pozivnega napeva samice *N. viridula* v kontroli (100,00 %, 7/7) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 40). Medtem ko delež med predvajanjem napevov *P. bidens* FS1 (60,00 %, 9/15), *P. nigrispinus* FS1 (53,33 %, 8/15) in *P. nigrispinus* MS2 (57,14 %, 4/7) ni bil statistično značilno različen niti od deleža med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (71,43 % (5/7) – 90,00 % (9/10)) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$), se je med predvajanjem napevov *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T premikal statistično značilno manjši delež samcev (46,67 % (7/15) – 53,33 % (8/15)) kot med 2-minutnim napevom *N. viridula* FS1 na koncu teh stimulacijskih programov (90,00 % (9/10) – 91,67 % (11/12)) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$).



Slika 39: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

Figure 39: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the plant leaf

Na sliki so prikazani deleži samcev v tišini na začetku stimulacijskega programa (sivi stolpci) in med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 ob koncu vsakega stimulacijskega programa (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med T1 in 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. maculiventris* MS-V: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=7$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=7$; *P. nigrispinus* T: T1, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *N. viridula* FS1: T1, $n=7$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=1$.

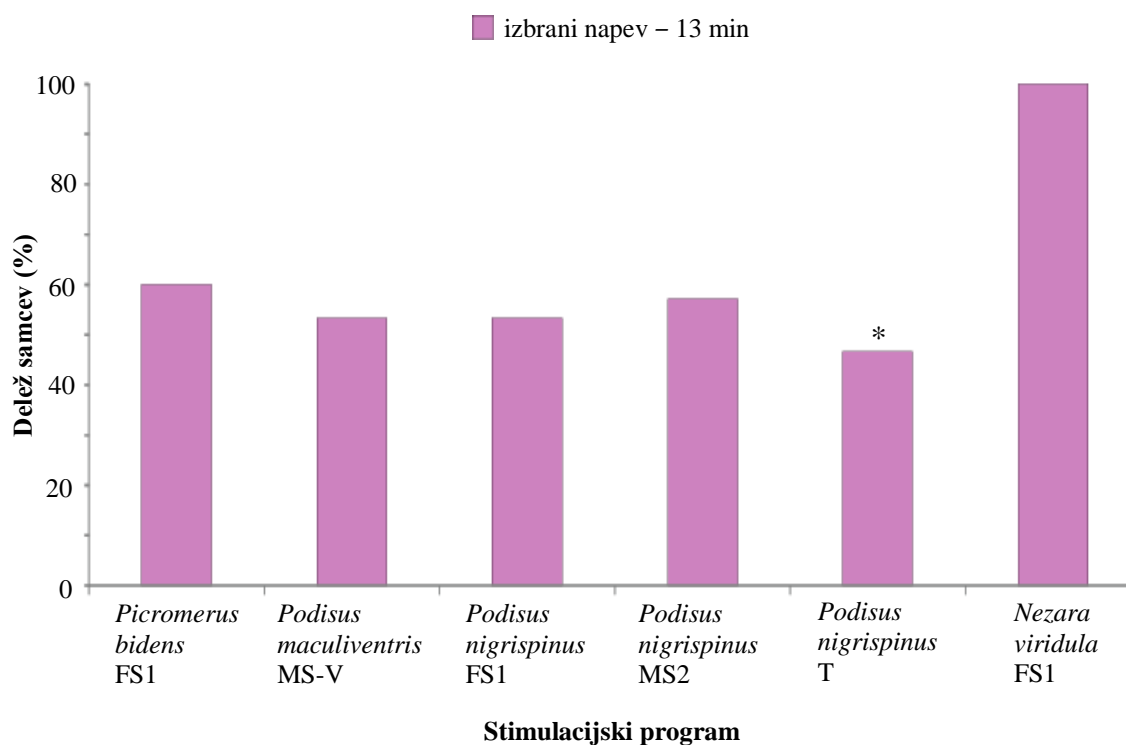


Slika 40: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo rastline fižola

Figure 40: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the plant leaf

Na sliki so prikazani deleži samcev v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (sivi stolpci), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (vijolični stolpci) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih med sosednjima stolpcema (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. maculiventris* MS-V: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=12$; *P. nigrispinus* FS1: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *P. nigrispinus* MS2: T1, $n=7$, izbrani napev - 13 min, $n=7$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=7$; *P. nigrispinus* T: T1, $n=15$, izbrani napev - 13 min, $n=15$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=10$; *N. viridula* FS1: T1, $n=7$, izbrani napev - 13 min, $n=7$, *N. viridula* FS1 - 2 min, $n=1$.

Primerjava deležev samcev, ki so se premikali med 13-minutnim predvajanjem posameznih heterospecifičnih napevov (46,67 % (7/15) – 60,00 % (9/15)), z deležem tistih, ki so se premikali med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (100,00 %, 7/7), je pokazala statistično značilno razliko samo v primeru napeva *P. nigrispinus* T (46,67 %, 7/15) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 41).



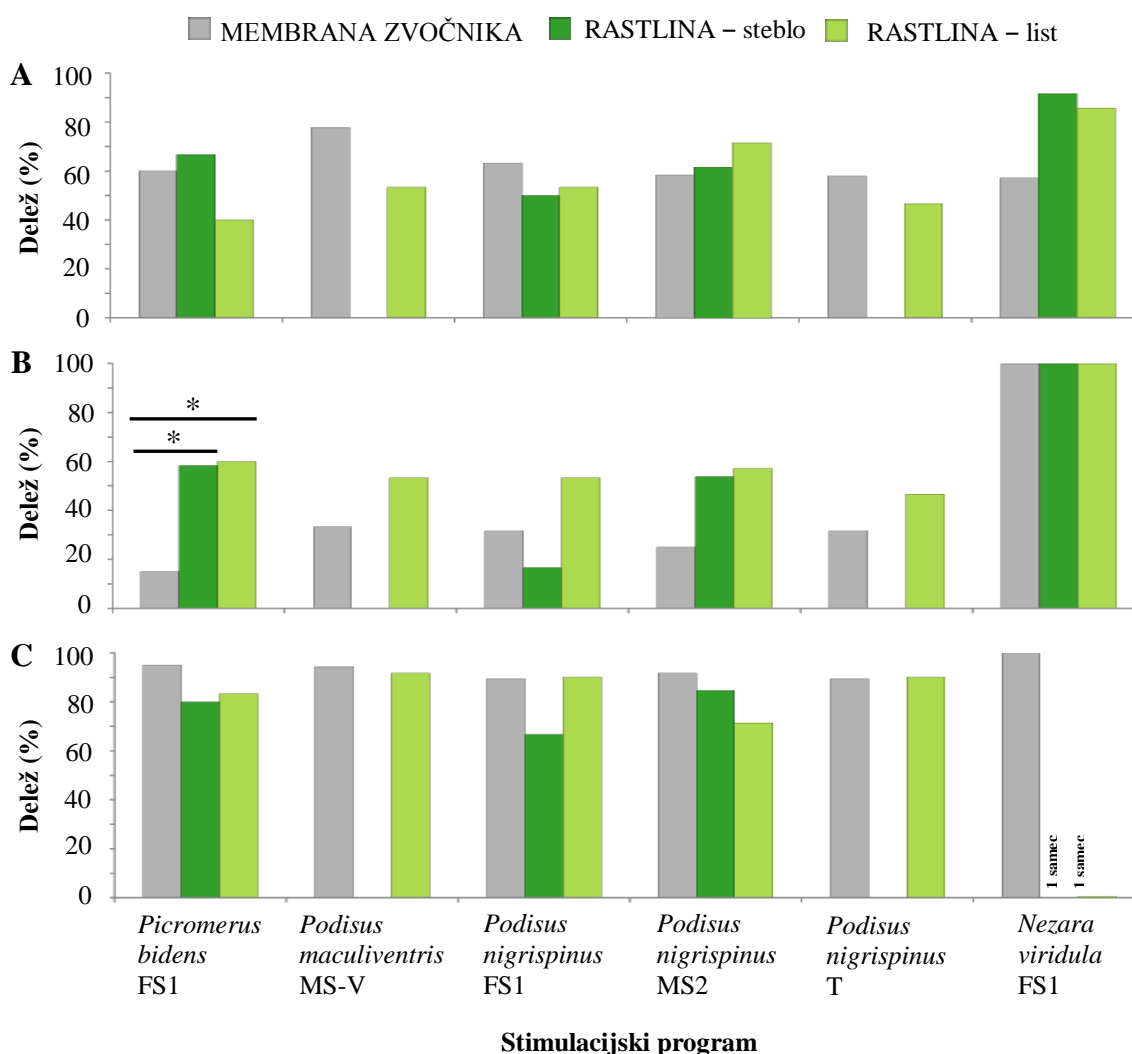
Slika 41: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline fižola

Figure 41: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on the plant leaf

Na sliki so prikazani deleži samcev v 13-minutnem segmentu stimulacijskega programa. Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so se premikali med posameznim heterospecifičnim napevom in napevom *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2, $n=7$; *P. nigrispinus* T, $n=15$; *N. viridula* FS1, $n=7$.

Potem ko smo na različnih podlagah primerjali deleže samcev, ki so se premikali, med posameznimi segmenti stimulacijskih programov (T1, 13-minutno predvajanje izbranega napeva in 2-minutno predvajanje napeva *N. viridula* FS1), smo nato v posameznem segmentu primerjali med seboj deleže samcev, ki so se premikali, ko je stimulacija potekala na različnih podlagah (membrana zvočnika, steblo rastline fižola, list rastline fižola) (Slika 42).

V primeru vseh stimulacijskih programov se tako v T1 kot med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 deleži samcev, ki so se premikali, na različnih podlagah niso razlikovali (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 42 A, C). Statistično značilne razlike v deležih samcev so se med podlagami, na katere smo predvajali stimulacijske programe, pojavile le v 13-minutnem segmentu in samo, ko je bil predvajani napev *P. bidens* FS1 (Slika 42, B). Med predvajanjem tega napeva na membrano zvočnika se je premikalo statistično značilno manj samcev (15,00 %, 3/20) kot ob predvajanju napeva na steblo (58,33 %, 7/12) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) ali list (60,00 %, 9/15) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) rastline. V primeru drugih 13-minutnih napevov se na različnih podlagah deleži samcev, ki so se premikali, niso statistično značilno razlikovali (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$).



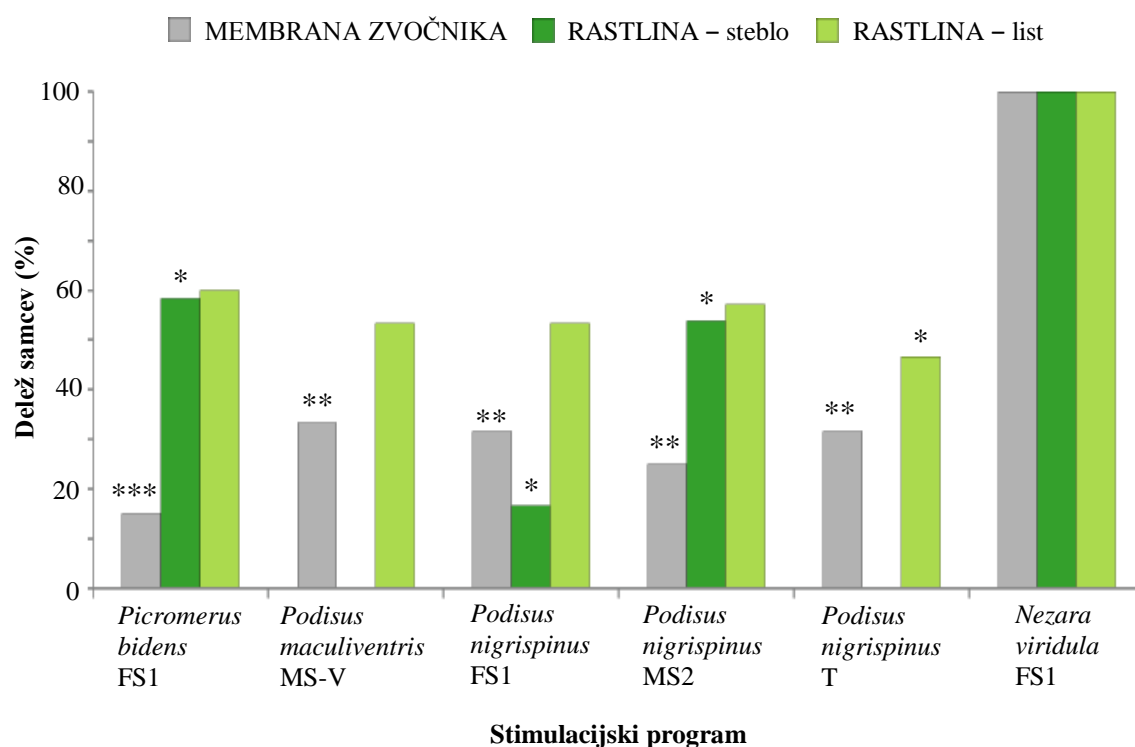
Slika 42: Delež samcev, ki so se premikali med predvajanjem stimulacijskih programov na različne vrste podlage

Figure 42: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on different substrates

Na sliki so prikazani deleži samcev v treh izbranih segmentih stimulacijskega programa: v tišini na začetku (A), med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste (heterospecifični napev oziroma napev *N. viridula* FS1 v kontroli) (B) ter med 2-minutnim predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (C). V izbranih segmentih smo med seboj primerjali deleže samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na različne vrste podlage (na membrano zvočnika – sivi stolpci, na steblo rastline – temno zeleni stolpci, na list rastline – svetlo zeleni stolpci). Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Posamezni stimulacijski program (os x), iz katerega smo analizirali izbrane segmente, smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Stimulacijskih programov z napevoma *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T na steblo rastline nismo predvajali. Ob predvajanju kontrolnega stimulacijskega programa na steblo oz. na list rastline je večina samcev dosegla vzbujevalno glavo že med 13-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1. Po en samec, ki je ostal na rastlini tudi med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ob koncu stimulacijskega programa, v diagramu ni grafično predstavljen. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih na različnih podlagah (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1, $n = 10 - 20$; *P. maculiventris* MS-V, $n = 12 - 18$; *P. nigrispinus* FS1, $n = 10 - 19$; *P. nigrispinus* MS2, $n = 7 - 13$; *P. nigrispinus* T, $n = 10 - 19$; *N. viridula* FS: membrana zvočnika, $n = 7 - 12$, rastlina – steblo, $n = 1$, rastlina – list, $n = 1$.

Iz deležev samcev, ki so se premikali v 13-minutnem segmentu (Slika 42 B), lahko razberemo še, da so bili v primeru predvajanja stimulacijskih programov na membrano zvočnika ali na steblo rastline deleži samcev, ki so se premikali med predvajanjem heterospecifičnih napevov, statistično značilno nižji od deleža tistih, ki so se premikali med predvajanjem *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 43). Med predvajanjem heterospecifičnih napevov na membrano zvočnika se je premikalo med 15,00 % (3/20) in 33,33 % (6/18) samcev, med predvajanjem na steblo rastline fižola pa med 16,67 % (2/12) in 58,33 % (7/12) vseh samcev. Med predvajanjem *N. viridula* FS1 so se premikali vsi samci tako v primeru predvajanja stimulacije na membrano zvočnika (7/7) kot tudi na steblo rastline (12/12).

Ko smo stimulacijske programe predvajali na list rastline, se deleži samcev, ki so se premikali med predvajanjem 13-minutnega heterospecifičnega napeva, večinoma niso statistično značilno razlikovali od deleža med 13-minutnim predvajanjem pozivnega napeva konspecifične samice (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$) (Slika 43). Statistično značilna razlika se je pojavila le v primeru napeva *P. nigrispinus* T, kjer se je premikalo 46,67 % samcev (7/15) v primerjavi s kontrolo, kjer so se premikali vsi samci (100,00 %, 12/12) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$).



Slika 43: Delež samcev, ki so se premikali, ko smo stimulacijske programe predvajali na različne vrste podlage

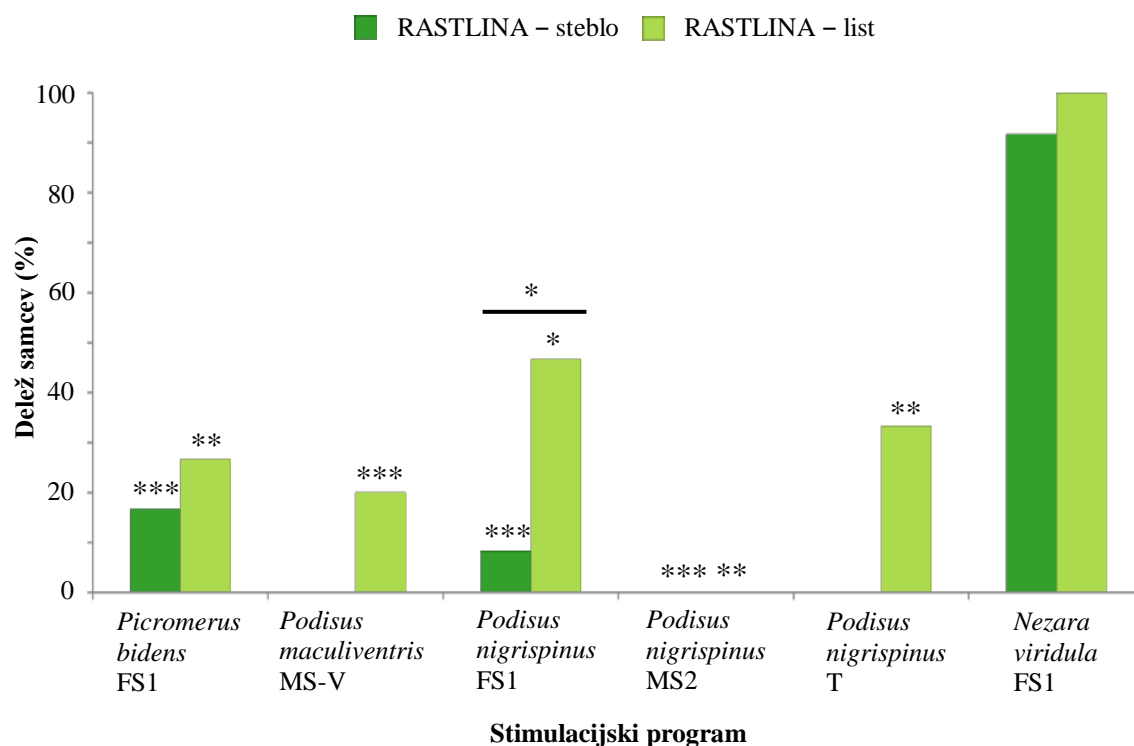
Figure 43: Percentage of males moving on the substrate during stimulation on different substrates

Na sliki so prikazani deleži samcev med 13-minutnim predvajanjem napeva izbrane vrste na membrano zvočnika (sivi stolpci), na steblo rastline (temno zeleni stolpci) in na list rastline (svetlo zeleni stolpci). Različnih načinov premikanja nismo ločevali med seboj, upoštevali smo samce, ki so se premikali po podlagi na kakršenkoli način in poljubno dolgo časa. Posamezni stimulacijski program, iz katerega smo analizirali izbrane segmente, smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali (os x). Stimulacijskih programov z napevoma *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T na steblo rastline nismo predvajali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so se premikali v 13-minutnem segmentu s heterospecifičnim napevom in v 13-minutnem segmentu z napevom *N. viridula* FS1 v kontroli (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: membrana zvočnika, $n=20$, rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V: membrana zvočnika, $n=18$, rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1: membrana zvočnika, $n=19$, rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2: membrana zvočnika, $n=12$, rastlina – steblo, $n=13$, rastlina – list, $n=7$; *P. nigrispinus* T: membrana zvočnika, $n=19$, rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *N. viridula* FS1: membrana zvočnika, $n=7$, rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=7$.

Na rastlini, kjer smo s pomočjo vzbujevalne glave vzbujali vibracije podlage na točno določeni točki, so imeli samci, ki so se premikali, možnost to mesto med trajanjem stimulacijskega programa tudi doseči (Slika 7). Največji delež samcev je vir vibracij dosegel v kontroli, ko smo na rastlino predvajali pozivni napev samice lastne vrste (*N. viridula* FS1) (Slika 44). Med predvajanjem tega stimulacijskega programa na steblo je vir dosegel 91,67 % (11/12) vseh samcev, med stimulacijo na listu pa 100,00 % (7/7). Razlika v deležih ni statistično značilna (Fisherjev eksaktni test za števila, $P > 0,05$).

Med predvajanjem stimulacijskih programov s heterospecifičnimi napevi je vir doseglo statistično statistično značilno manj samcev kot med predvajanjem kontrolnega stimulacijskega programa (Slika 44). Deleži so bili statistično značilno nižji tako v primeru predvajanja na steblo rastline, kjer je vir doseglo med 8,33 % (1/12) in 16,67 % (2/12) samcev, kot v primeru predvajanja na list, kjer je bil delež samcev, ki so dosegli vir med 20,00 % (3/15) in 46,67 % (7/15) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$). Medtem ko je med predvajanjem stimulacijskega programa *P. nigrispinus* FS1 na list vir dosegla skoraj polovica vseh samcev (46,67 %, 7/15), pa med predvajanjem stimulacijskega programa *P. nigrispinus* MS2 do vira vibracij ni prišel noben samec niti med predvajanjem na steblo (0/13) niti med predvajanjem na list rastline fižola (0/7).

Med deleži samcev, ki so dosegli vir vibracij na steblo, in tistih, ki so dosegli vir na listu, večinoma ni bilo statistično značilnih razlik. Samo v primeru stimulacijskega programa *P. nigrispinus* FS1 je bil delež samcev, ki so dosegli vir vibracij na steblo, (8,33 %, 1/12), statistično značilno nižji od deleža tistih, ki so vzbujevalno glavo dosegli, ko smo stimulacijski program predvajali na list rastline (46,67 %, 7/15) (Fisherjev eksaktni test za števila, $P < 0,05$) (Slika 44).



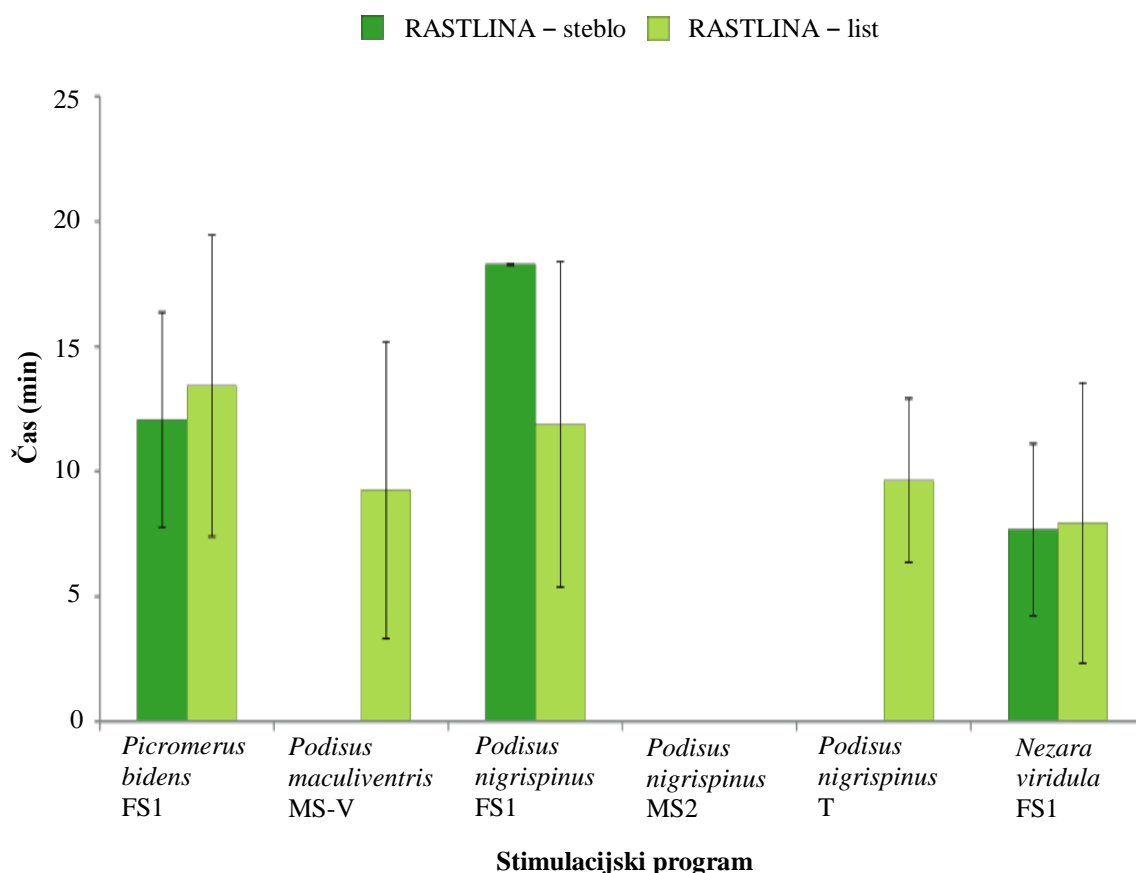
Slika 44: Delež samcev, ki so dosegli mesto vznujanja vibracij, ko smo stimulacijske programe predvajali na rastlino fižola

Figure 44: Percentage of males reaching source of vibration during stimulation on the bean plant

Na sliki so prikazani deleži samcev, ki so dosegli vir vibracij, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo (temno zeleni stolpci) oziroma na list rastline fižola (svetlo zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x), ki smo ga predvajali na podlago, smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Stimulacijskih programov z napevoma *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T na steblo rastline nismo predvajali. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v deležih samcev, ki so dosegli vir med predvajanjem posameznega stimulacijskega programa z vključenim heterospecifičnim napevom, in kontrolo (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). Za stimulacijski program *P. nigrispinus* FS1 je označena statistično značilna razlika med deležem samcev, ki so vir dosegli med predvajanjem stimulacijskega programa na steblo, in deležem tistih, ki so vir dosegli med predvajanjem stimulacijskega programa na list rastline (Fisherjev eksaktni test za števila: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). *P. bidens* FS1: rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V: rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1: rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2: rastlina – steblo, $n=13$, rastlina – list, $n=7$; *P. nigrispinus* T: rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *N. viridula* FS1: rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=7$.

Analiza časa, ki so ga samci na rastlini potrebovali, da so dosegli vir, je pokazala, da so tako med stimulacijo na steblo kot na listu samci najhitreje prišli do vira v kontroli (Slika 45). Na napev *N. viridula* FS1 so se samci odzivali z intenzivnim iskalnim vedenjem in usmerjenim premikanjem proti viru vibracij. Med stimulacijo na steblo so za pot do vzbujevalne glave potrebovali povprečno $7,68 \pm 3,43$ minut ($n=11$), med stimulacijo na listu pa $7,94 \pm 5,61$ minut ($n=7$). Razlika med časoma ni statistično značilna (dvosmerni Studentov t -test, $P > 0,05$).

Samci, ki so vir vibracij dosegli med predvajanjem stimulacijskih programov, ki so v 13-minutnem segmentu vsebovali heterospecifični napev, so za pot potrebovali večinoma manj kot 15 minut ($9,25 \pm 5,93$ min ($n=3$) – $13,42 \pm 6,02$ min ($n=4$)), kar pomeni, da so na vir prispeli v času predvajanja 13-minutnega heterospecifičnega napeva (Slika 45). Več kot 15 minut (18,29 min) je do vira potreboval le samec, ki je edini dosegel vir med predvajanjem stimulacijskega programa *P. nigrispinus* FS1 na steblo rastline.



Slika 45: Čas, potreben, da samec doseže vir vibracij na rastlini fižola

Figure 45: Time to reach the source of vibration on the bean plant

Na sliki so prikazani časi, ki so jih samci potrebovali, da so dosegli mesto vzbujanja vibracij, ko smo stimulacijske programe predvajali na steblo (temno zeleni stolpci) oziroma na list rastline fižola (svetlo zeleni stolpci). Posamezni stimulacijski program (os x) smo poimenovali po vrsti napeva v 13-minutnem segmentu, po katerem so se programi med seboj razlikovali. Stimulacijskih programov z napevoma *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T na steblo rastline nismo predvajali. Zaradi premajhnega števila osebkov, ki so dosegli vir med predvajanjem stimulacijskih programov s heterospecifičnimi napevi, ni bilo mogoče izvesti statistične analize razlik v časih med predvajanjem stimulacijskih programov na steblo in predvajanjem na list rastline. *P. bidens* FS1: rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. maculiventris* MS-V: rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* FS1: rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=15$; *P. nigrispinus* MS2: rastlina – steblo, $n=13$, rastlina – list, $n=7$; *P. nigrispinus* T: rastlina – steblo, poskus ni bil izveden, rastlina – list, $n=15$; *N. viridula* FS1: rastlina – steblo, $n=12$, rastlina – list, $n=7$.

4.2 PRENOS VIBRACIJSKIH SIGNALOV PO RASTLINI

Rezultati, ki smo jih dobili v poskusu stimulacije samcev *N. viridula* z naravnimi heterospecifičnimi napevi, kažejo, da je vpliv stimulacije na različnih vrstah podlage (membrana zvočnika, rastlina fižola) na vedenje samcev *N. viridula* različen. Med predvajanjem heterospecifičnih napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 so se statistično značilne spremembe pojavile tako v oddajanju vibracijskih signalov MCrS kot tudi v premikanju.

Da bi poskusili razložiti, zakaj je v poskusu med predvajanjem teh dveh napevov prišlo do odziva samcev, ki se sicer pojavlja v interakciji s konspecifično samico (Čokl, 2008), smo izvedli poskus prenosa vibracijskih signalov po rastlini. Zanimalo nas je, ali med prenosom vibracijskih napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 po rastlini pride do sprememb njihovih časovnih in frekvenčnih parametrov ter intenzitete, ki bi lahko vplivale na njihovo informacijsko vrednost in s tem na prepoznavanje pri samcih (Miklas in sod., 2001).

4.2.1 Vpliv na dolžino pulzov in pulznih vlakov

Vpliv rastline na časovne karakteristike posameznih napevov je bil sorazmerno majhen in velikosti sprememb niso odstopale od naravne variabilnosti dolžine pulzov predvajanih naravnih napevov.

Med prenosom po rastlini je prišlo tako do podaljševanja kot tudi do skrajševanja pulzov in pulznih vlakov (Slike 46 – 51, Tabeli 6,7). Absolutna razlika med dolžino signala na posamezni točki na rastlini in dolžino na viru stimuliranja je bila statistično značilna samo na nekaterih točkah, kar pa večinoma ni sovpadalo niti med obema rastlinama fižola za posamezni napev niti med različnimi napevi na posamezni rastlini. Velikost sprememb ne kaže povezave z oddaljenostjo od vira vibracij, kar velja tako za primer, ko je stimulacija potekala na stebelu rastline fižola (S2), kot tudi, ko smo napeve predvajali na apeks lista (A2), zato iz rezultatov ni mogoče sklepati na trend spreminjanja dolžine signalov niti med posameznimi rastlinami niti med posameznimi napevi.

Med prenosom pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 vzdolž rastline je prišlo do izrazitega podaljševanja kratkih pulzov v pulznih vlakih in njihovega prekrivanja s sosednjimi pulzi (Slika 12). Posamezne pulzne vlake smo zato v analizah upoštevali enakovredno posameznim pulzom drugih dveh napevov.

4.2.1.1 Stimulacija na steblo rastline

4.2.1.1.1 *Nezara viridula* FS1

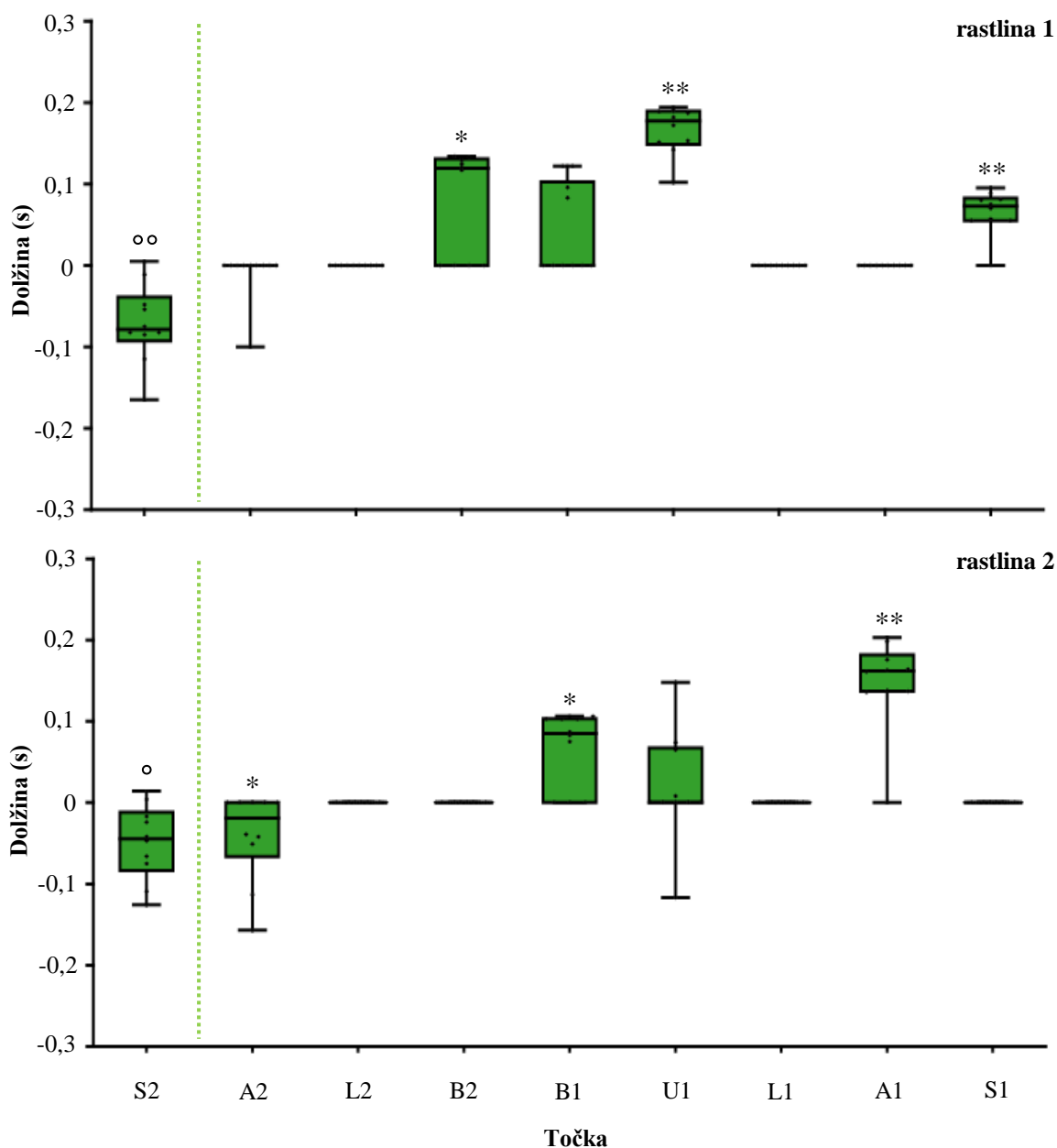
Ko smo napev *Nezara viridula* FS1 predvajali na steblo rastline, je prišlo na mestu vstopa v rastlino (S2) do skrajšanja pulzov (Slika 46, Tabela 6). Razlika je bila statistično značilna na obeh rastlinah, mediana vrednost razlike pa je znašala -0,08 s na rastlini 1 (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,01$) in -0,04 s na rastlini 2 (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,05$). Z oddaljevanjem od vira na steblo se je dolžina signalov na vsaki rastlini statistično značilno spremenila še na treh točkah, kjer je prišlo do minimalnega podaljšanja oz. skrajšanja. Največje mediane vrednosti razlik na teh točkah so znašale 0,18 s na točki U1 rastline 1 (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,01$) in 0,16 s na točki A1 rastline 2 (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,01$). Točke, na katerih je prišlo do sprememb, se med rastlinama niso ujemale, prav tako nismo opazili povezave med velikostjo sprememb in oddaljenostjo od vira.

4.2.1.1.2 *Picromerus bidens* FS1

Ob predvajanju napeva *P. bidens* FS1 na steblo rastline smo opazili tendenco podaljševanja pulznih vlakov, vendar velikost sprememb ni kazala povezave z oddaljenostjo od vira vibracij na steblo (Slika 47, Tabela 6). Statistično značilne spremembe dolžine pulznih vlakov so se pojavile na 6 od 9 točk na rastlini 1 in na 4 od 9 točk na rastlini 2.

Na rastlini 1 je prišlo na mestu vstopa vibracij v rastlino do statistično značilnega skrajšanja pulznih vlakov z mediano vrednostjo razlike dolžin na točki S2 in v naravnem napevu, ki smo ga predvajali, -0,02 s (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,05$). Med potovanjem po rastlini je na nekaterih točkah dolžina statistično značilna narasla, vendar je bila sprememba relativno majhna in mediana vrednost razlike ni preseгла 0,08 s (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,01$).

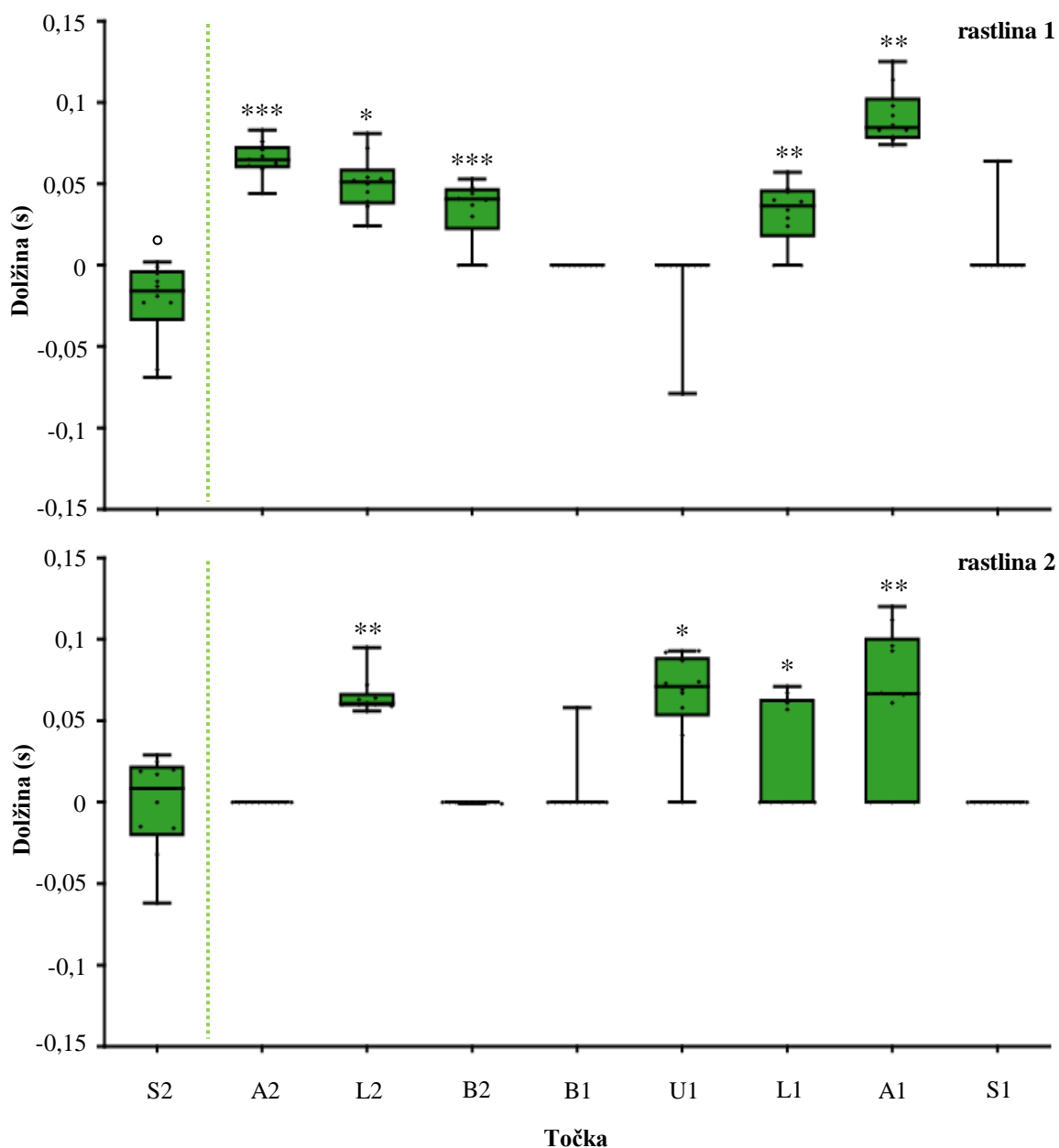
Točke na rastlini 2, na katerih je prišlo do statistično značilnega podaljševanja pulznih vlakov, niso sovpadale s tistimi na rastlini 1, primerljiva pa je velikost sprememb. Mediana vrednost razlike v dolžinah na posamezni točki in na viru je dosegla največ 0,07 s (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,01$).



Slika 46: Razlike v dolžinah pulzov napeva *N. viridula* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebelu rastline fižola

Figure 46: Differences in *N. viridula* FS1 pulse duration times on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dolžinah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebelu (S2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v dolžinah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dolžino na viru (S2) in dolžino v predvajanem napevu (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 6.



Slika 47: Razlike v dolžinah pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebelu rastline fižola

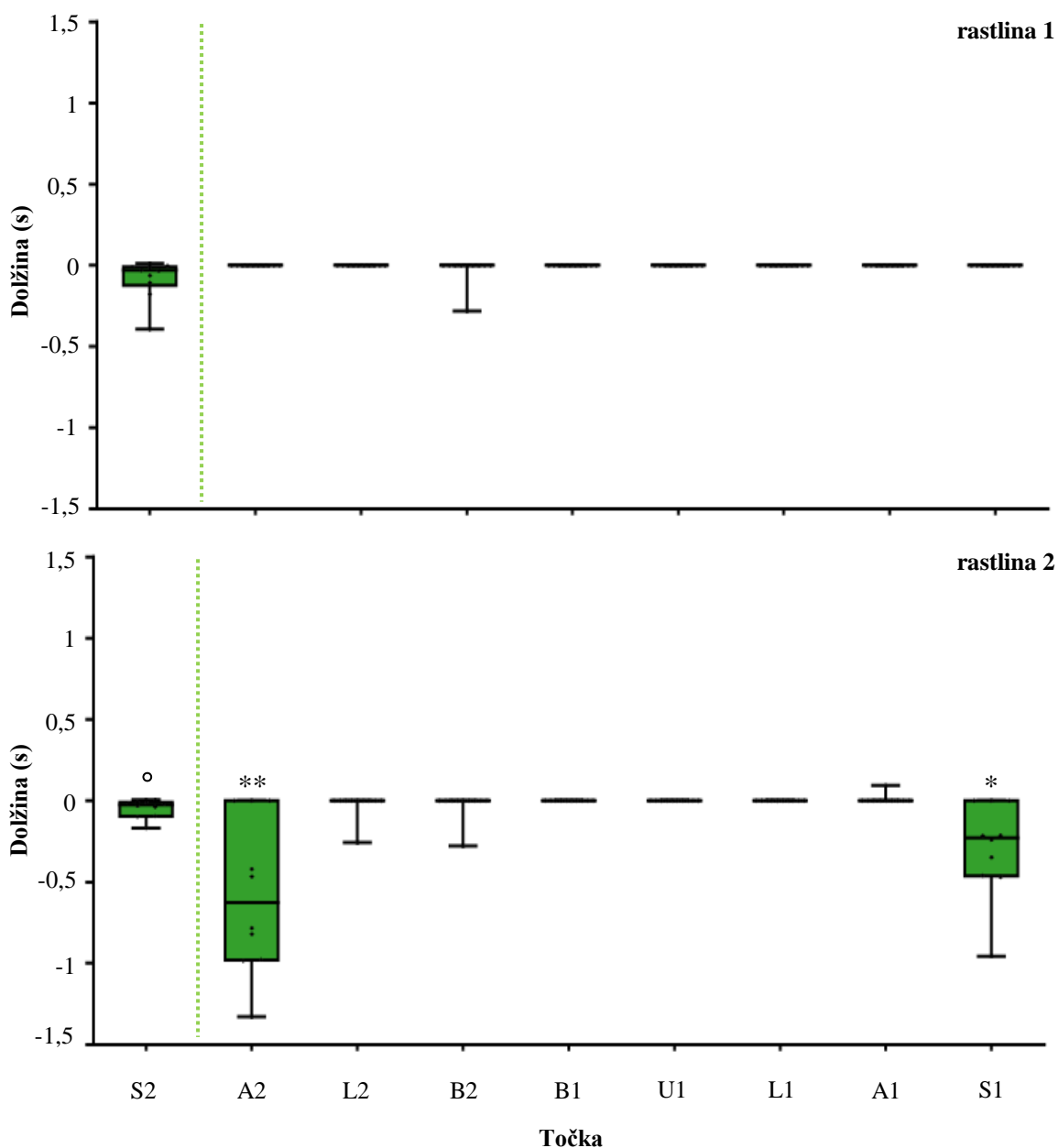
Figure 47: Differences in *P. bidens* FS1 pulse train duration times on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dolžinah pulznih vlakov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebelu (S2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v dolžinah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dolžino na viru (S2) in dolžino v predvajanem napevu (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 6.

4.2.1.1.3 *Podisus nigrispinus* FS1

Med prenosom pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 po rastlini se njihova dolžina večinoma ni statistično značilno spreminjala (Slika 48, Tabela 6). Na rastlini 1 razlike v dolžinah med posamezno točko in virom na nobeni od točk niso bile statistično značilne, izračunane mediane vrednosti razlik pa so bile enake 0 s na 8 od 9 točk (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P > 0,05$).

Na rastlini 2 je bila mediana vrednost razlik v dolžinah različna od 0 s na treh točkah: na viru (S2), na najbližji točki na stebelu (S1) ter na najbolj oddaljeni točki na enem od stranskih listov (A2). Na vseh treh točkah je prišlo do statistično značilnega skrajšanja pulzov, največja mediana vrednost razlike pa je znašala -0,62 s (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$).



Slika 48: Razlike v dolžinah pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebelu rastline fižola

Figure 48: Differences in *P. nigrispinus* FS1 pulse duration times on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dolžinah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebelu (S2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v dolžinah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dolžino na viru (S2) in dolžino v predvajanem napevu (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: \circ $P < 0,05$, $\circ\circ$ $P < 0,01$, $\circ\circ\circ$ $P < 0,001$). Za natančne vrednosti glej Tabela 6.

Tabela 6: Dolžina pulzov in pulzних vlakov napevov *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na steblo rastline**Table 6: Pulse and pulse train duration times of *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 and *P. nigrispinus* FS1 on different points on the plant when the source of vibration was on the plant stem**

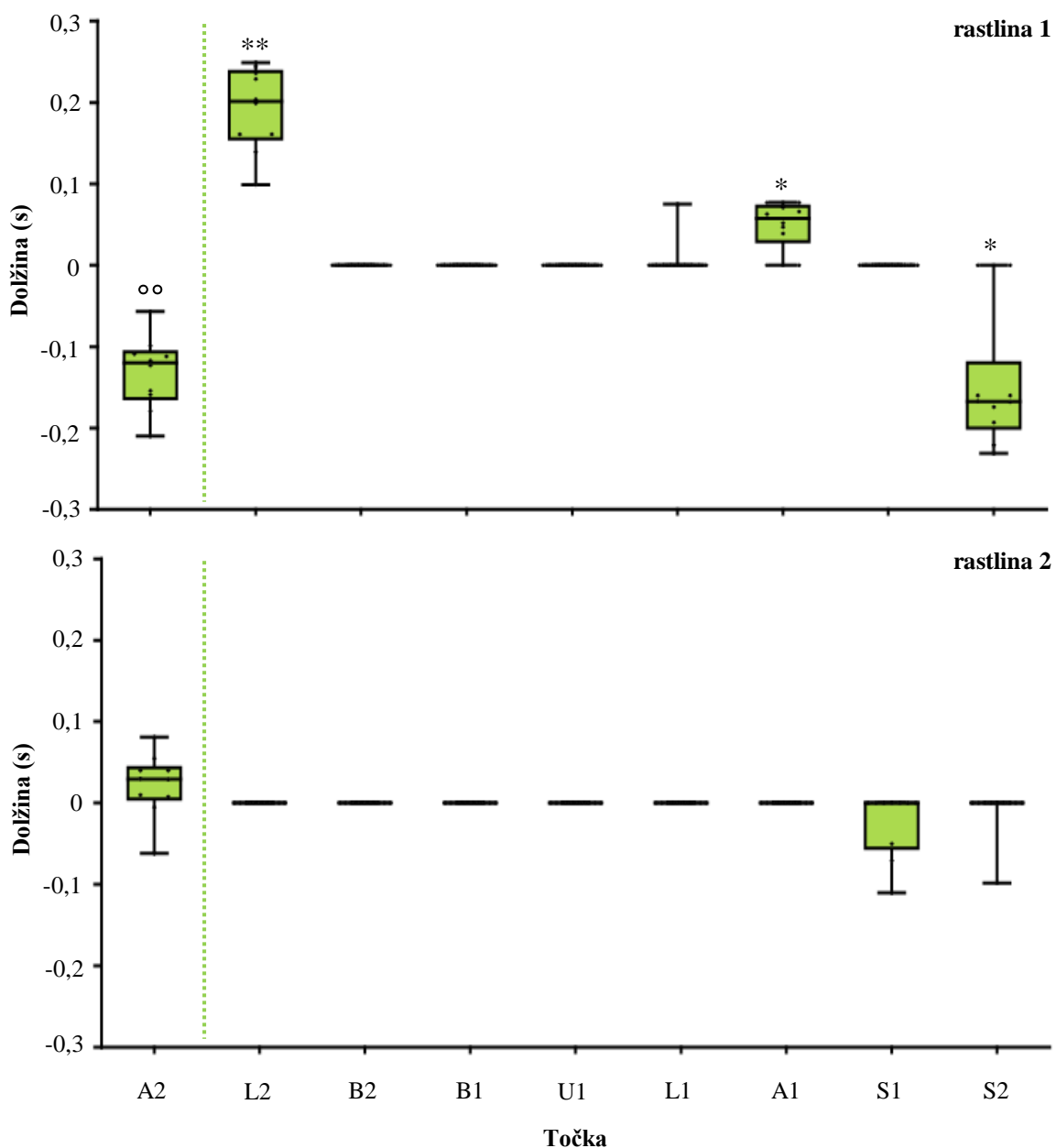
V tabeli so prikazane mediane vrednosti dolžin pulzov in pulzних vlakov izbranih napevov na viru (ori – naravni napev, ki smo ga predvajali na rastlino, S2 – vir na steblo rastline) in na različnih točkah na rastlini (S2, A2, L2, B2, B1, U1, L1, A1, S1), mediane vrednosti razlik v dolžinah med posamezno točko na rastlini in virom ter statistična značilnost razlik (P) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test).

DOLŽINA (s)											
<i>Nezara viridula</i> FS1											
STEBLO 1				STEBLO 2							
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	1,35	S2	1,29	-0,08	0,007	ori	1,35	S2	1,33	-0,04	0,010
S2	1,29	A2	1,29	0	1,000	S2	1,33	A2	1,29	-0,02	0,043
S2	1,26	L2	1,26	0	NA	S2	1,29	L2	1,29	0,00	NA
S2	1,32	B2	1,43	0,12	0,036	S2	1,30	B2	1,30	0,00	NA
S2	1,33	B1	1,40	0	0,098	S2	1,27	B1	1,34	0,09	0,022
S2	1,32	U1	1,48	0,18	0,002	S2	1,22	U1	1,27	0,00	0,345
S2	1,27	L1	1,27	0	NA	S2	1,27	L1	1,27	0,00	NA
S2	1,30	A1	1,30	0	NA	S2	1,23	A1	1,37	0,16	0,009
S2	1,33	S1	1,39	0,07	0,009	S2	1,29	S1	1,29	0,00	NA
<i>Picromerus bidens</i> FS1											
STEBLO 1				STEBLO 2							
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	0,59	S2	0,58	-0,02	0,018	ori	0,59	S2	0,60	0,01	0,876
S2	0,58	A2	0,66	0,06	0,000	S2	0,60	A2	0,60	0,00	NA
S2	0,57	L2	0,63	0,05	0,012	S2	0,59	L2	0,65	0,06	0,001
S2	0,59	B2	0,62	0,04	0,000	S2	0,60	B2	0,60	0,00	0,343
S2	0,61	B1	0,61	0,00	NA	S2	0,61	B1	0,61	0,00	0,343
S2	0,61	U1	0,61	0,00	0,343	S2	0,60	U1	0,66	0,07	0,027
S2	0,59	L1	0,62	0,04	0,001	S2	0,59	L1	0,59	0,00	0,038
S2	0,58	A1	0,67	0,08	0,001	S2	0,59	A1	0,61	0,07	0,002
S2	0,60	S1	0,60	0,00	0,343	S2	0,59	S1	0,59	0,00	NA
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1											
STEBLO 1				STEBLO 2							
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	2,58	S2	2,55	-0,03	0,063	ori	2,58	S2	2,53	-0,02	0,025
S2	2,55	A2	2,55	0,00	NA	S2	2,53	A2	2,14	-0,62	0,004
S2	2,56	L2	2,56	0,00	NA	S2	2,53	L2	2,53	0,00	0,343
S2	2,53	B2	2,53	0,00	0,343	S2	2,56	B2	2,56	0,00	0,343
S2	2,59	B1	2,59	0,00	NA	S2	2,55	B1	2,55	0,00	NA
S2	2,57	U1	2,57	0,00	NA	S2	2,50	U1	2,50	0,00	NA
S2	2,56	L1	2,56	0,00	NA	S2	2,53	L1	2,53	0,00	NA
S2	2,52	A1	2,52	0,00	NA	S2	2,55	A1	2,55	0,00	0,343
S2	2,58	S1	2,58	0,00	NA	S2	2,55	S1	2,43	-0,23	0,012

4.2.1.2 Stimulacija na listu rastline

4.2.1.2.1 *Nezara viridula* FS1

Dolžina pulzov napeva *N. viridula* FS1 se z oddaljenostjo od vira večinoma ni spreminjala (Slika 49, Tabela 7). Mediane vrednosti razlik v dolžinah med posameznimi točkami in virom na listu so bile na obeh rastlinah fižola za večino točk enake 0 s. Statistično značilne razlike so se pojavile samo na rastlini 1, in sicer na štirih od 9 točk. Največja mediana vrednost razlike je na točkah, kjer je prišlo do statistično značilnega skrajšanja pulzov, znašala -0,17 s (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$), na točkah, kjer je prišlo do statistično značilnega podaljšanja, pa 0,20 s (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).



Slika 49: Razlike v dolžinah pulzov napeva *N. viridula* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 49: Differences in *N. viridula* FS1 pulse duration times on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dolžinah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v dolžinah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dolžino na viru (A2) in dolžino v predvajanem napevu (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 7.

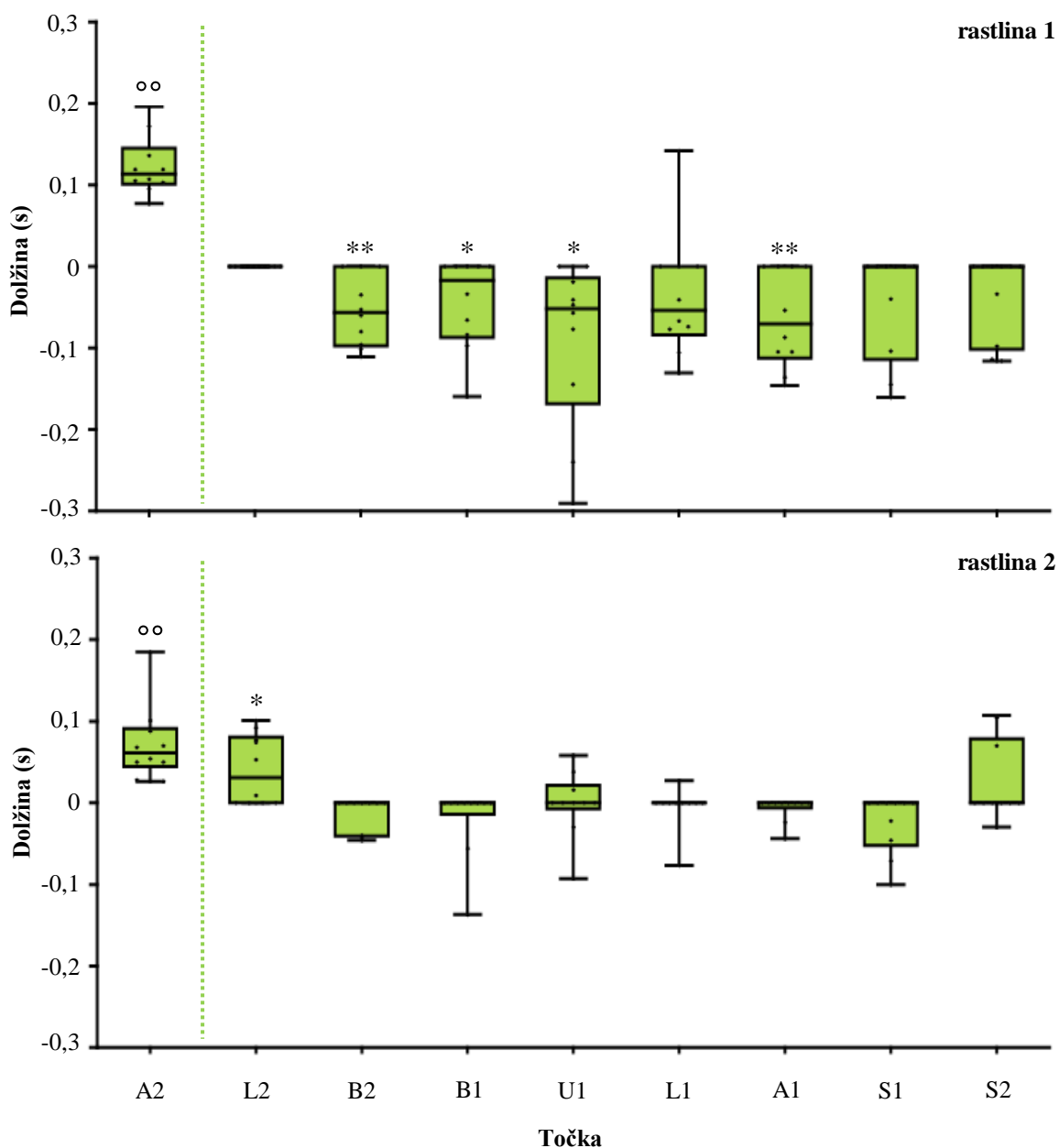
4.2.1.2.2 *Picromerus bidens* FS1

Na obeh rastlinah fižola smo na mestu vstopa signalov v rastlino (A2) registrirali statistično značilno podaljšanje pulznih vlakov (Slika 50, Tabela 7). Mediana vrednost razlike v dolžinah na viru in v predvajanem naravnem napevu je bila 0,11 s na rastlini 1 (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$) in 0,06 s na rastlini 2 (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$). Na rastlini 1 je bilo opaziti tendenco skrajševanja pulznih vlakov, vendar nismo opazili povezave z naraščajočo oddaljenostjo od vira na listu. Razlike v dolžinah so bile statistično značilne na večini točk rastline 1 (5 od 9 točk), vendar je bila velikost sprememb majhna in mediane vrednosti razlik niso presegle -0,07 s (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$).

Na rastlini 2 je bila sprememba dolžine pulznih vlakov statistično značilna le na viru in na najbližji točki (L2) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,05$). Na obeh je prišlo do podaljšanja pulznih vlakov z največjo mediano vrednostjo razlike 0,06 s (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$). Mediane vrednosti razlik na vseh ostalih točkah rastline 2 so bile enake 0 s.

4.2.1.2.3 *Podisus nigrispinus* FS1

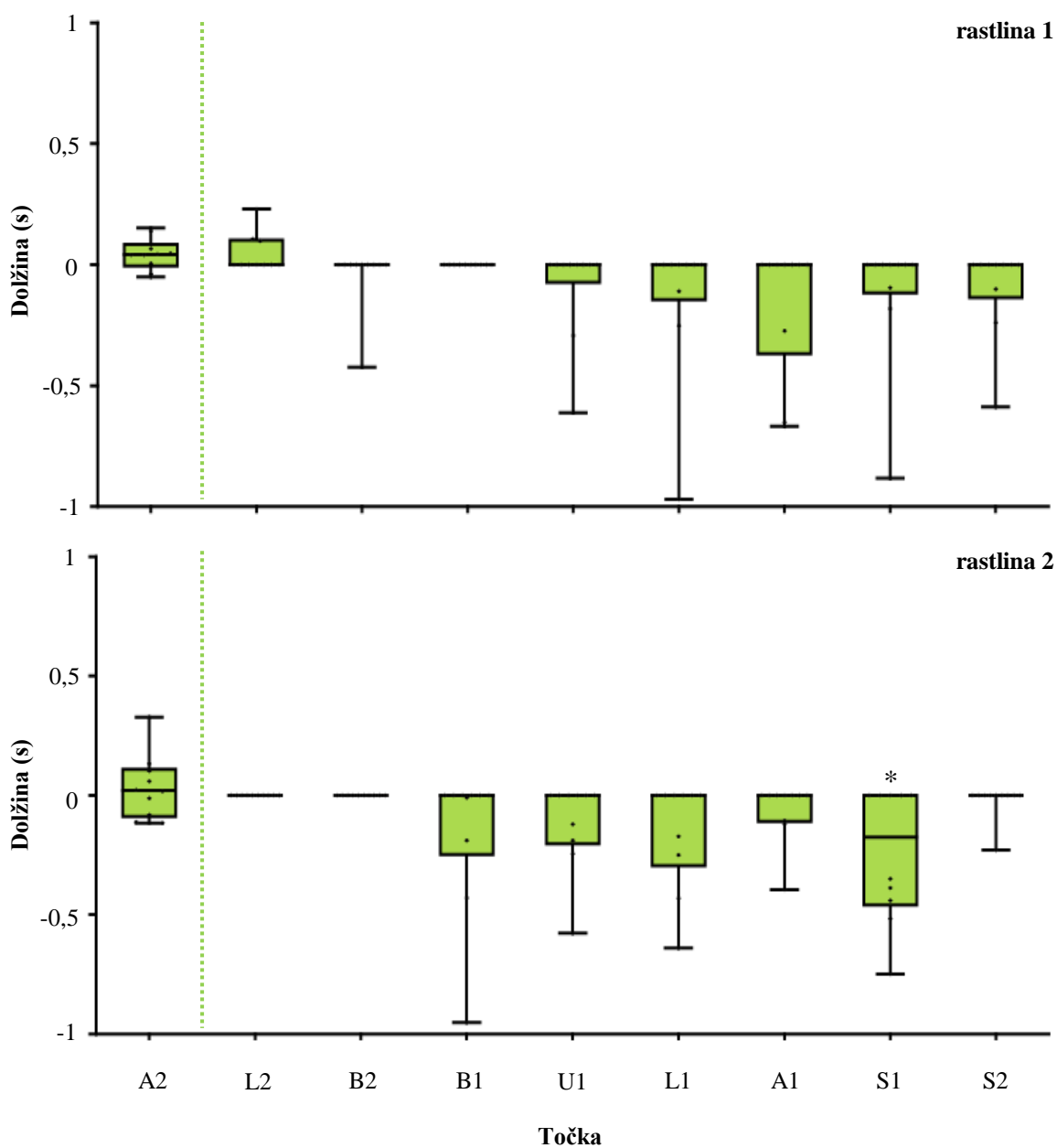
Med prenosom *P. nigrispinus* FS1 z vira na listu do različnih točk na rastlini večinoma ni prihajalo do statistično značilnih sprememb v dolžini posameznih pulzov napeva (Slika 51, Tabela 7). Izračunane mediane vrednosti razlik so bile na večini točk enake 0 s, kar velja tako za rastlino 1 (8 od 9 točk) kot za rastlino 2 (7 od 9 točk). Analiza dolžine je pokazala statistično značilno spremembo le na točki S1 rastline 2, kjer mediana vrednost razlike v dolžinah izmerjenih na tej točki in na viru na listu (A2) znaša -0,18 s (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,05$).



Slika 50: Razlike v dolžinah pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 50: Differences in *P. bidens* FS1 pulse train duration times on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dolžinah pulznih vlakov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v dolžinah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dolžino na viru (A2) in dolžino v predvajanem napevu (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 7.



Slika 51: Razlike v dolžinah pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 51: Differences in *P. nigrispinus* FS1 pulse duration times on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dolžinah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v dolžinah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dolžino na viru (A2) in dolžino v predvajanjem napevu (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: P>0,05). Za natančne vrednosti glej Tabelo 7.

Tabela 7: Dolžina pulzov in pulzних vlakov napevov *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na list rastline**Table 7: Pulse and pulse train duration times of *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 and *P. nigrispinus* FS1 on different points on the plant when the source of vibration was on the plant leaf**

V tabeli so prikazane mediane vrednosti dolžin pulzov in pulzних vlakov izbranih napevov na viru (ori – naravni napev, ki smo ga predvajali na rastlino, A2 – vir na listu rastline) in na različnih točkah na rastlini (A2, L2, B2, B1, U1, L1, A1, S1, S2), mediane vrednosti razlik v dolžinah med posamezno točko na rastlini in virom ter statistična značilnost razlik (P) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test).

DOLŽINA (s)											
<i>Nezara viridula</i> FS1											
LIST 1				LIST 2							
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	1,35	A2	1,23	-0,12	0,002	ori	1,35	A2	1,38	0,03	0,084
A2	1,23	L2	1,46	0,20	0,006	A2	1,38	L2	1,38	0,00	NA
A2	1,32	B2	1,32	0,00	NA	A2	1,42	B2	1,42	0,00	NA
A2	1,25	B1	1,25	0,00	NA	A2	1,33	B1	1,33	0,00	NA
A2	1,25	U1	1,25	0,00	NA	A2	1,32	U1	1,32	0,00	NA
A2	1,26	L1	1,26	0,00	1,000	A2	1,33	L1	1,33	0,00	NA
A2	1,19	A1	1,25	0,06	0,014	A2	1,27	A1	1,27	0,00	NA
A2	1,32	S1	1,32	0,00	NA	A2	1,32	S1	1,28	0,00	0,109
A2	1,27	S2	1,09	-0,17	0,012	A2	1,31	S2	1,31	0,00	1,000
<i>Picromerus bidens</i> FS1											
LIST 1				LIST 2							
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	0,59	A2	0,72	0,11	0,005	ori	0,59	A2	0,65	0,06	0,001
A2	0,72	L2	0,72	0,00	NA	A2	0,65	L2	0,70	0,03	0,015
A2	0,77	B2	0,74	-0,06	0,004	A2	0,68	B2	0,66	0,00	0,082
A2	0,70	B1	0,68	-0,02	0,034	A2	0,63	B1	0,63	0,00	0,208
A2	0,66	U1	0,55	-0,05	0,019	A2	0,63	U1	0,65	0,00	0,933
A2	0,66	L1	0,59	-0,05	0,181	A2	0,68	L1	0,67	0,00	0,568
A2	0,68	A1	0,62	-0,07	0,009	A2	0,62	A1	0,62	0,00	0,188
A2	0,67	S1	0,62	0,00	0,059	A2	0,67	S1	0,63	0,00	0,068
A2	0,70	S2	0,67	0,00	0,054	A2	0,65	S2	0,75	0,00	0,141
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1											
LIST 1				LIST 2							
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	2,58	A2	2,62	0,04	0,059	ori	2,58	A2	2,65	0,02	0,444
A2	2,62	L2	2,67	0,00	0,113	A2	2,65	L2	2,65	0,00	NA
A2	2,67	B2	2,67	0,00	0,343	A2	2,69	B2	2,69	0,00	NA
A2	2,75	B1	2,75	0,00	NA	A2	2,52	B1	2,45	0,00	0,144
A2	2,51	U1	2,36	0,00	0,196	A2	2,54	U1	2,48	0,00	0,088
A2	2,45	L1	2,20	0,00	0,201	A2	2,55	L1	2,55	0,00	0,067
A2	2,57	A1	2,45	0,00	0,103	A2	2,53	A1	2,43	0,00	0,154
A2	2,46	S1	2,25	0,00	0,217	A2	2,52	S1	2,42	-0,18	0,022
A2	2,59	S2	2,59	0,00	0,158	A2	2,52	S2	2,52	0,00	0,343

4.2.2 Vpliv na dominantno frekvenco pulzov in pulznih vlakov

Vpliv rastline na frekvenčne lastnosti posameznih napevov je bil nekoliko izrazitejši kot vpliv na časovne lastnosti, saj so vrednosti dominantne frekvence na nekaterih točkah statistično značilno odstopale od naravne variabilnosti dominantne frekvence pulzov predvajanih naravnih napevov (Slike 52 – 57, Tabeli 8, 9).

Med prenosom po rastlini se je dominantna frekvenca na nekaterih točkah povečala in na drugih zmanjšala, vendar velikost sprememb in točke, na katerih je bila razlika dominantnih frekvenc statistično značilna, niso sovpadale niti med rastlinama fižola niti med napevi. Iz rezultatov ni bilo mogoče sklepati na trend spreminjanja dominantne frekvence pulzov in pulznih vlakov niti, ko je stimulacija potekala na stebelu rastline fižola (S2), kot tudi ne, ko smo napeve predvajali na apeks lista (A2).

Na rastlini so se v frekvenčnih spektrih pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 frekvence z največjo intenziteto pojavljale v frekvenčnem območju pod 50 Hz, dominantna frekvenca pa je bila v vseh primerih enaka 0 Hz. Glede na to, da se je dominantna frekvenca pulzov v predvajanem naravnem napevu nahajala v območju okrog 50 Hz (Tabela 1) in je bil frekvenčni spekter s frekvenčnimi komponentami do 50 Hz in dominantnim vrhom pri 0 Hz značilen za šum, ko na rastlini nismo vzbujali nobenih vibracij, smo pri frekvenčni analizi tega napeva upoštevali le frekvenčne komponente višje od 50 Hz.

Med predvajanjem tega napeva na rastlino je pogosto prihajalo do izrazite spremembe dominantne frekvence in premika dominantnega frekvenčnega vrha nekaterih pulzov v območje okoli 100 Hz. Na posamezni točki na rastlini so se tako pojavljali tako pulzi z nižjo frekvenco kot tisti z višjo.

4.2.2.1 Stimulacija na stebelu rastline

4.2.2.1.1 *Nezara viridula* FS1

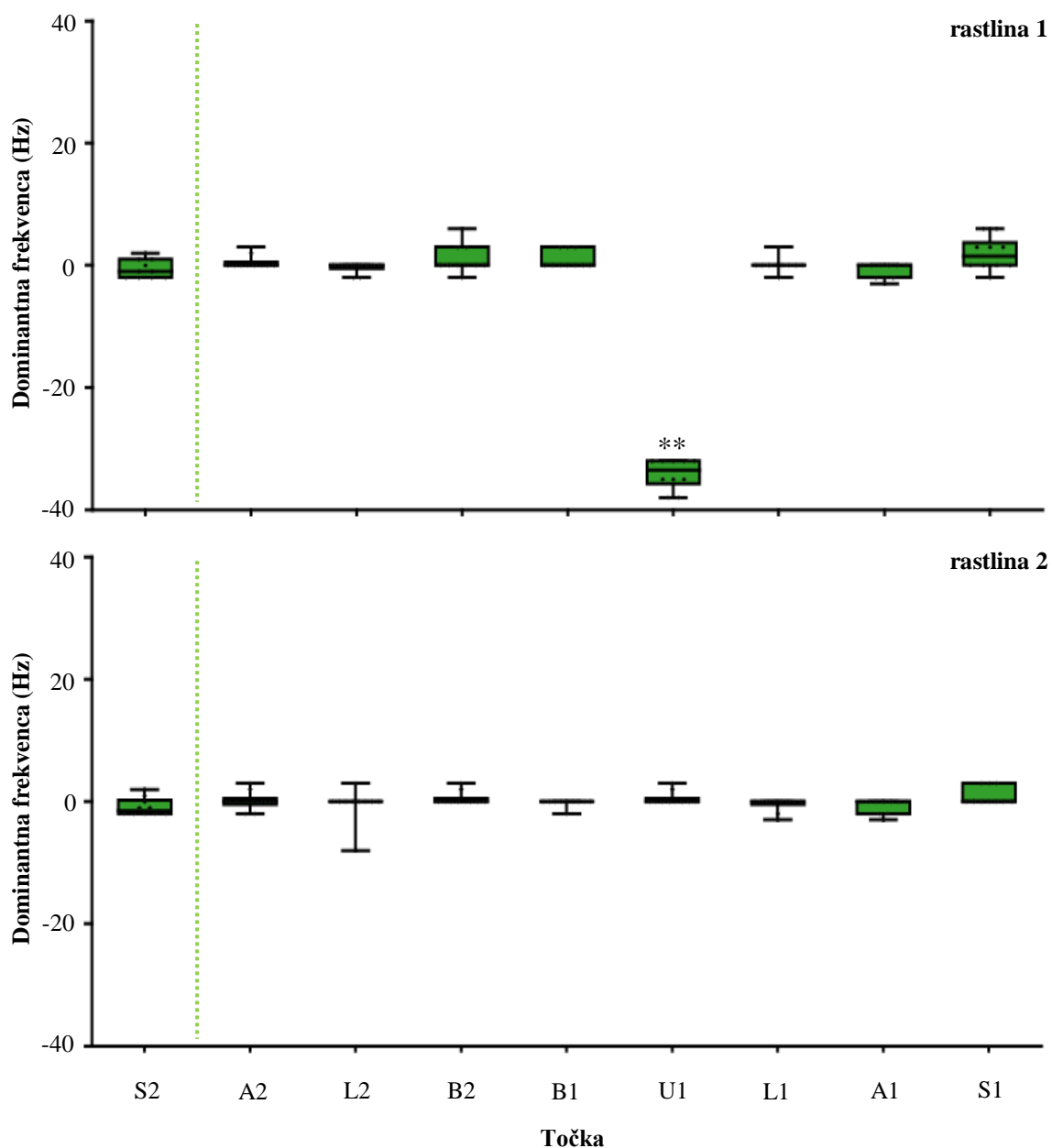
Ko smo napev *N. viridula* FS1 predvajali na steblo rastline, je med prenosom po rastlini prihajalo do minimalnih sprememb dominantne frekvence posameznih pulzov v napevu, mediana vrednost razlike dominantnih frekvenc med posamezno točko in virom pa je bila na večini točk enaka 0 Hz (Slika 52, Tabela 8). Do statistično značilne spremembe je prišlo le na točki U1 rastline 1, kjer je dominantna frekvenca izrazito padla v primerjavi s frekvenco na viru. Mediana vrednost razlike je znašala -33,5 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).

4.2.2.1.2 *Picromerus bidens* FS1

Pri prenosu pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 se je dominantna frekvenca na nekaterih točkah povečala, na drugih pa zmanjšala (Slika 53, Tabela 8). Statistično značilne razlike so se pojavile na 6 od 9 točk na rastlini 1 in na 4 od 9 točk rastlini 2. Velikost sprememb ne kaže povezave z oddaljenostjo od vira, prav tako se spremembe na eni rastlini ne ujemajo s spremembami na drugi.

Na rastlini 1 je največja mediana vrednost razlik na točkah, kjer je prišlo do statistično značilnega povečanja dominantne frekvence, znašala 13 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$), na točkah, kjer je prišlo do statistično značilnega zmanjšanja pa -2,5 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$).

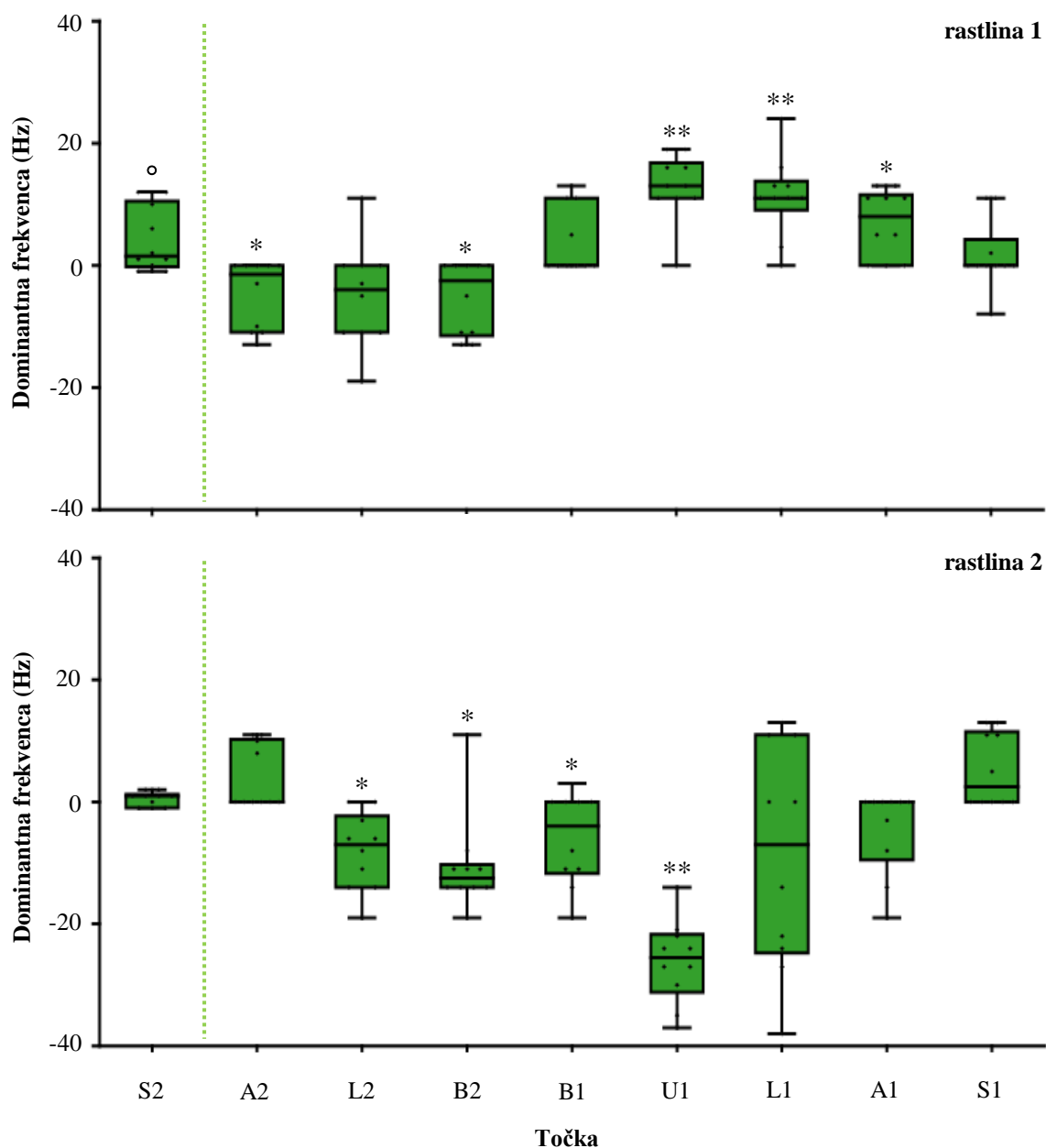
Na rastlini 2 je med prenosom pulznih vlakov po rastlini prihajalo do znižanja dominantne frekvence. Največja mediana vrednost statistično značilne razlike je znašala -25,5 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).



Slika 52: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva *N. viridula* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebelu rastline fižola

Figure 52: Differences in *N. viridula* FS1 dominant frequency on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dominantnih frekvencah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebelu (S2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročajmi predstavlja razliko med dominantno frekvenco na viru (S2) in dominantno frekvenco v predvajanem napevu (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: P>0,05). Za natančne vrednosti glej Tabela 8.



Slika 53: Razlike v dominantnih frekvencah pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebli rastline fižola

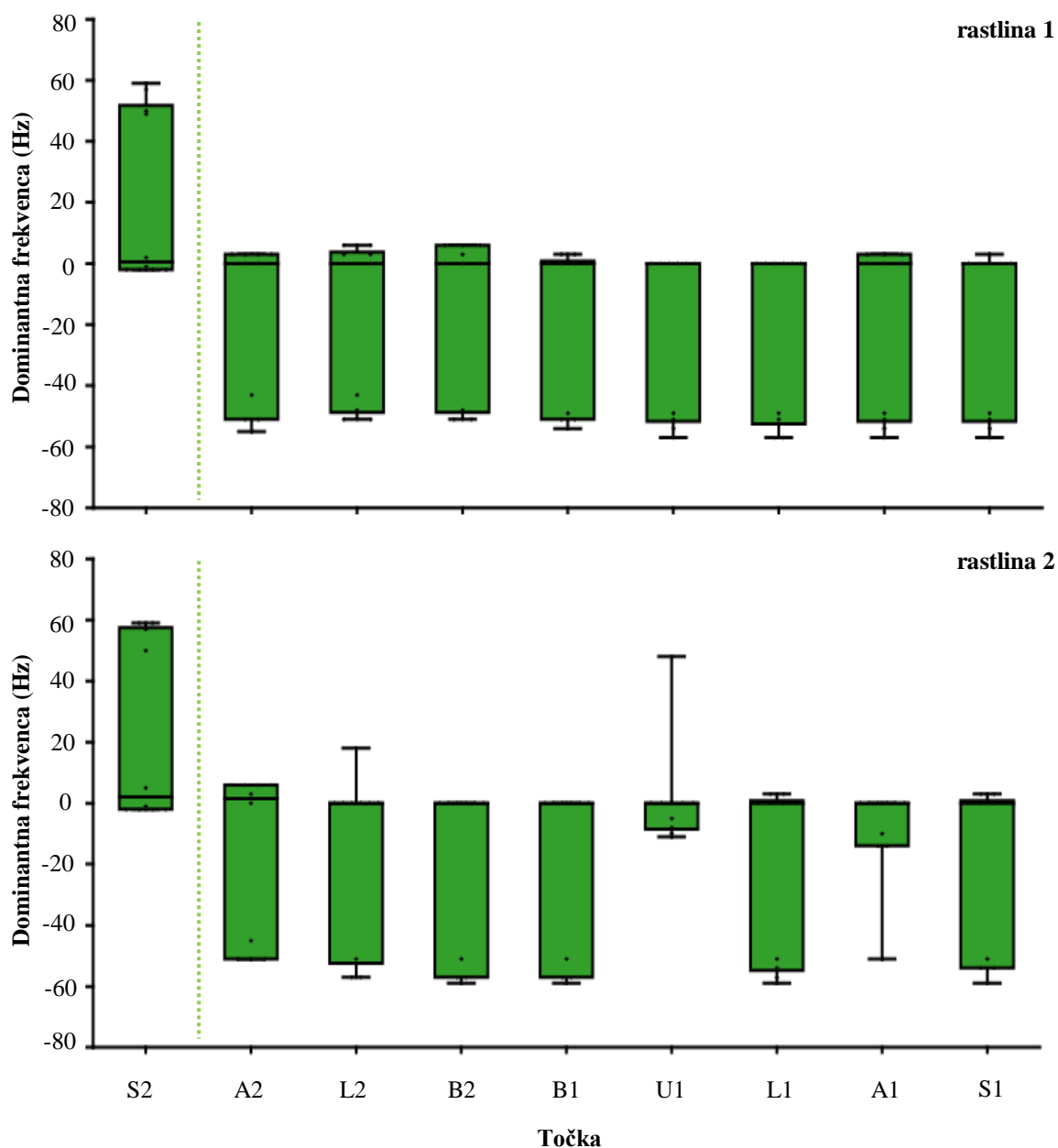
Figure 53: Differences in *P. bidens* FS1 pulse train dominant frequency on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dominantnih frekvencah pulznih vlakov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebli (S2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dominantno frekvenco na viru (S2) in dominantno frekvenco v predvajanem napevu (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 8.

4.2.2.1.3 *Podisus nigrispinus* FS1

Tako kot v primeru vzbujanja vibracij na listu rastline je tudi med vzbujanjem vibracij na steblu rastline prišlo do pojava premika dominantne frekvence iz območja okrog 50 Hz v območje okoli 100 Hz in nazaj. Tudi v tem primeru so se na posameznih točkah poleg pulzov z dominantno frekvenco okrog 50 Hz pogosto pojavljali tudi pulzi z dominantno frekvenco okrog 100 Hz, kar je prispevalo k variabilnosti razlike dominantnih frekvenc med posamezno točko in virom.

Kljub temu med prenosom pulzov z vira na steblu na ostale dele rastline sprememba dominantne frekvence posameznih pulzov na nobeni od točk niti na rastlini 1 niti na rastlini 2 ni bila statistično značilna, mediane vrednosti razlik pa so bile večinoma enake 0 Hz (Slika 54, Tabela 8).



Slika 54: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebelu rastline fižola

Figure 54: Differences in *P. nigrispinus* FS1 pulse dominant frequency on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dominantnih frekvencah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebelu (S2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Frekvence izmerjene na posamezni točki in na viru se niso statistično značilno razlikovale ($N=10$, Wilcoxon-Mann-Whitney test: $P>0,05$). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dominantno frekvenco na viru (S2) in dominantno frekvenco v predvajanjem napevu ($N=10$, Wilcoxon-Mann-Whitney test: $P>0,05$). Za natančne vrednosti glej Tabelo 8.

Tabela 8: Dominantna frekvenca pulzov in pulznih vlakov napevov *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na steblo rastline**Table 8: Pulse and pulse train dominant frequency of *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 and *P. nigrispinus* FS1 on different points on the plant when the source of vibration was on the plant stem**

V tabeli so prikazane mediane vrednosti dominantnih frekvenc pulzov in pulznih vlakov izbranih napevov na viru (ori – naravni napev, ki smo ga predvajali na rastlino, S2 – vir na stebelu rastline) in na različnih točkah na rastlini (S2, A2, L2, B2, B1, U1, L1, A1, S1), mediane vrednosti razlik v dominantnih frekvencah med posamezno točko na rastlini in virom ter statistična značilnost razlik (P) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test).

DOMINANTNA FREKVENCA (Hz)											
<i>Nezara viridula</i> FS1											
STEBLO 1						STEBLO 2					
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	96,0	S2	94,0	-1,0	0,201	ori	96,0	S2	94,0	-2,0	0,086
S2	94,0	A2	95,5	0,0	0,371	S2	94,0	A2	94,0	0,0	0,706
S2	94,0	L2	94,0	0,0	0,157	S2	94,0	L2	94,0	0,0	1,000
S2	94,0	B2	97,0	0,0	0,198	S2	94,0	B2	94,0	0,0	0,371
S2	94,0	B1	97,0	0,0	0,149	S2	94,0	B1	94,0	0,0	1,000
S2	94,0	U1	62,0	-33,5	0,004	S2	94,0	U1	95,5	0,0	0,371
S2	94,0	L1	94,0	0,0	1,000	S2	94,0	L1	94,0	0,0	0,180
S2	94,0	A1	94,0	0,0	0,059	S2	94,0	A1	94,0	0,0	0,103
S2	94,0	S1	97,0	1,5	0,056	S2	94,0	S1	95,5	0,0	0,149
<i>Picromerus bidens</i> FS1											
STEBLO 1						STEBLO 2					
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	125,0	S2	132,0	1,5	0,034	ori	125,0	S2	125,5	1,0	0,190
S2	132,0	A2	125,5	-1,5	0,042	S2	125,5	A2	132,0	0,0	0,098
S2	130,5	L2	124,0	-4,0	0,102	S2	125,5	L2	119,5	-7,0	0,012
S2	130,5	B2	124,0	-2,5	0,041	S2	124,0	B2	113,0	-12,5	0,013
S2	124,0	B1	132,0	0,0	0,098	S2	124,0	B1	122,5	-4,0	0,033
S2	124,0	U1	141,5	13,0	0,009	S2	125,5	U1	100,0	-25,5	0,006
S2	124,0	L1	137,0	11,0	0,008	S2	124,0	L1	117,0	-7,0	0,092
S2	124,0	A1	135,0	8,0	0,021	S2	125,5	A1	124,0	0,0	0,068
S2	125,5	S1	132,0	0,0	0,357	S2	124,0	S1	133,5	2,5	0,057
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1											
STEBLO 1						STEBLO 2					
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	53,0	S2	52,5	0,5	0,302	ori	53,0	S2	54,0	2,0	0,218
S2	52,5	A2	54,0	0,0	0,287	S2	54,0	A2	57,0	1,5	0,401
S2	54,0	L2	57,0	0,0	0,292	S2	54,0	L2	51,0	0,0	0,198
S2	54,0	B2	57,0	0,0	0,551	S2	54,0	B2	51,0	0,0	0,098
S2	54,0	B1	54,0	0,0	0,140	S2	54,0	B1	51,0	0,0	0,098
S2	54,0	U1	51,0	0,0	0,125	S2	54,0	U1	75,5	0,0	0,625
S2	54,0	L1	51,0	0,0	0,098	S2	54,0	L1	54,0	0,0	0,141
S2	52,5	A1	54,0	0,0	0,202	S2	54,0	A1	54,0	0,0	0,098
S2	54,0	S1	51,0	0,0	0,125	S2	54,0	S1	54,0	0,0	0,140

4.2.2.2 Stimulacija na listu rastline

4.2.2.2.1 *Nezara viridula* FS1

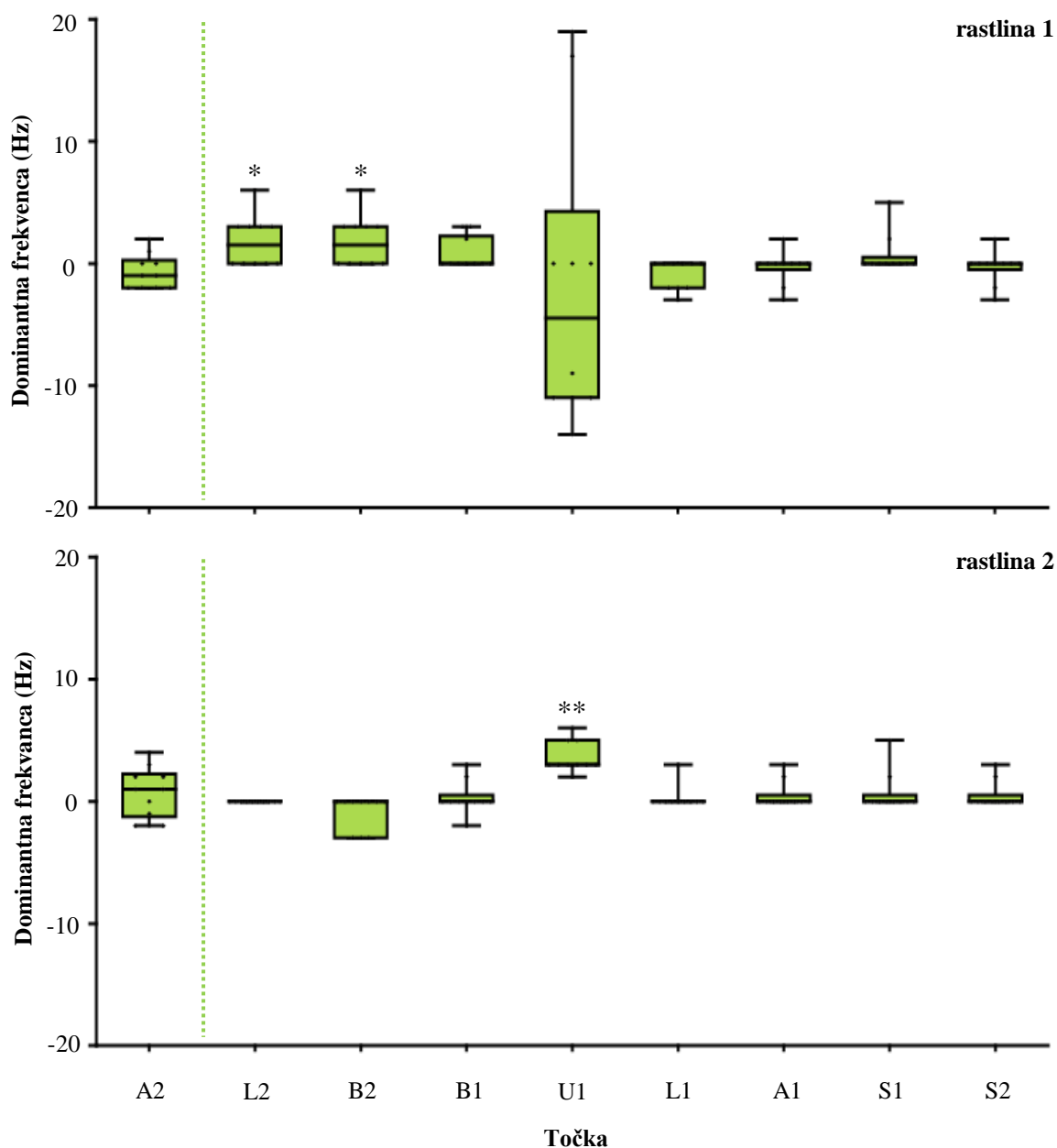
Med prenosom pulzov *N. viridula* FS1, ko smo napev predvajali na list rastline fižola, večinoma ni prišlo do statistično značilnih sprememb v njihovi dominantni frekvenci (Slika 55, Tabela 9). Na rastlini 1 se je statistično značilna razlika pojavila le na dveh točkah od 9, kjer je največja mediana vrednost razlike dominantnih frekvenc med točko in virom (A2) znašala 1,5 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$). Na rastlini 2 se je dominantna frekvenca statistično značilno spremenila le na eni točki, mediana vrednost razlike pa je znašala 3 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).

4.2.2.2.2 *Picromerus bidens* FS1

Dominantna frekvenca pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 je med prenosom po rastlini naraščala in padala, vendar nismo opazili ujemanja med spremembami na eni in drugi rastlini (Slika 56, Tabela 9). Velikost sprememb na nobeni od rastlin ni kazala povezave z oddaljenostjo od vira na listu (A2). Na obeh rastlinah so se statistično značilne spremembe dominantne frekvence pojavile na šestih od 9 točk.

Na rastlini 1 je največja mediana vrednost razlik v dominantnih frekvencah med posamezno točko in virom znašala -22 Hz na točkah, kjer je prišlo do znižanja dominantne frekvence, (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,05$) in 15 Hz na točkah, kjer se je dominantna frekvenca povečala (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).

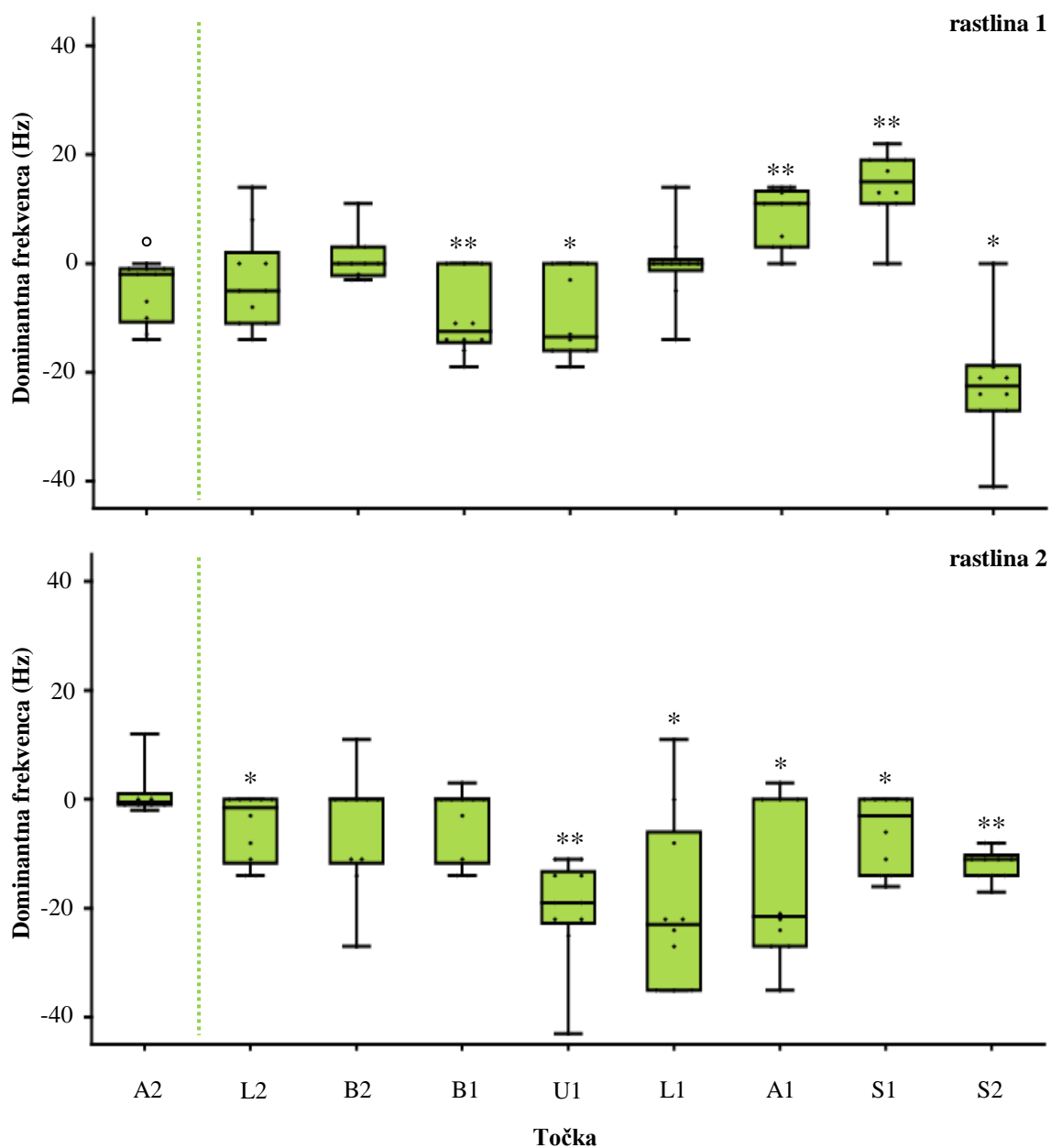
Na rastlini 2 je na vseh točkah, kjer je prišlo do statistično značilnih razlik, dominantna frekvenca padla pod vrednost na viru, največja vrednost mediane razlik pa je znašala -23 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$).



Slika 55: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva *N. viridula* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 55: Differences in *N. viridula* FS1 pulse dominant frequency on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dominantnih frekvencah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dominantno frekvenco na viru (A2) in dominantno frekvenco v predvajanem napevu (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: P>0,05). Za natančne vrednosti glej Tabela 9.



Slika 56: Razlike v dominantnih frekvencah pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

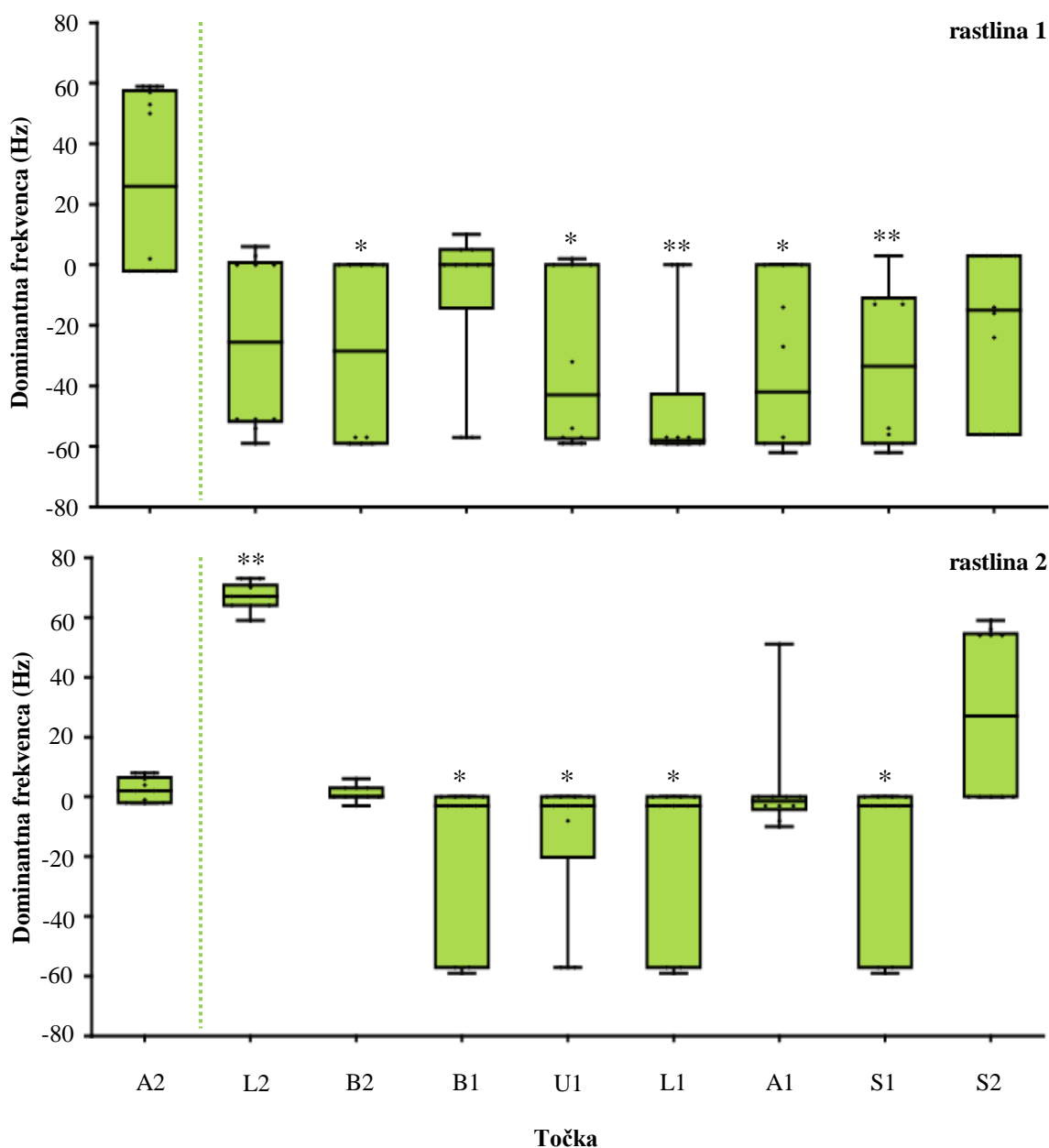
Figure 56: Differences in *P. bidens* FS1 pulse train dominant frequency on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dominantnih frekvencah pulznih vlakov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test in Wilcoxon-Mann-Whitney test: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dominantno frekvenco na viru (A2) in dominantno frekvenco v predvajanem napevu (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: ° $P < 0,05$, °° $P < 0,01$, °°° $P < 0,001$). Za natančne vrednosti glej Tabelo 9.

4.2.2.2.3 *Podisus nigrispinus* FS1

Sprememba dominantne frekvence pulzov napeva *P. nigrispinus* je bila tako na rastlini 1 kot na rastlini 2 statistično značilna na 5 od devetih točk (Slika 57, Tabela 9). Zaradi sočasnega pojavljanja pulzov z dominantno frekvenco okrog 50 Hz in pulzov z dominantno frekvenco v območju okrog 100 Hz, je variabilnost razlik v dominantnih frekvencah med posamezno točko in virom razmeroma velika.

Na rastlini 1 je prihajalo do statistično značilnega znižanja dominantne frekvence v primerjavi s frekvenco na viru na listu, največja mediana vrednost razlike pa je znašala -58 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$). Na rastlini 2 se je dominantna frekvenca na nekaterih točkah povišala, na drugih pa znižala. Največja mediana vrednost razlike je na točkah, kjer je prišlo do statistično značilnega zvišanja dominantne frekvence, znašala 67 Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$), na točkah, kjer se je dominantna frekvenca statistično značilno znižala, pa -3Hz (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$).



Slika 57: Razlike v dominantnih frekvencah pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 57: Differences in *P. nigrispinus* FS1 pulse dominant frequency on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v dominantnih frekvencah pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v frekvencah izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko med dominantno frekvenco na viru (A2) in dominantno frekvenco v predvajanem napevu (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: P>0,05). Za natančne vrednosti glej Tabela 9.

Tabela 9: Dominantna frekvenca pulzov in pulznih vlakov napevov *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na list rastline**Table 9: Pulse and pulse train dominant frequency of *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 and *P. nigrispinus* FS1 on different points on the plant when the source of vibration was on the plant leaf**

V tabeli so prikazane mediane vrednosti dominantnih frekvenc pulzov in pulznih vlakov izbranih napevov na viru (ori – naravni napev, ki smo ga predvajali na rastlino, A2 – vir na listu rastline) in na različnih točkah na rastlini (A2, L2, B2, B1, U1, L1, A1, S1, S2), mediane vrednosti razlik v dominantnih frekvencah med posamezno točko na rastlini in virom ter statistična značilnost razlik (P) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test).

DOMINANTNA FREKVENCA (Hz)											
<i>Nezara viridula</i> FS1											
LIST 1						LIST 2					
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	96,0	A2	94,0	-1,0	0,149	ori	96,0	A2	97,0	1,0	0,255
A2	94,0	L2	97,0	1,5	0,048	A2	97,0	L2	97,0	0,0	NA
A2	94,0	B2	97,0	1,5	0,048	A2	99,0	B2	97,0	0,0	0,083
A2	94,0	B1	97,0	0,0	0,174	A2	94,0	B1	94,0	0,0	0,586
A2	94,0	U1	90,0	-4,5	0,865	A2	94,0	U1	97,0	3,0	0,005
A2	94,0	L1	94,0	0,0	0,059	A2	94,0	L1	94,0	0,0	1,000
A2	94,0	A1	94,0	0,0	0,414	A2	94,0	A1	94,0	0,0	0,371
A2	94,0	S1	94,0	0,0	0,371	A2	94,0	S1	94,0	0,0	0,371
A2	94,0	S2	94,0	0,0	0,414	A2	94,0	S2	94,0	0,0	0,371
<i>Picromerus bidens</i> FS1											
LIST 1						LIST 2					
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	125,0	A2	121,0	-2,0	0,016	ori	125,0	A2	125,5	-0,5	0,660
A2	121,0	L2	114,5	-5,0	0,325	A2	125,5	L2	122,5	-1,5	0,042
A2	118,0	B2	118,0	0,0	0,507	A2	128,0	B2	124,0	0,0	0,131
A2	126,5	B1	114,5	-12,5	0,002	A2	125,5	B1	124,0	0,0	0,103
A2	126,5	U1	113,0	-13,5	0,017	A2	133,5	U1	113,0	-19,0	0,005
A2	117,0	L1	114,5	0,0	0,854	A2	128,0	L1	101,0	-23,0	0,015
A2	116,0	A1	124,0	11,0	0,009	A2	124,0	A1	103,5	-21,5	0,028
A2	118,0	S1	133,5	15,0	0,009	A2	125,5	S1	122,5	-3,0	0,042
A2	117,0	S2	95,5	-22,5	0,047	A2	124,0	S2	113,0	-11,0	0,005
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1											
LIST 1						LIST 2					
vir	točka		razlika	P	vir	točka		razlika	P		
ori	53,0	A2	78,0	26,0	0,121	ori	53,0	A2	55,5	2,0	0,148
A2	78,0	L2	54,0	-25,5	0,074	A2	55,5	L2	121,0	67,0	0,006
A2	79,5	B2	51,0	-28,5	0,038	A2	52,5	B2	55,5	0,0	0,203
A2	106,5	B1	108,0	0,0	0,786	A2	54,0	B1	51,0	-3,0	0,026
A2	108,0	U1	51,0	-43,0	0,027	A2	54,0	U1	51,0	-3,0	0,026
A2	109,0	L1	51,0	-58,0	0,009	A2	54,0	L1	51,0	-3,0	0,026
A2	109,0	A1	51,0	-42,0	0,017	A2	54,0	A1	51,0	-1,5	0,396
A2	110,0	S1	54,0	-33,5	0,007	A2	54,0	S1	51,0	-3,0	0,026
A2	109,0	S2	54,0	-15,0	0,080	A2	54,0	S2	108,0	27,0	0,055

4.2.3 Vpliv na hitrost pulzov in pulznih vlakov

Med prenosom napevov *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 po rastlini je prihajalo do izrazitih statistično značilnih sprememb hitrosti (intenzitete) posameznih pulzov in pulznih vlakov.

Hitrost naravnih napevov, ki smo jih predvajali na rastlino, je znašala 1 mm/s. Ob vstopu v rastlino na steblo (S2) ali na listu (A2) je hitrost bodisi narasla bodisi padla, sprememba pa se je večinoma znatno razlikovala tako med rastlinama 1 in 2 kot tudi med napevi. Z oddaljevanjem od vira je hitrost pulzov nesorazmerno padala in naraščala, v vzorcu sprememb med prenosom pa je le na nekaterih točkah mogoče opaziti ponovljivost med obema rastlinama in med napevi.

Ob predvajanju napevov na steblo rastline se je pri vseh treh napevih in na obeh rastlinah med prenosom na sosednjo točko (S1) praviloma pojavil izrazit padec hitrosti, ki je nato med prenosom preko stranskih listov naraščala in padala. Kljub razmeroma simetrični zgradbi rastline, je bil pri posameznem napevu obseg sprememb na točkah nasprotno ležečih si stranskih listov izrazito različen (Slike 58 – 60, Tabela 10). Med predvajanjem napevov na apeks lista je pri vseh treh napevih in na obeh rastlinah prišlo do izrazitega padca hitrosti med točkama L2 in B2, ki sta bili viru najbližji, ter njenega povečanja na točki A1, ki je bila od vira najbolj oddaljena (Slike 61 – 63, Tabela 11).

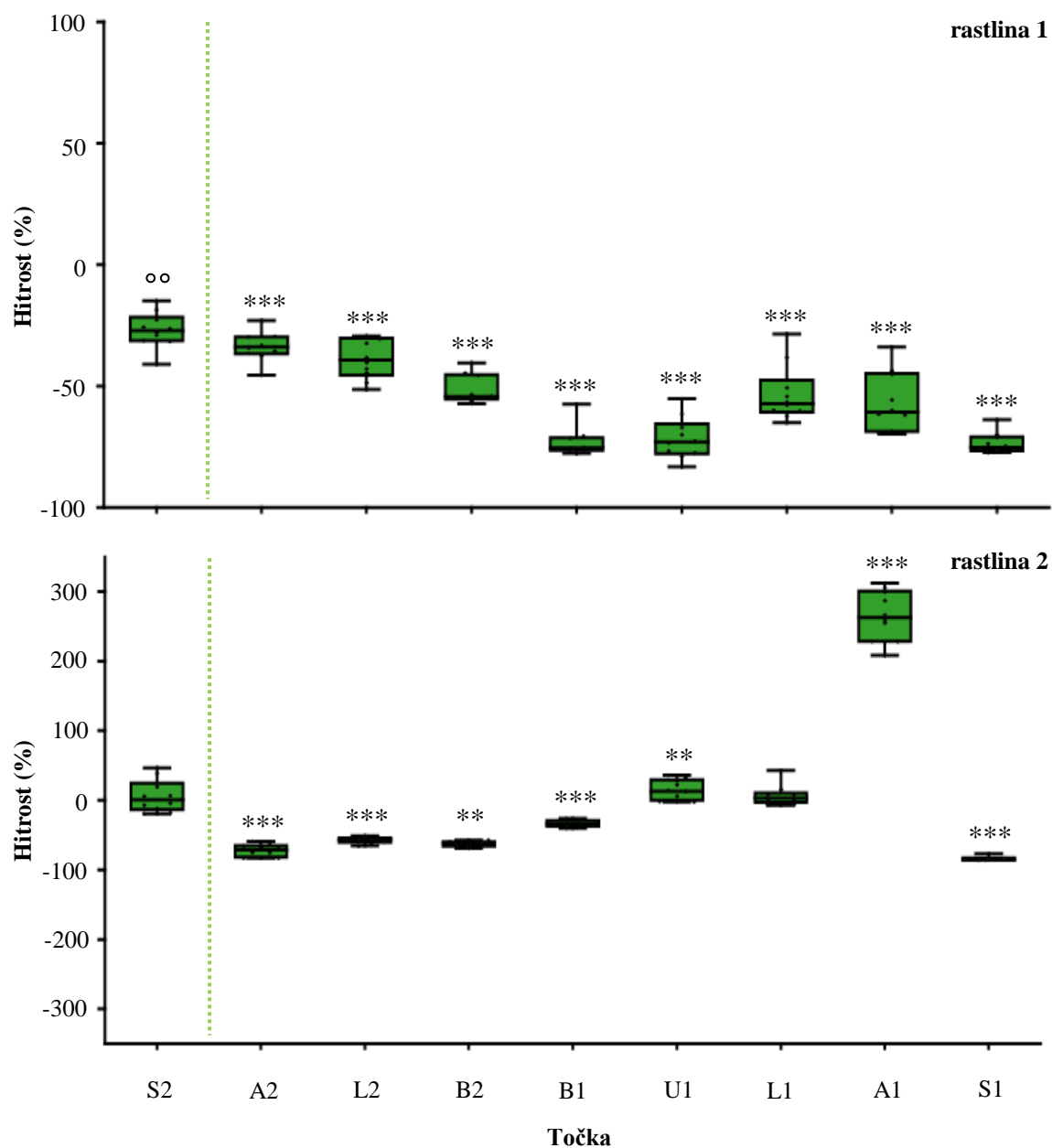
Razliko v hitrostih med posamezno točko in virom smo izrazili kot odstotek hitrosti izmerjene na viru.

4.2.3.1 Stimulacija na steblu rastline

4.2.3.1.1 *Nezara viridula* FS1

Med prenosom napeva *N. viridula* FS1 s stebla (S2) na ostale dele rastline je na večini točk prišlo do statistično značilnih sprememb hitrosti pulzov (Slika 58, Tabela 10). Na rastlini 1 je po statistično značilnem padcu hitrosti ob vstopu v rastlino na S2, kjer je mediana vrednost razlike hitrosti znašala -27,10 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$), in dodatnem znižanju na sosednji točki na steblu (S1), kjer se je mediana vrednost razlike povečala na -75,19 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$), hitrost med prenosom vzdolž stranskih listov nekoliko narasla, vendar vrednosti na nobeni točki niso presegle vrednosti na viru. Na listu 1 (točke B1, U1, L1, A1) je mediana vrednost razlike hitrosti med posamezno točko in virom znašala med -75,41 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$) in -57,22 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$), na listu 2 (točke B2, L2, A2) pa med -54,33 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$) in -34,01 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$).

Na rastlini 2 je bil vzorec sprememb hitrosti nekoliko drugačen od vzorca na rastlini 1, čeprav je bilo tudi tu mogoče opaziti izrazit statistično značilen padec hitrosti na točki S1 z mediano vrednostjo razlike -84,76 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$). Kljub simetrični zgradbi rastline smo opazili izrazito razliko v spremembah hitrosti med prenosom vzdolž nasprotno ležečih si listov. Mediana vrednost razlike hitrosti je na listu 1 znašala med -34,11 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$) in 262,71 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$), na listu 2 pa med -71,29 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$) in -56,58 % (N=10, dvosmerni Studentov t -test, $P < 0,001$).



Slika 58: Razlike v hitrostih pulzov napeva *N. viridula* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebli rastline fižola

Figure 58: Differences in *N. viridula* FS1 pulse velocity on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

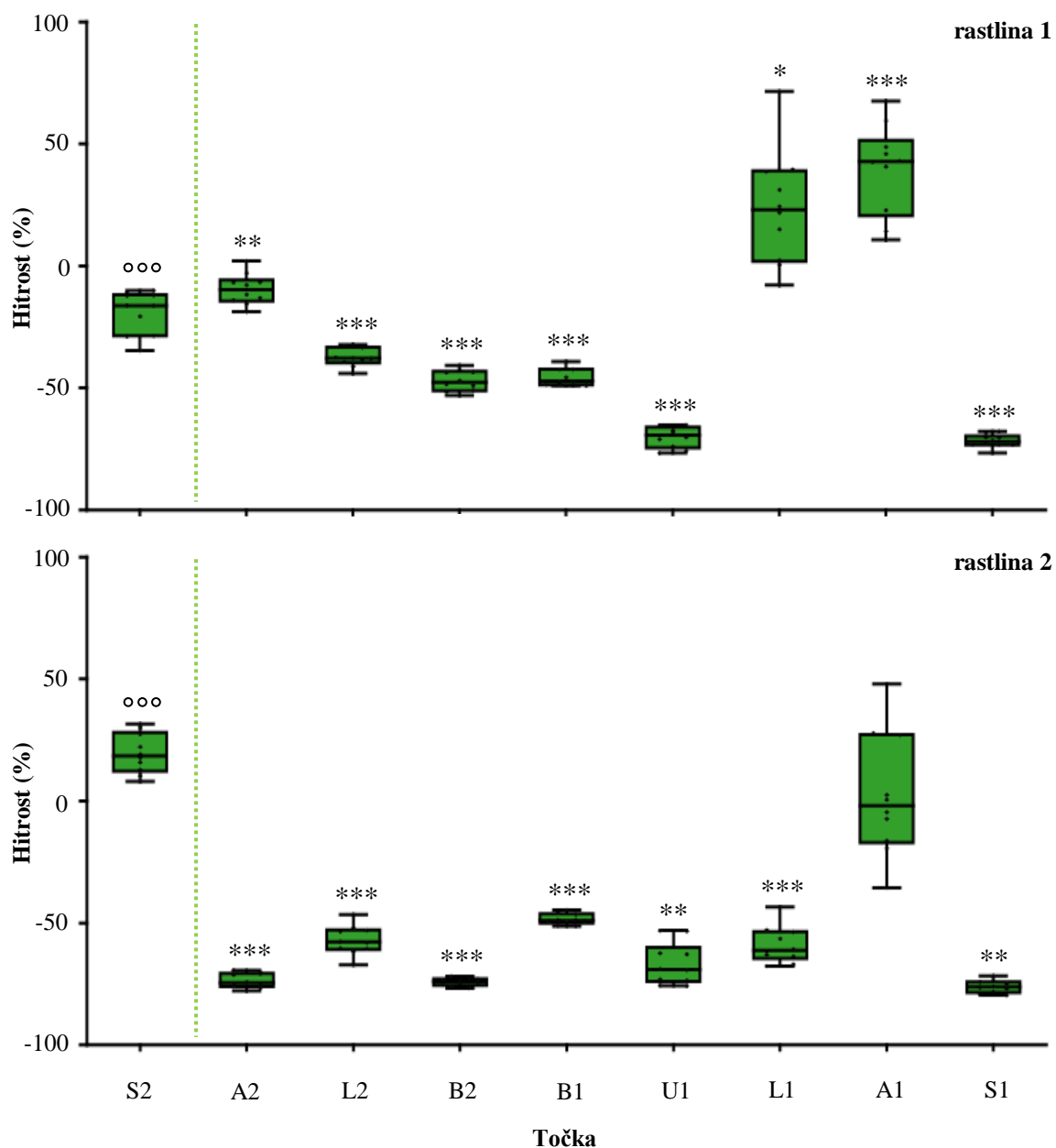
Na sliki so prikazane razlike v hitrostih pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebli (S2). Razlike so izražene kot odstotek hitrosti izmerjene na viru. Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v hitrostih izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test in Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko v hitrostih na viru (S2) in v predvajanem napevu (1mm/s) (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabelo 10.

4.2.3.1.2 *Picromerus bidens* FS1

Hitrost pulzov napeva *P. bidens* FS1 je med prenosom po rastlini naraščala in padala, spremembe pa so se na nekaterih točkah med rastlinama 1 in 2 ujemale. Na obeh rastlinah smo opazili izrazito neujemanje sprememb hitrosti na točkah nasprotno ležečih stranskih listov (Slika 59, Tabela 10).

Spremembe na rastlini 1 so bile na vseh točkah statistično značilne. Ob vstopu napeva v rastlino (S2) je prišlo do znižanja hitrosti z mediano vrednostjo razlike -16,24 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$). Na sosednji točki na steblu (S1) se je hitrost pulzov dodatno zmanjšala, tako da je mediana vrednost razlike hitrosti padla na -71,95 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$). Med prenosom vzdolž stranskih listov so vrednosti hitrosti nekoliko narasle. Mediane vrednosti razlik na točkah lista 1 so se gibale med -69,37 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$) in 42,81 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$), na točkah lista 2 pa med -47,72 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$) in -9,79 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$).

Na rastlini 2 je ob vstopu napeva v rastlino hitrost statistično značilno narasla, tako da je mediana vrednost razlike znašala 18,40 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$). Na sosednji točki na steblu (S1) je tako kot na rastlini 1 prišlo do izrazitega padca hitrosti z mediano vrednostjo razlike -76,21 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$). Mediane vrednosti statistično značilnih razlik so se med prenosom po listu 1 gibale med -69,01 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$) in -48,95 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$), med prenosom po listu 2 pa med -74,36 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$) in -57,84 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$).



Slika 59: Razlike v hitrostih pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na steblu rastline fižola

Figure 59: Differences in *P. bidens* FS1 pulse train velocity on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v hitrostih pulznih vlakov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na steblu (S2). Razlike so izražene kot odstotek hitrosti izmerjene na viru. Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v hitrostih izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test in Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko v hitrostih na viru (S2) in v predvajanjem napevu (1mm/s) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 10.

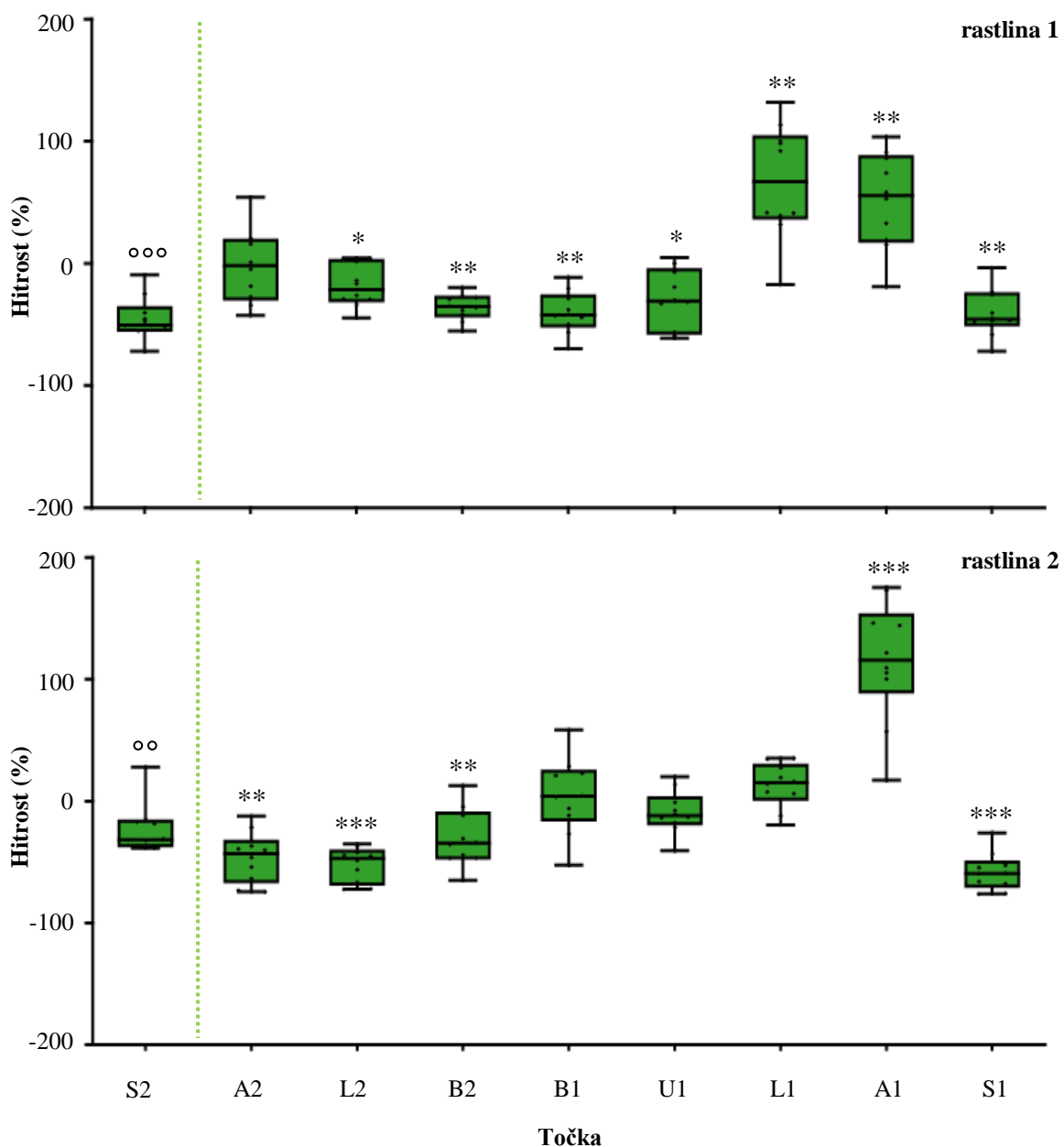
4.2.3.1.3 *Podisus nigrispinus* FS1

Med prenosom pulzov napeva *P. nigrispinus* s stebela na druge dele rastline je prihajalo do izrazitih statistično značilnih sprememb hitrosti, ki pa se na posameznih točkah med rastlinama večinoma niso ujemale. Neujemanje se je pojavljalo tudi med točkami nasprotno ležečih stranskih listov iste rastline (Slika 60, Tabela 10).

Pri vstopu napeva *P. nigrispinus* v rastlino na stebelu, se je hitrost posameznih pulzov statistično značilno zmanjšala. Mediana vrednost razlike je na S2 rastline 1 znašala -50,45 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$), na S2 rastline 2 pa -31,49 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$).

Na rastlini 1 je po znižanju hitrosti na stebelu med prenosom vzdolž listov 1 in 2 opaziti tendenco njenega naraščanja, in sicer v smeri od baze proti apeksu lista. Mediane vrednosti statistično značilnih razlik hitrosti med posamezno točko in virom na stebelu so se na listu 1 gibale med -42,27 % na B1 (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$) in 66,89 % na L1 (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$), na listu 2 pa med -35,49 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$) na B2 in -21,43% na L2 (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,05$).

Na rastlini 2 je po začetnem znižanju hitrosti na stebelu med prenosom pulzov vzdolž listov prišlo do statistično značilnih sprememb hitrosti na vseh točkah lista 2 z medianimi vrednostmi razlike hitrosti med -46,87 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$) in -34,73 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$). Na listu 1 je bila sprememba hitrosti statistično značilna le na točki A1. Na tej točki je hitrost pulzov močno preseгла vrednost na viru, saj je mediana vrednost razlike znašala kar 115,57 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$).



Slika 60: Razlike v hitrostih pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na stebli rastline fižola

Figure 60: Differences in *P. nigrispinus* FS1 pulse velocity on different distances from the source of vibration on the stem of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v hitrostih pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na stebli (S2). Razlike so izražene kot odstotek hitrosti izmerjene na viru. Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v hitrostih izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test in Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko v hitrostih na viru (S2) in v predvajanem napevu (1mm/s) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: ◊ P<0,05, ◊◊ P<0,01, ◊◊◊ P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabelo 10.

Tabela 10: Hitrost pulzov in pulznih vlakov napevov *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na steblo rastline**Table 10: Pulse and pulse train velocity of *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 and *P. nigrispinus* FS1 on different points on the plant when the source of vibration was on the plant stem**

V tabeli so prikazane mediane vrednosti hitrosti pulzov in pulznih vlakov izbranih napevov na viru (ori – naravni napev, ki smo ga predvajali na rastlino, S2 – vir na steblo rastline) in na različnih točkah na rastlini (S2, A2, L2, B2, B1, U1, L1, A1, S1), mediane vrednosti razlik v hitrostih med posamezno točko na rastlini in virom ter statistična značilnost razlik (P) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test). Razlika je izražena kot odstotek vrednosti hitrosti na viru. Vrednosti so izražene v absolutnih enotah (units, u), * označuje hitrost 1mm/s predvajanega napeva.

HITROST (u)											
<i>Nezara viridula</i> FS1											
STEBLO 1					STEBLO 2						
vir	točka			razlika (%)	P	vir	točka		razlika (%)	P	
ori	*1710,00	S2	1333,00	-27,10	0,002	ori	*1710,00	S2	1677,50	0,97	0,625
S2	1333,00	A2	877,00	-34,01	0,000	S2	1677,50	A2	536,50	-71,29	0,000
S2	1789,50	L2	1046,00	-39,28	0,000	S2	2169,50	L2	864,50	-56,58	0,000
S2	1282,00	B2	622,00	-54,33	0,000	S2	2200,00	B2	824,50	-62,00	0,002
S2	2174,50	B1	547,50	-75,41	0,000	S2	2249,50	B1	1484,00	-34,11	0,000
S2	2150,50	U1	545,50	-73,02	0,000	S2	2182,00	U1	2384,00	13,40	0,009
S2	2162,50	L1	963,50	-57,22	0,000	S2	2282,00	L1	2395,50	2,96	0,232
S2	2103,00	A1	846,00	-60,77	0,000	S2	2252,00	A1	8616,00	262,71	0,000
S2	2121,00	S1	544,00	-75,19	0,000	S2	2309,50	S1	362,50	-84,76	0,000
<i>Picromerus bidens</i> FS1											
STEBLO 1					STEBLO 2						
vir	točka			razlika (%)	P	vir	točka		razlika (%)	P	
ori	*1510,00	S2	1221,50	-16,24	0,000	ori	*1510,00	S2	1755,50	18,40	0,000
S2	1221,50	A2	1119,00	-9,79	0,002	S2	1755,50	A2	480,00	-74,36	0,000
S2	1678,00	L2	1060,00	-37,85	0,000	S2	1796,00	L2	776,00	-57,84	0,000
S2	1194,50	B2	629,00	-47,72	0,000	S2	1787,00	B2	466,00	-73,91	0,000
S2	1673,00	B1	950,50	-47,24	0,000	S2	1800,00	B1	929,00	-48,95	0,000
S2	1734,50	U1	519,50	-69,37	0,000	S2	1733,00	U1	524,00	-69,01	0,002
S2	1727,00	L1	2124,50	23,08	0,016	S2	1778,00	L1	711,00	-61,23	0,000
S2	1712,00	A1	2573,00	42,81	0,000	S2	1782,50	A1	1729,00	-2,00	0,832
S2	1716,50	S1	484,50	-71,95	0,000	S2	1818,00	S1	434,00	-76,21	0,002
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1											
STEBLO 1					STEBLO 2						
vir	točka			razlika (%)	P	vir	točka		razlika (%)	P	
ori	*1857,00	S2	909,50	-50,45	0,000	ori	*1857,00	S2	1337,00	-31,49	0,006
S2	909,50	A2	905,00	-1,94	0,427	S2	1337,00	A2	659,00	-43,24	0,002
S2	1241,50	L2	953,00	-21,43	0,027	S2	1528,00	L2	692,50	-46,87	0,000
S2	882,00	B2	555,50	-35,49	0,002	S2	1336,00	B2	954,00	-34,73	0,006
S2	1350,50	B1	793,50	-42,27	0,001	S2	1321,00	B1	1437,50	3,94	0,787
S2	1437,00	U1	1029,00	-30,85	0,010	S2	1337,00	U1	1248,50	-11,90	0,131
S2	1348,50	L1	2276,00	66,89	0,002	S2	1394,00	L1	1587,50	15,11	0,059
S2	1372,00	A1	2067,00	55,64	0,003	S2	1330,50	A1	2905,50	115,57	0,000
S2	1362,00	S1	764,00	-45,68	0,002	S2	1340,00	S1	544,00	-59,41	0,000

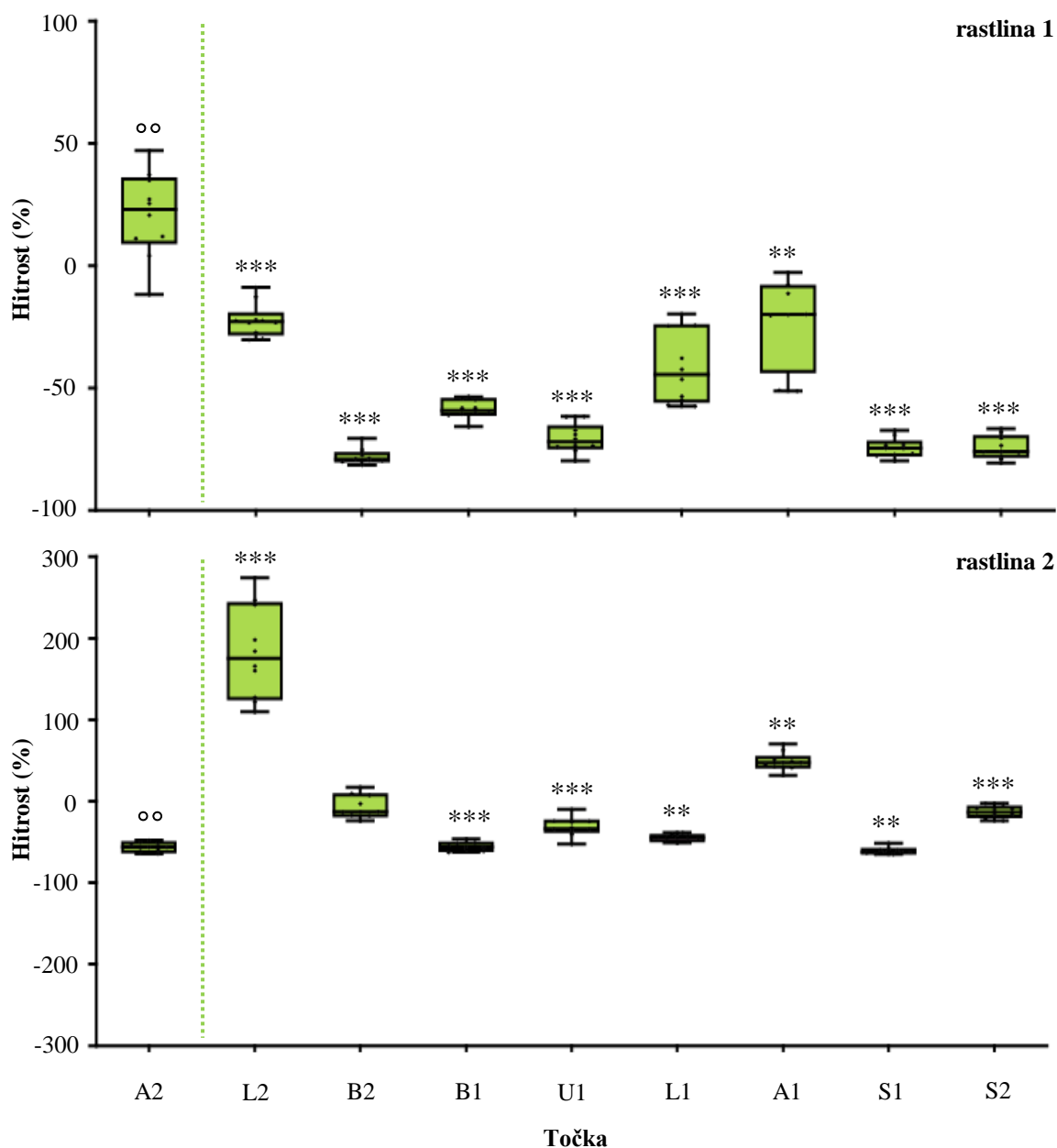
4.2.3.2 Stimulacija na listu rastline

4.2.3.2.1 *Nezara viridula* FS1

Pri vstopu vibracij v rastlino na apeksu lista (A2) se je hitrost pulzov napeva *N. viridula* FS1 statistično značilno spremenila, vendar se je sprememba med rastlinama 1 in 2 izrazito razlikovala (Slika 61, Tabela 11). Na rastlini 1 je prišlo do povečanja hitrosti z mediano vrednostjo razlike 23,08 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$), na rastlini 2 pa do zmanjšanja z mediano vrednostjo razlike -56,34 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).

Na rastlini 1 je bila na različnih oddaljenostih od vira hitrost vedno statistično značilno nižja kot na viru, vendar se z oddaljenostjo ni spreminjala premosorazmerno. Najmanjša razlika v hitrostih med točko in virom je bila na najbolj oddaljeni točki (A1) z mediano vrednostjo razlike v hitrosti -19,96 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$), največja pa na najbližji točki (B2), kjer je mediana vrednost razlike v hitrosti znašala kar -79,08 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$).

Na rastlini 2 je padcu hitrosti ob vstopu v rastlino na apeksu lista sledilo izrazito povečanje na sosednji točki (L2). Sprememba je bila statistično značilna, mediana vrednost razlike pa je znašala 174,86 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$). Hitrost je vrednost na viru presegla še na najbolj oddaljeni točki (A1) z mediano vrednostjo statistično značilne razlike 47,29 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$). Na vseh ostalih točkah je bila hitrost nižja kot na viru, vendar njeno spreminjanje z oddaljenostjo ni bilo linearno. Največja mediana vrednost statistično značilne razlike je znašala -62,33 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$).



Slika 61: Razlike v hitrostih pulzov napeva *N. viridula* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 61: Differences in *N. viridula* FS1 pulse velocity on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

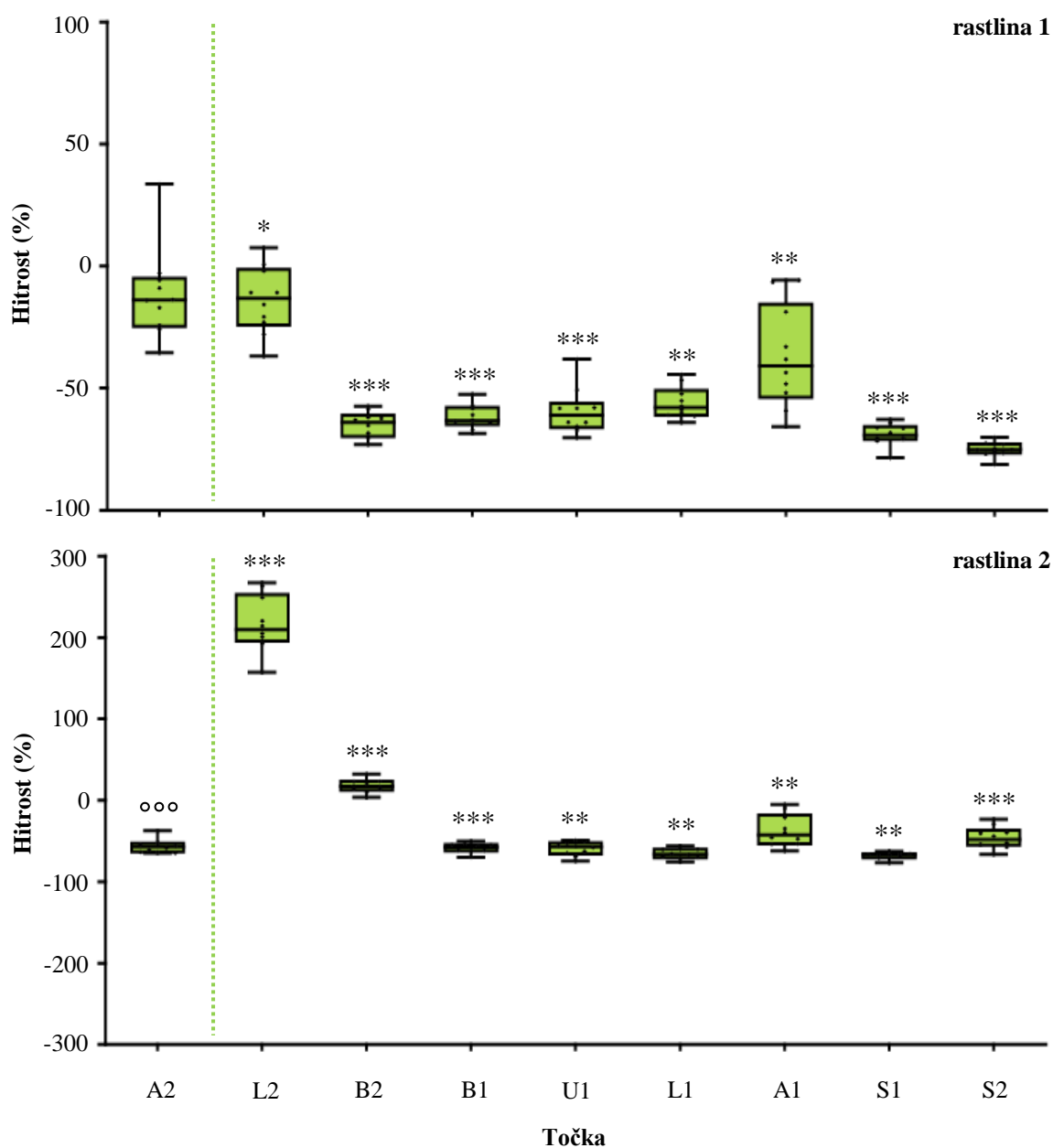
Na sliki so prikazane razlike v hitrostih pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Razlike so izražene kot odstotek hitrosti izmerjene na viru. Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v hitrostih izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test in Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročajji predstavlja razliko v hitrostih na viru (A2) in v predvajanjem napevu (1mm/s) (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test: ◦ P<0,05, ◦◦ P<0,01, ◦◦◦ P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabelo 11.

4.2.3.2.2 *Picromerus bidens* FS1

Hitrost pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 je z oddaljenostjo od vira na listu naraščala in padala, vendar je bila glede na vrednost na viru na večini točk statistično značilno nižja (Slika 62, Tabela 11).

Na rastlini 1 je hitrost z oddaljenostjo od vira bodisi naraščala bodisi padala, vendar je bila na vseh točkah statistično značilno nižja kot na viru. Po izrazitem padcu na točki B2, kjer se je mediana vrednost razlike povečala z -13,24 % na točki L2 (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,05$) na -64,08 % na B2 (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$), se je hitrost spreminjala relativno malo. Mediana vrednost razlike hitrosti med posamezno točko in virom se je gibala med -75,17 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$) in -40,86 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$).

Na rastlini 2 se je hitrost pulznih vlakov na mestu vstopa v rastlino na listu statistično značilno zmanjšala, mediana vrednost razlike pa je znašala -57,11 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$). Na sosednjih dveh točkah (L2 in B2) je hitrost presegla vrednost na viru, sprememba pa je bila prav tako statistično značilna. Na točki L2 je bila mediana vrednost razlike hitrosti med točko in virom 209,66 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$), na točki B2 pa je hitrost znatno padla, tako da je mediana vrednost razlike znašala le še 17,17 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,001$). Z oddaljevanjem od teh točk je hitrost naraščala in padala, vendar vrednosti v nobenem primeru niso presegle vrednosti na viru. Spremembe so bile na vseh točkah statistično značilne z mediano vrednostjo razlik med -67,16 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P < 0,01$) in -42,42 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P < 0,01$).



Slika 62: Razlike v hitrostih pulznih vlakov napeva *P. bidens* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 62: Differences in *P. bidens* FS1 pulse train velocity on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

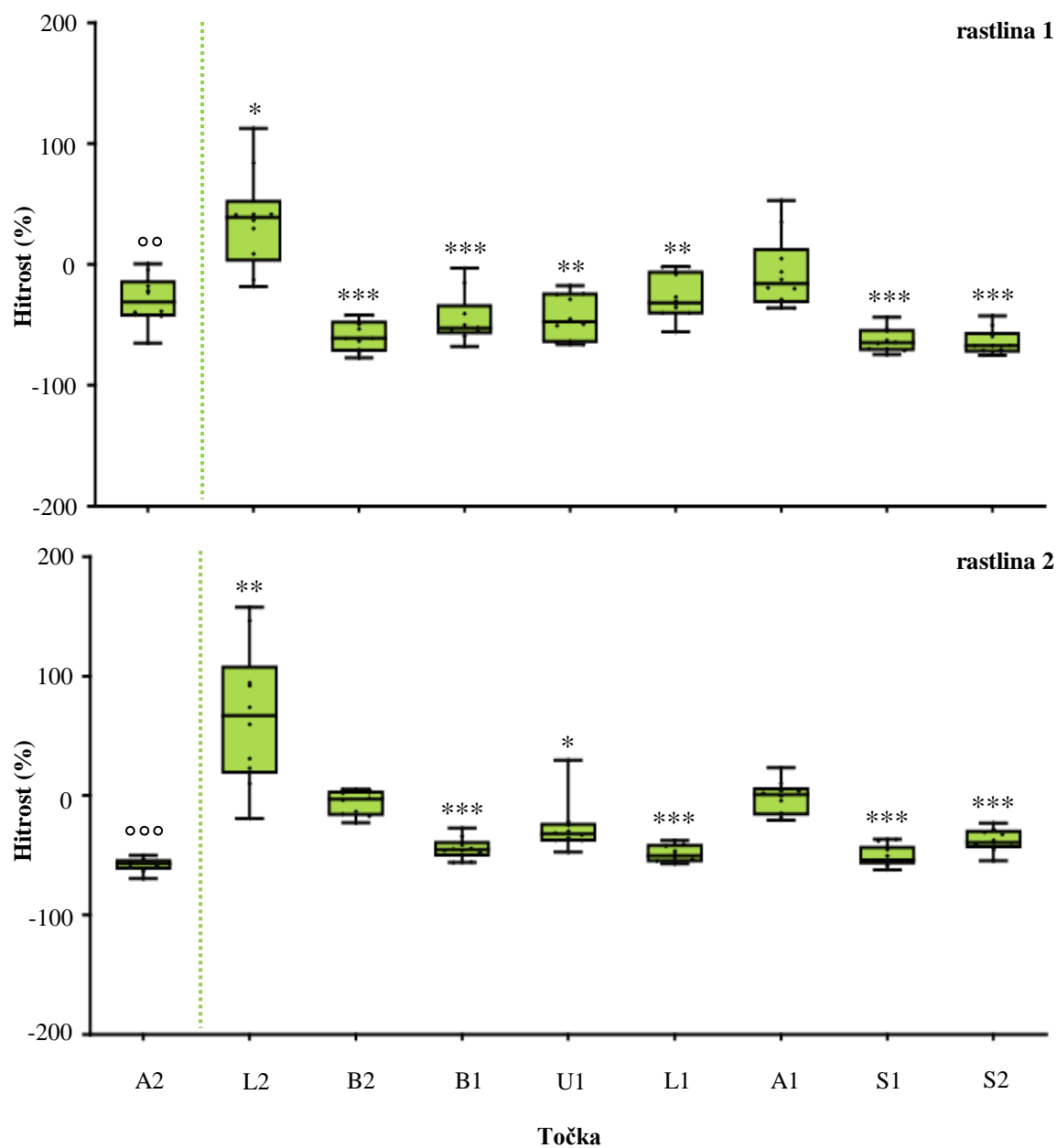
Na sliki so prikazane razlike v hitrostih pulznih vlakov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Razlike so izražene kot odstotek hitrosti izmerjene na viru. Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v hitrostih izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test in Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko v hitrostih na viru (A2) in v predvajanem napevu (1mm/s) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: o P<0,05, oo P<0,01, ooo P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 11.

4.2.3.2.3 *Podisus nigrispinus* FS1

Hitrost pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 je med prenosom po rastlini padala in naraščala, spremembe pa so bile večinoma statistično značilne (Slika 63, Tabela 11). Ob vstopu napeva v rastlino na apeksu lista je na obeh rastlinah fižola prišlo do statistično značilnega zmanjšanja hitrosti pulzov. Na rastlini 1 je izračunana mediana vrednost razlike hitrosti med točko in virom znašala -31,09 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,01$), na rastlini 2 pa -57,17 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,001$).

Začetnemu zmanjšanju je sledilo izrazito, statistično značilno povečanje hitrosti na sosednji točki (L2) z vrednostmi, ki so presegle tiste na viru. Na rastlini 1 je mediana vrednost razlike narasla na 38,87 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,05$), na rastlini 2 pa na 66,77 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,01$).

Z oddaljevanjem od teh dveh točk je hitrost naraščala in padala, vendar se spremembe na obeh rastlinah niso ujemale. Mediane vrednosti razlik so se gibale med -67,30 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,001$) in -31,79 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,01$) na rastlini 1 ter med -53,90 % (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, $P<0,001$) in -32,16 % (N=10, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P<0,05$) na rastlini 2.



Slika 63: Razlike v hitrostih pulzov napeva *P. nigrispinus* FS1 na različnih oddaljenostih od vira vibracij na listu rastline fižola

Figure 63: Differences in *P. nigrispinus* FS1 pulse velocity on different distances from the source of vibration on the leaf of the bean plant

Na sliki so prikazane razlike v hitrostih pulzov izmerjenih na posamezni točki na rastlini (Točka) in na viru na listu (A2). Razlike so izražene kot odstotek hitrosti izmerjene na viru. Meritve smo opravili na dveh rastlinah. Zvezdice nad stolpci označujejo statistično značilne razlike v hitrostih izmerjenih na posamezni točki in na viru (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test in Wilcoxon-Mann-Whitney test: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001). Prvi okvir z ročaji predstavlja razliko v hitrostih na viru (A2) in v predvajanem napevu (1mm/s) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test: ° P<0,05, °° P<0,01, °°° P<0,001). Za natančne vrednosti glej Tabela 11.

Tabela 11: Hitrost pulzov in pulznih vlakov napevov *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 na različnih točkah na rastlini, ko smo napeve predvajali na list rastline**Table 11: Pulse and pulse train velocity of *N. viridula* FS1, *P. bidens* FS1 and *P. nigrispinus* FS1 on different points on the plant when the source of vibration was on the plant leaf**

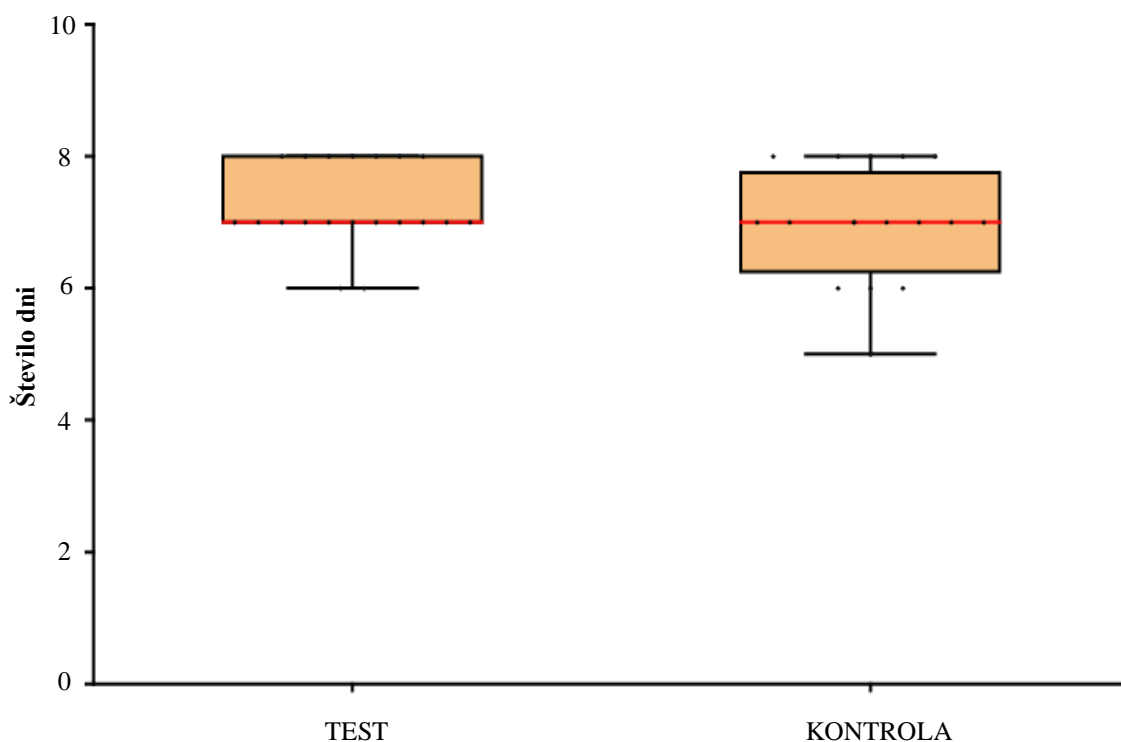
V tabeli so prikazane mediane vrednosti hitrosti pulzov in pulznih vlakov izbranih napevov na viru (ori – naravni napev, ki smo ga predvajali na rastlino, A2 – vir na listu rastline) in na različnih točkah na rastlini (A2, L2, B2, B1, U1, L1, A1, S1, S2), mediane vrednosti razlik v hitrostih med posamezno točko na rastlini in virom ter statistična značilnost razlik (P) (N=10, dvosmerni Studentov *t*-test, Wilcoxon-Mann-Whitney test). Razlika je izražena kot odstotek vrednosti hitrosti na viru. Vrednosti so izražene v absolutnih enotah (units, u), * označuje hitrost 1mm/s predvajanega napeva.

HITROST (u)											
<i>Nezara viridula</i> FS1											
LIST 1					LIST 2						
vir	točka		razlika (%)	P	vir	točka		razlika (%)	P		
ori	*1710,00	A2	2234,50	23,08	0,006	ori	*1710,00	A2	770,50	-56,34	0,002
A2	2234,50	L2	1704,00	-22,84	0,000	A2	770,50	L2	2257,00	174,86	0,000
A2	3021,50	B2	631,50	-79,08	0,000	A2	789,50	B2	724,00	-13,03	0,122
A2	1682,00	B1	688,00	-59,13	0,000	A2	957,50	B1	416,00	-56,16	0,000
A2	1737,50	U1	496,00	-71,96	0,000	A2	1016,00	U1	662,50	-33,60	0,000
A2	1553,00	L1	832,00	-44,38	0,000	A2	1067,50	L1	603,50	-44,73	0,002
A2	1282,50	A1	1041,00	-19,96	0,008	A2	1035,50	A1	1541,50	47,29	0,002
A2	2059,00	S1	492,50	-74,62	0,000	A2	1005,00	S1	377,00	-62,33	0,005
A2	2075,50	S2	505,00	-75,92	0,000	A2	997,50	S2	850,50	-13,31	0,000
<i>Picromerus bidens</i> FS1											
LIST 1					LIST 2						
vir	točka		razlika (%)	P	vir	točka		razlika (%)	P		
ori	*1510,00	A2	1304,50	-13,86	0,065	ori	*1510,00	A2	648,00	-57,11	0,000
A2	1304,50	L2	1124,50	-13,24	0,019	A2	648,00	L2	2065,50	209,66	0,000
A2	1399,00	B2	478,00	-64,08	0,000	A2	655,50	B2	776,50	17,17	0,000
A2	1084,00	B1	396,00	-63,29	0,000	A2	978,00	B1	412,00	-57,38	0,000
A2	1095,50	U1	430,50	-61,05	0,000	A2	1041,50	U1	414,50	-57,20	0,002
A2	1045,50	L1	481,50	-57,89	0,002	A2	1036,00	L1	335,00	-66,44	0,002
A2	1072,50	A1	627,00	-40,86	0,001	A2	968,00	A1	609,00	-42,42	0,001
A2	1097,00	S1	345,50	-69,23	0,000	A2	978,00	S1	319,00	-67,16	0,002
A2	1121,00	S2	276,50	-75,17	0,000	A2	1027,00	S2	531,50	-48,10	0,000
<i>Podisus nigrispinus</i> FS1											
LIST 1					LIST 2						
vir	točka		razlika (%)	P	vir	točka		razlika (%)	P		
ori	*1857,00	A2	1330,00	-31,09	0,003	ori	*1857,00	A2	782,50	-57,17	0,000
A2	1330,00	L2	1684,50	38,87	0,020	A2	782,50	L2	1331,50	66,77	0,005
A2	1408,00	B2	523,50	-61,05	0,000	A2	789,00	B2	717,00	-3,01	0,262
A2	954,00	B1	473,50	-52,54	0,000	A2	906,00	B1	510,00	-45,37	0,000
A2	1016,00	U1	514,00	-47,29	0,001	A2	910,00	U1	632,00	-32,16	0,010
A2	947,50	L1	634,00	-31,79	0,003	A2	968,00	L1	479,50	-50,44	0,000
A2	964,00	A1	849,00	-15,85	0,201	A2	911,50	A1	932,00	0,86	0,624
A2	1079,00	S1	363,50	-64,81	0,000	A2	835,50	S1	424,50	-53,90	0,000
A2	1073,50	S2	348,50	-67,30	0,000	A2	924,00	S2	605,00	-39,13	0,000

4.3 VPLIV VIBRACIJSKIH SIGNALOV NA RAZVOJ IN VEDENJE STENICE *NEZARA VIRIDULA*

4.3.1 Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva na razvoj jajčnih mas vrste *Nezara viridula*

V poskusu z jajčnimi masami smo beležili čas, v katerem je prišlo do izleganja nimf prvega razvojnega stadija. Testirane jajčne mase, ki smo jim na membrano zvočnika predvajali napev *P. nigrispinus* FS1, so se izlegle po $7,25 \pm 0,64$ dneva ($n=20$), kontrolne jajčne mase, ki jim nismo predvajali nobenih vibracij, pa so do izleganja v prvi nimfalni stadij potrebovale $7,00 \pm 0,87$ dneva ($n=17$) (Slika 64). Razlika v časih med obema skupinama jajčnih mas ni bila statistično značilna (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P=0,412$).



Slika 64: Trajanje inkubacije jajčnih mas

Figure 64: Incubation time of egg masses

Na sliki je prikazan čas (v dnevih), ki je bil potreben, da so se iz testiranih (TEST, $n=20$) in kontrolnih jajčnih mas (KONTROLA, $n=17$) izlegle nimfe prvega stadija (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P=0,412$).

4.3.2 Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva v nimfalnem obdobju na razvoj nižjih razvojnih stadijev vrste *Nezara viridula* in vedenje odraslih osebkov

V poskusu z nižjimi razvojnimi stadiji vrste *N. viridula* smo beležili čas trajanja posameznega razvojnega stadija in vedenje odraslih spolno zrelih osebkov s poudarkom na oddajanju vibracijskih signalov.

V poskus se bile vključene nimfe 3. stadija, ki so izhajale iz štirih jajčnih mas. Osebkke iste jajčne mase smo razdelili v testno in kontrolno skupino. Število osebkov tretjega stadija, s katerimi smo začeli testiranje, je bilo: 28 testnih in 28 kontrolnih nimf jajčne mase A, 32 testnih in 32 kontrolnih nimf jajčne mase B, 30 testnih in 18 kontrolnih nimf jajčne mase C, 9 testnih in 9 kontrolnih nimf jajčne mase D.

Med trajanjem poskusa je pri vseh 4 jajčnih masah, ki so bile vključene v poskus (A, B, C, D), prihajalo do relativno visoke stopnje umiranja osebkov tako v testiranih skupinah, ki smo jim predvajali napev *P. nigrispinus* FS1, kot tudi v kontrolnih skupinah. Nizko število nimf petega stadija, ki so se levile v odrasle osebkke, se je dodatno zmanjšalo v času spolnega dozorevanja, zato smo vedenjske poskuse opravili na razmeroma nizkem številu parov samica – samec. Od osebkov ene od jajčnih mas (D) do spolne zrelosti ni preživel noben osebek. Čas, ki so ga nimfe preživele v posameznem stadiju, se je zelo razlikoval že med osebki znotraj iste skupine. Poleg tega trajanja nimfalnega stadija v nekaterih primerih ni bilo mogoče natančno določiti, zato statistične analize med posameznimi skupinami nismo izvedli.

V vedenjskih poskusih s pari odraslih, spolno zrelih osebkov nismo opazili razlik v vedenju med testiranimi in kontrolnimi osebki niti pri samicah niti pri samcih.

4.3.2.1 Čas trajanja nižjih razvojnih stadijev

Trajanje posameznega nimfalnega stadija je bilo izrazito variabilno, razlikovalo se je tako med testno in kontrolno skupino iste jajčne mase kot med posameznimi jajčnimi masami. Osebkke se v višji stadij večinoma niso levili sočasno, med tistimi, ki so se levili prvi, in tistimi, ki so se levili zadnji, pa je bil pogosto časovni zamik nekaj dni (Slika 65). V nekaterih primerih natančnega trajanja stadija ni bilo mogoče določiti, ker je levitev nastopila med vikendom ali pa je prišlo do smrti osebkov, ki bi se še morali leviti, pred samo levitvijo.

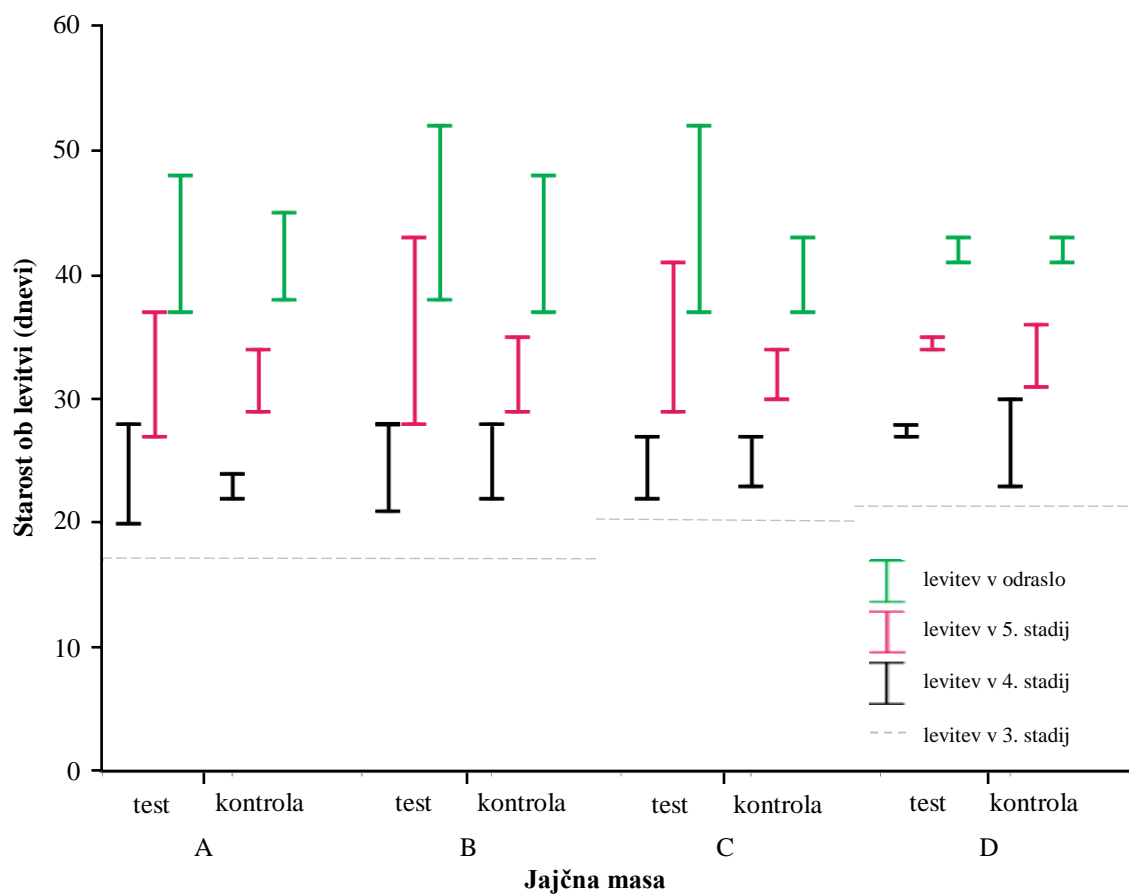
Pri nimfah jajčnih mas A, B in C smo opazili, da so osebki v kontrolni skupini do levitve v naslednji razvojni stadij potrebovali nekoliko manj časa kot osebki, ki smo jim predvajali heterospecifični napev. Nasproten trend pa smo opazili pri nimfah jajčne mase D, kjer je pri osebkih kontrolne skupine posamezni nimfalni stadij trajal dlje časa kot v testni skupini.

Čas levitve nimf tretjega nimfalnega stadija v četrti nimfalni stadij se je zelo razlikoval tako med testno in kontrolno skupino posamezne jajčne mase kot med različnimi jajčnimi masami. Pri nimfah jajčnih mas A, B in C je v kontrolnih skupinah levitev prvih nimf v četrti stadij nastopila nekoliko kasneje kot v testnih skupinah, pri nimfah jajčne mase D pa se je levitev kontrolnih nimf začela prej. Pri osebkih, ki smo jim predvajali napev *P. nigrispinuis* FS1, je tretji stadij trajal najmanj 2 – 6 dni, v kontroli pa najmanj 2 – 5 dni. Tako v testnih kot v kontrolnih skupinah je tretji razvojni stadij trajal največ 7 – 11 dni.

Prve nimfe četrtega stadija so se v peti stadij levile po 7 dneh v testni skupini, v kontrolni skupini pa po 7 – 8 dneh. Pri osebkih, ki smo jim predvajali napev *P. nigrispinuis* FS1, je četrti stadij trajal največ 8 – 22 dni, pri osebkih, ki jim nismo predvajali ničesar, pa 11 – 13 dni.

V petem nimfalnem stadiju so tako testirani kot kontrolni osebki preživeli najmanj 7 – 10 dni. Do levitve v odrasle osebke je prišlo najkasneje po 9 – 24 dneh pri testiranih osebkih in po 12 – 19 dneh v kontroli.

Celoten nimfalni stadij od izleganja nimf prvega stadija do levitve nimf petega stadija v odrasle osebke je trajal najmanj 30 dni in največ 45 dni. Prve nimfe so se v odraslo obliko levile v starosti 30 – 34 dni, zadnje pa v starosti 36 – 45 dni. Pri nimfah jajčnih mas B in C smo opazili, da so se v skupini, kjer smo nimfam v 3., 4. in 5. stadiju predvajali heterospecifični napev, zadnje nimfe v odraslo obliko levile nekaj dni kasneje kot v kontrolni skupini. Pri nimfah jajčnih mas A in D je levitev v odraslo obliko pri obeh skupinah nastopila skoraj skoraj istočasno (Slika 65).



Slika 65: Starost nimf ob prehodu v naslednji razvojni stadij

Figure 65: Age of nymphs at the transition to the next nymphal stage

Na sliki je prikazana starost nimf (v dnevih) ob prehodu iz tretjega (črne linije), četrtega (rdeče linije) in petega (zelene linije) nimfalnega stadija v naslednji razvojni stadij. Prikazan je časovni razpon v starosti med nimfami, ki so se v naslednji razvojni stadij levile prve, in tistimi, ki so se levile zadnje. Nimfe katerih razvoj smo zasledovali, so izhajale iz štirih jajčnih mas (A, B, C in D). Število nimf, ki smo jih vključili v poskus ob nastopu tretjega nimfalnega stadija (sive prekinjene črte): A: test, n=28, kontrola, n=28; B: test, n=32, kontrola, n=32; C: test, n=30, kontrola, n=18; D: test, n=9, kontrola, n=9.

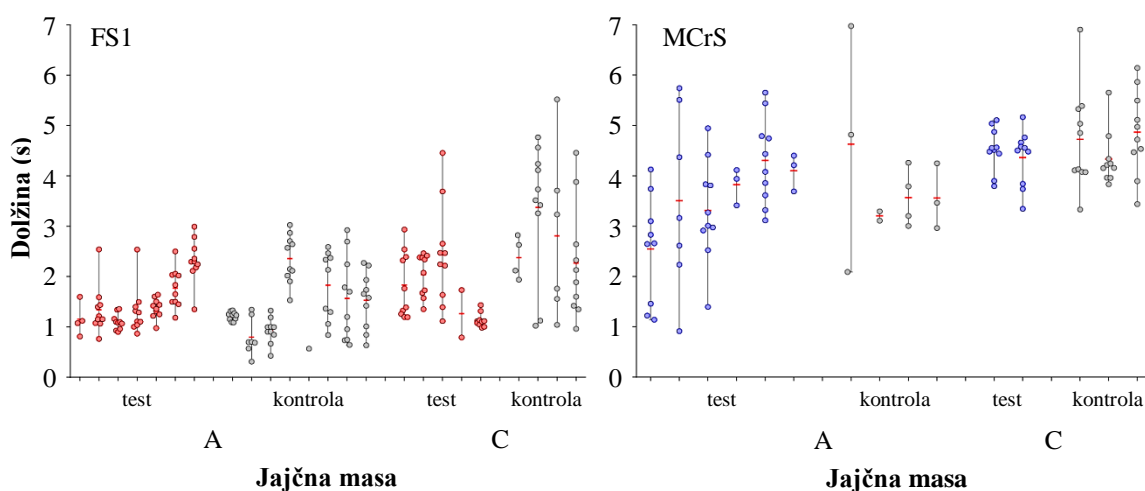
4.3.2.2 Vpliv predvajanja heterospecifičnega napeva v nimfalnem obdobju na časovne in frekvenčne lastnosti vibracijskih signalov odraslih osebkov

Zaradi visoke stopnje smrtnosti osebkov smo vedenjske poskuse izvedli na parih osebkov, ki so izhajali iz treh jajčnih mas (A, B in C), primerjava parametrov vibracijskih signalov med testiranimi in kontrolnimi osebki pa je bila mogoča le pri osebkih iz dveh jajčnih mas (A in C). Analizirali smo dolžino in dominantno frekvenco pulzov napevov, ki so jih oddajali samice in samci v parih, v rezultatih pa smo predstavili vse vrednosti posameznega parametra za vsak osebek v paru.

V analizo pulzov pozivnega napeva samice (FS1) je bilo vključenih 7 testnih in 8 kontrolnih parov jajčne mase A ter 5 testnih in 4 kontrolni pari jajčne mase C. V primeru obeh jajčnih mas se je dolžina pulzov tako pri testnih kot pri kontrolnih osebkih večinoma statistično značilno razlikovala že med osebki znotraj posamezne skupine. Srednja vrednost dolžine pulzov FS1 je v testirani skupini jajčne mase A znašala najmanj 1,10 s (N=10) in največ 2,32 s (N=10) (n=7, Kruskal-Wallis test, $P < 0,001$), v kontrolni skupini pa najmanj 0,57 s (N=1) in največ 2,35 s (N=10) (n=8, enosmerna ANOVA, $P < 0,001$). Pri samicah, ki so izhajale iz jajčne mase C, je srednja vrednost dolžine oddanih pulzov v testni skupini znašala najmanj 1,13 s (N=10) in največ 2,43 s (N=10) (n=5, enosmerna ANOVA, $P < 0,001$), v kontrolni skupini pa najmanj 2,27 s (N=10) in največ 3,38 s (N=10) (n=4, Kruskal-Wallis test, $P = 0,295$) (Slika 66).

Analizo napeva dvorjenja samcev (MCRs) smo izvedli na 6 testnih in 4 kontrolnih parih jajčne mase A ter na 2 testnih in 3 kontrolnih parih jajčne mase C. Med samci znotraj posamezne skupine se dolžina pulzov večinoma ni statistično značilno razlikovala niti v primeru jajčne mase A niti C. Samci, ki so izhajali iz jajčne mase A, so v testni skupini oddajali pulze MCRs s srednjo vrednostjo dolžine najmanj 2,55 s (N=9) in največ 4,30 s (N=10) (n=6, Kruskal-Wallis test, $P < 0,05$), v kontrolni skupini pa pulze s srednjo vrednostjo dolžine najmanj 3,20 s (N=2) in največ 4,63 s (N=3) (n=4, enosmerna ANOVA, $P = 0,628$). Samci jajčne mase C so v testni skupini oddajali pulze s srednjo vrednostjo dolžine 4,36 s (N=10) in 4,53 s (N=10) (n=2, dvosmerni Studentov *t*-test, $P = 0,467$), v kontroli pa pulze s srednjo vrednostjo dolžine najmanj 4,33 s (N=10) in največ 4,87 s (N=10) (n=3, Kruskal-Wallis test, $P = 0,325$) (Slika 66).

Zaradi majhnega vzorca statistične analize razlik v dolžini med testno in kontrolno skupino nismo izvedli.



Slika 66: Časovne lastnosti oddanih vibracijskih signalov

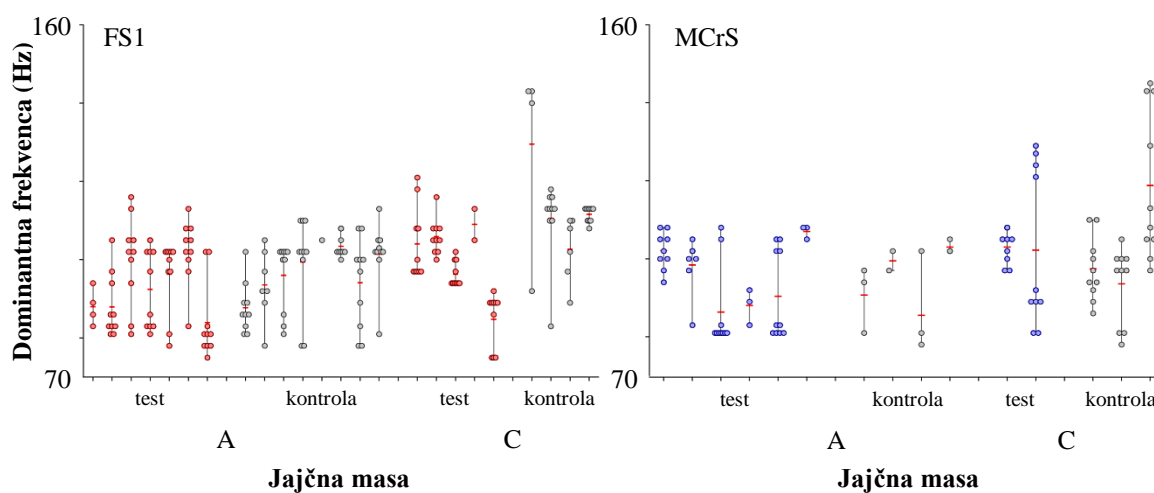
Figure 66: Temporal parameters of emitted vibrational signals

Na sliki so prikazane dolžine pulzov pozivnega napeva samice (FS1) in napeva dvorjenja samca (MCRs) *N. viridula*. Rdeči in modri krožci predstavljajo dolžine pulzov osebkov, ki smo jim v času od 3. nimfalnega stadija do levitve v odrasle osebkove predvajali napev *P. nigrispinus* FS1 (test), sivi krožci pa dolžine pulzov osebkov, ki jim nismo predvajali ničesar (kontrola). Analizirali smo signale osebkov, ki so izhajali iz jajčnih mas A in C. Število samic pri katerih smo analizirali signale FS1: A: test, n=7, kontrola, n=8, C: test, n=5, kontrola, n=4; število samcev pri katerih smo analizirali signale MCRs: A: test, n=6, kontrola, n=4, C: test, n=2, kontrola, n=3. Zaradi majhnega vzorca statistične analize razlik v dolžini med testno in kontrolno skupino nismo izvedli.

Analiza dominantne frekvence pulzov FS1 in MCRs je pokazala, da se znotraj posamezne skupine pogosto pojavljajo statistično značilne razlike v dominantnih frekvencah pulzov, ki jih oddajajo različni osebki. Samice, ki so izhajale iz jajčne mase A, so v testni skupini oddajale pulze FS1 s srednjo vrednostjo dominantne frekvence najmanj 83,90 Hz (N=10) in največ 102,30 Hz (N=10) (n=7, Kruskal-Wallis test, $P < 0,01$), v kontrolni skupini pa je srednja vrednost znašala najmanj 87,70 Hz (N=10) in največ 105,00 Hz (N=1) (n=8, Kruskal-Wallis test, $P < 0,01$). Pri samicah iz jajčne mase C je srednja vrednost dominantne frekvence oddanih pulzov znašala najmanj 84,80 Hz (N=10) in največ 109,00 Hz (N=2) v testni skupini samic (n=5, Kruskal-Wallis test, $P < 0,001$), v kontrolni skupini pa najmanj 102,67 Hz (N=6) in največ 129,50 Hz (N=4) (n=4, Kruskal-Wallis test, $P < 0,05$) (Slika 67).

Srednja vrednost dominantne frekvence pulzov napeva dvorjenja samcev je pri samcih jajčne mase A znašala najmanj 86,30 Hz (N=10) in največ 107,00 Hz (N=3) v testni skupini (n=6, Kruskal-Wallis test, $P < 0,01$) ter najmanj 85,50 Hz (N=4) in največ 103,00 Hz (N=3) v kontrolni skupini (n=4, Kruskal-Wallis test, $P = 0,092$). Pri samcih, ki so izhajali iz jajčne mase C, je srednja vrednost dominantne frekvence pulzov MCRs znašala 102,20 Hz (N=10) in 103,00 Hz (N=9) v testni skupini (n=2, Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P = 0,605$) ter najmanj 93,60 Hz (N=10) in največ 118,80 Hz (N=10) v kontrolni skupini (n=3, Kruskal-Wallis test, $P < 0,01$) (Slika 67). Tako kot v primeru dolžine pulzov

tudi pri dominantni frekvenci zaradi majhnega vzorca statistične analize razlik med testno in kontrolno skupino nismo izvedli.



Slika 67: Frekvenčne lastnosti oddanih vibracijskih signalov

Figure 67: Frequency parameters of emitted vibrational signals

Na sliki so prikazane dominantne frekvence pulzov pozivnega napeva samice (FS1) in napeva dvorjenja samca (MCrS) *N. viridula*. Rdeči in modri krožci predstavljajo dominantne frekvence pulzov osebkov, ki smo jim v času od 3. nimfalnega stadija do levitve v odrasle osebkke predvajali napev *P. nigrispinus* FS1 (test), sivi krožci pa dominantne frekvence pulzov osebkov, ki jim nismo predvajali ničesar (kontrola). Analizirali smo signale osebkov, ki so izhajali iz jajčnih mas A in C. Število samic pri katerih smo analizirali signale FS1: A: test, n=7, kontrola, n=8, C: test, n=5, kontrola, n=4; število samcev pri katerih smo analizirali signale MCrS: A: test, n=6, kontrola, n=4, C: test, n=2, kontrola, n=3. Zaradi majhnega vzorca statistične analize razlik v dominantni frekvenci med testno in kontrolno skupino nismo izvedli.

5 RAZPRAVA

Večina raziskav vibracijske komunikacije pri žuželkah je bila opravljenih na interakcijah med osebki iste vrste, zato je o tem kako in zakaj, če sploh, poteka sporazumevanje z vibracijami podlage med osebki različnih vrst znanega sorazmerno malo. Medvrstne interakcije na osnovi vibracijskih dražljajev postajajo predmet zanimanja šele v zadnjem času, med drugim z vidika uporabnosti v biološki kontroli žuželk.

V doktorski nalogi smo s testom odzivnosti samcev *N. viridula* na umetni in na naravni podlagi pokazali, da na naravni podlagi poleg pozivnega napeva konspecifične samice odziv samcev sprožijo tudi nekateri napevi plenilskih vrst stenic, vendar se odziv samcev na *N. viridula* FS1 razlikuje od odziva na heterospecifične napeve.

Kot prvi smo v nalogi tudi ugotavljali vpliv draženja s heterospecifičnim vibracijskim napevom v zgodnjem razvojnem obdobju na razvoj jajčec in nimf ter na vibracijsko komunikacijo odraslih osebkov.

5.1 ODZIV SAMCEV *NEZARA VIRIDULA* NA VIBRACIJSKE NAPEVE RAZLIČNIH VRST STENIC (PENTATOMIDAE: PENTATOMINAE, ASOPINAE)

Interakcije, ki se pojavljajo med osebki iste vrste in tudi različnih vrst, temeljijo na prepoznavanju dražljajev različnih modalitet z bolj ali manj specifičnimi lastnostmi (Bradbury in Vehrencamp, 1998; Newey in sod., 2009).

Pri stenici *N. viridula* je pomen prepoznavanja zlasti očiten v reproduktivnem obdobju, kjer ima v interakciji med spolnima partnerjema osrednjo vlogo prepoznavanje in odziv samca na pozivni napev samice. Samec se na signale *N. viridula* FS1 odziva z oddajanjem lastnih vibracijskih signalov (praviloma je to napev dvorjenja, MCrS) in usmerjenim premikanjem proti samici (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999, 2000 a, b).

Samci se stereotipno odzivajo v širšem območju variabilnosti parametrov *N. viridula* FS1 (Čokl in sod., 1978; Žunič in sod., 2011), kar pomeni prednost v heterogenem in spremenljivem okolju, vendar pa to prinaša tudi določeno stopnjo tveganja, saj lahko pride do prepoznavanja nespecifičnih dražljajev, ki imajo podobno strukturo (Čokl in sod., 1978; Hrabar in sod., 2004).

V našem poskusu smo ugotavljali, ali se odzivnost samcev *N. viridula* na heterospecifične napeve vrst, ki predstavljajo potencialne plenilce vrste *N. viridula*, razlikuje od odziva na napev *N. viridula* FS1. Analizirali smo oddajanje napeva dvorjenja, ki se tipično pojavlja v

duetu z *N. viridula* FS1, in premikanje samcev (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999, 2000 a,b).

Glede na znano dejstvo, da heterogenost rastlinskega substrata predstavlja omejujoči dejavnik v vibracijski komunikaciji (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Čokl, 1988; Miklas in sod., 2001; Barth, 2002), nas je zanimalo, ali v našem primeru spremembe predvajanih napevov, do katerih pride na rastlini, vplivajo na odzivnost samcev *N. viridula*. Izbrane vibracijske napeve smo samcem predvajali na neresonančno membrano zvočnika, katere vpliv na časovne in frekvenčne lastnosti vibracij je zanemarljiv, in na rastlino. Na rastlini smo napeve predvajali na dveh mehansko različnih delih, in sicer v enem primeru na steblo rastline, v drugem primeru pa na list.

Napevi, ki smo jih predvajali samcem, so bili posneti na membrani zvočnika, zato so ohranili enake lastnosti kot jih imajo na svojem izvoru. Analiza napevov je pokazala izrazite razlike v časovni in frekvenčni strukturi med heterospecifičnimi napevi in napevom *N. viridula* FS1 (Tabela 1). Napevi *P. bidens* FS1, *P. maculiventris* MS-V in *P. nigrispinus* T se od napeva *N. viridula* FS1 statistično značilno razlikujejo tako v časovnih kot v frekvenčnih lastnostih. Za signale napeva *P. nigrispinus* FS1 je značilna statistično značilno nižja dominantna frekvenca v primerjavi s signali *N. viridula* FS1, časovne lastnosti pa se med napevoma ne razlikujejo statistično značilno. Napev *P. nigrispinus* MS2 se od *N. viridula* FS1 statistično značilno razlikuje v dominantni frekvenci ter dolžini in ponavljalnem času pulznih vlakov, interval med pulznimi vlaki pa ni statistično značilno različen od intervala med pulzi napeva *N. viridula* FS1.

Tako na membrani zvočnika kot na rastlini se je največ samcev (skoraj vsi) z oddajanjem MCrS in aktivnim iskanjem vira vibracij odzivalo med predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (Slike 14, 16, 20, 22, 26, 28, 34, 37, 40). Rezultat je v skladu z našimi pričakovanji, saj tak odziv predstavlja stereotipen odziv samca *N. viridula* na pozivni napev konsecifične samice (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999, 2000a, b).

V tišini na začetku vsakega stimulacijskega programa, ko na podlago nismo predvajali nobenih vibracij, se je oglašalo le nekaj samcev, število oddanih signalov MCrS pa je bilo minimalno (Slike 14, 16, 20, 22, 26, 28). Glede na odsotnost vibracijskih dražljajev takšen odziv pripisujemo spontani aktivnosti samcev.

Ko smo stimulacijske programe predvajali na membrano zvočnika, se med 13-minutnim predvajanjem heterospecifičnih napevov delež odzivnih samcev in frekvenca oddajanja signalov MCrS nista statistično značilno spremenila v primerjavi s tišino (Sliki 14, 16), kar si razlagamo s tem, da so izrazite razlike v časovno-frekvenčni strukturi teh napevov v primerjavi z *N. viridula* FS1 dovolj velike, da so jih samci brez težav ločili od napeva konsecifične samice in se nanje niso odzivali (Čokl in sod., 1978; Žunič in sod., 2011).

Pretekle raziskave so namreč pokazale, da stimulacija samcev z napevi, katerih lastnosti so izven območja variabilnosti napeva *N. viridula* FS1, izzove izrazito manjši odziv (vibracijske signale je oddajalo manj samcev, signali so bili maloštevilni, inhibirano je bilo iskalno vedenje) (Čokl in sod., 1987; Miklas in sod., 2001, 2003a; Hrabar in sod., 2004; de Groot in sod., 2010, 2011a, b). V poskusih z modificiranim napevom *N. viridula* FS1 na membrani zvočnika se je največji delež samcev odzval z oddajanjem signalov MCrS, ko so bili dolžina pulzov 720 ms, interval med pulzi 1900 ms in dominantna frekvenca 105 Hz (Žunič in sod., 2011), do izrazitega upada odzivnosti (signale MCrS je oddajalo manj kot 50 % samcev) pa je prišlo pri skrajšanju pulzov pod 600 ms in podaljšanju nad 1000 ms ter pri skrajšanju intervala med pulzi pod 1000 ms in podaljšanju nad 3000 ms. Odziv samcev je izrazito upadel tudi, ko je bila dominantna frekvenca signalov nižja od 90 Hz in višja od 180 Hz. Obseg znižanja deleža samcev, ki so oddajali signale MCrS, je bil bolj izrazit pri zmanjšanju vrednosti časovnih in frekvenčnih parametrov kot pri njihovem povečanju (Žunič in sod., 2011).

Do sprememb v odzivu samcev pa je prišlo med stimulacijo na rastlini, kjer smo med 13-minutnim predvajanjem napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 zabeležili izrazito povečanje deleža samcev, ki so oddajali MCrS, v primerjavi z deležem spontano aktivnih samcev (Sliki 20, 26). Ko je stimulacija potekala na stebelu rastline, je med predvajanjem napeva *P. nigrispinus* FS1 signale MCrS oddajala skoraj polovica vseh samcev, kar je statistično značilno več kot v tišini na začetku, vendar statistično značilno manj kot med predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 (Sliki 20, 21). Med predvajanjem na list rastline se je odziv samcev na ta napev še povečal, poleg tega pa se je statistično značilno povečal tudi delež samcev, ki so MCrS oddajali med predvajanjem napeva *P. bidens* FS1. V obeh primerih je signale MCrS oddajalo več kot 70 % samcev, delež pa se ni statistično značilno razlikoval od deleža med predvajanjem *N. viridula* FS1 (Sliki 26, 27).

Kljub izrazito povečanemu odzivu samcev na napeva *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1, ko je stimulacija potekala na rastlini, pa je bila frekvenca oddajanja signalov MCrS še vedno zelo nizka (Sliki 22, 28). Med predvajanjem obeh napevov na list rastline je bila frekvenca kljub nizki vrednosti statistično značilno višja kot med tišino na začetku.

Čeprav rastlinski substrat vpliva na lastnosti vibracij med prenosom (Michelsen in sod., 1982; Barth in sod., 2002, Čokl in sod. 2005), so spremembe frekvenčno-časovne strukture signalov večinoma majhne (Miklas in sod., 2001; Cocroft in sod., 2006), kar je bistvenega pomena za ohranjanje informacijske vrednosti in s tem neovirano komunikacijo (Miklas in sod., 2001). Ne glede na to pa so te spremembe bistvene pri zelo kratkih pulzih z dolžino okoli 100 ms, kjer med prenosom lahko pride do podaljšanja za faktor 1,5 – 2 (Miklas in sod., 2001). Posledice takšne spremembe so očitne v primeru pulznih vlakov, saj so pokazali, da podaljševanje in zlivanje kratkih pulzov v pulznih vlakih vodi v nastanek enotnih pulzov in izrazito vpliva na prepoznavanje napeva (Miklas in sod., 2001). Na

rastlini je do zlivanja kratkih pulzov prišlo tudi v našem poskusu, in sicer v pulznih vlakih napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* MS2.

Napev *P. nigrispinus* FS1 ima podobne časovne lastnosti kot *N. viridula* FS1, vendar dominantna frekvenca leži izven območja vrednosti dominantnih frekvenc, ki izzovejo odziv samcev (Čokl in sod., 1978; Žunič in sod., 2011). V poskusu prenosa vibracijskih signalov po rastlini smo pokazali, da na rastlini pride do premika dominantne frekvence naravnega napeva, ki leži pri približno 50 Hz, v frekvenčno območje okrog 100 Hz, ki je tipično za vibracijske signale rastlinskih stenic (Čokl, 2008). S to spremembo pride do ujemanja obeh napevov tudi na nivoju frekvenčne strukture, kar bi lahko imelo pri samcih za posledico nesposobnost razlikovanja med obema napevoma in odziv na ta heterospecifični napev, ki smo ga opazili v našem poskusu.

Ker pa do premika dominantne frekvence ni prišlo pri vseh signalih, je samec na posameznih točkah na rastlini dobival nepopolno informacijo, saj so signali, ki jih je potencialno lahko prepoznal, prihajali do njega naključno, z nestabilnim ponavljalnim časom.

Napev *N. viridula* FS1 je zaporedje enakomerno ponavljajočih se signalov, ki jih samica oddaja neprekinjeno dlje časa z istega mesta na rastlini. Signali spodbudijo samca, da začne aktivno iskati samico, hkrati pa oddaja lasten vibracijski napev (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999, 2000a). V duetu samičinega pozivnega napeva in samčevega napeva dvorjenja samec aktivno prilagodi trajanje in ponavljalni čas pulzov MCrS tako, da so vključeni med zaporednima pulzoma FS1 (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Miklas in sod., 2003a), kar naj bi prispevalo k bolj učinkoviti lokalizaciji samice (Miklas in sod., 2003a). Sklepamo, da je v našem primeru neustrezen ponavljalni čas glavni vzrok za manjšo odzivnost samcev v primerjavi z odzivnostjo na pozivni napev konspecifične samice.

Večji delež odzivnih samcev, ko smo napev *P. nigrispinus* FS1 predvajali na list rastline, bi lahko iskali v mehanskih in strukturnih razlikah med stebлом in listom in vplivu strukturno različnih delov rastline na vibracijo med prenosom. Pokazali smo, da so razlike v frekvenčni strukturi tega napeva izrazite in nepredvidljive. Mogoče je, da v primeru vstopa signalov na listu prihaja na rastlini bolj pogosto do premika dominantne frekvence v območje okrog 100 Hz. Več kot je signalov v zaporedju s časovno frekvenčno strukturo podobno *N. viridula* FS1, bolj verjeten je odziv samcev. Ker pa je premik frekvence nepredvidljiv in zato ponavljalni čas posameznih "ustreznih" signalov spremenljiv, je pravilno prepoznavanje še vedno ovirano. Majhen odziv samcev se kaže v izrazito nizkem številu oddanih signalov MCrS in odsotnosti iskalnega vedenja (Miklas in sod., 2001, 2003a; Hrabar in sod., 2004).

Čeprav statistična analiza ni pokazala razlik, pa vrednosti časovnih parametrov napeva *P. nigrispinus* FS1 nekoliko presegajo zgornjo mejo vrednosti, pri katerih so zabeležili

optimalno odzivnost samcev (Žunič in sod., 2011), s čimer si lahko dodatno razlagamo nižji delež odzivnih samcev v primerjavi z odzivom na *N. viridula* FS1.

Ko smo na rastlino predvajali napev *P. bidens* FS1, je prišlo do zlivanja pulzov v pulzih vlakih in nastanka enotnih pulzov (Slika 12). Glede na naše rezultate ta sprememba časovne strukture ni vplivala na odziv samcev, ko smo napev predvajali na steblo rastline, saj se je na napev odzval enak delež samcev kot med stimulacijo na membrani zvočnika in se ni statistično značilno razlikoval od deleža spontano aktivnih samcev (Slika 20).

Čeprav med analizo napeva *P. bidens* FS1 med prenosom po rastlini nismo opazili bistvenih razlik v spremembah časovno-frekvenčnih lastnosti med prenosom z vira na steblo v primerjavi s prenosom z vira na listu, je med med stimulacijo na listu prišlo do izrazitega povečanja deleža odzivnih samcev na ta napev (Slika 26). Kljub spremembam časovne strukture, do katerih je prihajalo na rastlini, so bile vrednosti parametrov še vedno izrazito izven območja vrednosti, ki sprožijo optimalno odzivnost samcev (Čokl in sod., 1978; Žunič in sod., 2011), zato si tako izrazitega povečanja deleža samcev, ki so se odzivali z napevom dvorjenja, ne znamo razložiti.

V tišini na začetku posameznega stimulacijskega programa se je v vseh primerih premikalo več kot 50 % samcev, kar je manj kot med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1, ko so se premikali skoraj vsi samci, vendar razlika večinoma ni bila statistično značilna (Slike 33, 36, 39). Kljub temu smo opazili izrazito razliko v načinu premikanja. Ko smo samca položili na podlago, je ali obmiroval ali pa se je po podlagi bolj ali manj intenzivno premikal. Premikanje je bilo praviloma neusmerjeno, čeprav smo pogosto opazili pozitivno fototaksično in negativno gravitropično vedenje. Na pozivni napev samice *N. viridula* so se samci skoraj brez izjeme odzvali intenzivno, z aktivnim usmerjenim premikanjem proti viru vibracijskih signalov, kar potrjuje, da pozivni napev samice sproži iskalno vedenje samcev (Ota in Čokl, 1991; Čokl in sod., 1999, 2000a).

Delež samcev, ki so se premikali v tišini na začetku in med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ob koncu stimulacijskega programa, se ni satistično značilno razlikoval med posameznimi podlagami, iz česar lahko zaključimo, da podlaga ne vpliva bistveno na spontano aktivnost samcev niti na njihovo normalno odzivnost (Slika 42 A, C).

Med stimulacijo na membrani zvočnika je bil delež samcev, ki so se premikali med predvajanjem heterospecifičnih napevov statistično značilno nižji tako od deleža samcev, ki so se premikali med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 ob koncu posameznega stimulacijskega programa, kot od deleža tistih, ki so se premikali med 13-minutnim predvajanjem tega napeva v kontroli (Sliki 34, 35). Delež je bil nižji tudi od deleža samcev, ki so se premikali v tišini na začetku, vendar je bila razlika statistično značilno nižja samo v primeru napevov *P. bidens* FS1 in *P. maculiventris* MS-V (Slika 34). Na

podlagi teh rezultatov lahko sklepamo, da na membrani zvočnika napeva *P. bidens* FS1 in *P. maculiventris* MS-V zavirata premikanje samcev, napev konspecifične samice pa ga izrazito aktivira.

Na rastlini se delež samcev, ki so se premikali med predvajanjem heterospecifičnih napevov, ni statistično značilno razlikoval od deleža med tišino na začetku, v večini primerov pa tudi ne od deleža tistih, ki so se premikali med 2-minutnim predvajanjem *N. viridula* FS1 (Sliki 37, 40). Kljub temu pa se je v vseh primerih pojavljala izrazita razlika v načinu premikanja. Med predvajanjem napeva konspecifične samice se je pojavilo stereotipno iskalno vedenje, ki ga nismo opazili v nobenem primeru niti v segmentih brez vibracijskega dražljaja niti med predvajanjem heterospecifičnih napevov.

Iz rezultatov poskusov na rastlini lahko zaključimo, da predvajanje heterospecifičnih napevov ne vpliva na premikanje samcev, saj se deleži samcev, ki so se premikali med predvajanjem teh napevov, niso statistično značilno razlikovali od deleža spontano aktivnih samcev. Čeprav so bile statistično značilne razlike med posameznimi segmenti redke, pa visok delež in izrazito iskalno vedenje samcev med predvajanjem pozivnega napeva konspecifične samice potrjujejo stimulatorno vlogo tega napeva na premikanje samcev *N. viridula*.

Primerjava deležev med podlagami je pokazala, da je bil delež samcev, ki so se premikali med predvajanjem heterospecifičnih napevov, na rastlini višji kot na zvočniku, vendar je bila razlika statistično značilna le v primeru napeva *P. bidens* FS1 (Slika 42 B). Glede na to, da na rastlini med posameznimi segmenti stimulacijskega programa razlike v deležih samcev, ki so se premikali, največkrat niso bile statistično značilne, sklepamo, da je višji delež posledica nasploh višjih deležev samcev, ki so se premikali na rastlini v primerjavi z deleži na membrani zvočnika. Višji delež samcev, ki se premikajo na rastlini, si razlagamo s tem, da rastlina predstavlja naravni substrat in so zato samci na njej tudi v odsotnosti vibracijskega dražljaja aktivni dlje časa kot na umetni podlagi membrane zvočnika.

Na rastlini, kjer so samci imeli možnost doseči vir vibracijskih signalov na stebelu ali listu, je pričakovano največ samcev prišlo na vir v kontroli. Med predvajanjem napeva *N. viridula* FS1 so samci aktivno iskali vir in ga v večini primerov dosegli že v prvih 10 minutah. Med predvajanjem stimulacijskih programov s heterospecifičnimi napevi so vir vibracijskih signalov dosegli le redki samci, za kar pa so potrebovali tudi več časa. Po našem mnenju so slednji dosegli vir po naključju med bolj ali manj intenzivnim premikanjem, saj se pri samcih v nobenem primeru ni pojavilo usmerjeno gibanje proti viru vibracij. Med premikanjem po rastlini so kazali pozitivno fototaksično in negativno gravitropično aktivnost. Glede na to, da so se preferenčno usmerjali na stranski list, je bila večja verjetnost, da so dosegli vir na listu, kar potrjujejo tudi naši rezultati, saj je vir na listu dosegel večji delež samcev kot vir na stebelu.

5.2 PRENOS VIBRACIJSKIH SIGNALOV PO RASTLINI

Za uspešno komunikacijo je poleg učinkovitega proizvodjanja signalov in sposobnosti njihovega zaznavanja ključen tudi učinkovit prenos signalov po mediju, v katerem komunikacija poteka (Ewing, 1989).

Naš cilj v tem delu raziskave je bil oceniti vpliv rastlinskega substrata na časovne in frekvenčne lastnosti ter intenziteto (hitrost) vibracijskih signalov izbranih vrst stenic. S sočasnim registriranjem signalov na mestu vstopa v rastlino in na različnih oddaljenostih od tega mesta smo analizirali velikost sprememb, do katerih je prihajalo med prenosom signalov po rastlini.

Med prenosom po rastlini je prihajalo do sprememb dolžine vibracijskih signalov, njihove dominantne frekvence in hitrosti. Variabilnost merjenih parametrov, ki se je pojavljala na različnih točkah, ni kazala povezanosti z oddaljenostjo od vira in se ni ujemala niti med različnima rastlinama fižola niti med napevi.

V poskusu smo spremembe merili na različnih delih rastline. Na rastlini je zaradi njene geometrije, razlik v mehanskih lastnostih različnih delov in individualnih razlik med osebki iste vrste rastline na vibracijske signale na posamezni točki vplivala kombinacija različnih dejavnikov. Vplivi na vibracije so v tako kompleksnem okolju nepredvidljivi, zato enostavna interpretacija rezultatov ni mogoča.

Zaradi tega rezultatov tudi ne moremo neposredno primerjati z raziskavami drugih avtorjev, ki so vpliv rastlinskega substrata na vibracije podlage preučevali na bolj homogenih sistemih z enostavno geometrijo, kot so stebela rastlin (Michelsen in sod., 1982; Čokl, 1988; Miklas in sod., 2001; Cocroft in sod., 2006; Polajnar in sod., 2012) in listne žile (Čokl in sod., 2004).

5.2.1 Časovne lastnosti

Med prenosom vibracijskih napevov po rastlini je prišlo do skrajševanja in podaljševanja pulzov in pulznih vlakov (Slike 46 – 51, Tabeli 6, 7). Sprememba dolžine je bila na nekaterih točkah statistično značilna, vendar vednosti v nobenem primeru niso bistveno odstopale od naravne variabilnosti značilne za posamezne napeve (Tabela 1) (Čokl in sod., 2000a, b, 2011).

Glede na naše rezultate rastlina na razdaljah do 19,0 cm ne vpliva na dolžino pulzov napevov *N. viridula* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 ter pulznih vlakov *P. bidens* FS1. To je v skladu z rezultati preteklih raziskav vpliva rastlinskega substrata na vibracijske signale

različnih vrst žuželk. Avtorji so na več vrstah rastlin pokazali, da je na razdaljah do 50 cm od vira vibracije celokupen vpliv substrata na časovne lastnosti vibracijskih signalov minimalen, sprememba dolžine pa ne odstopa od normalne variabilnosti (Michelsen in sod., 1982; Miklas in sod., 2001; Cocroft in sod., 2006).

Miklas je s sodelavci (2001) pokazala, da čeprav vpliv rastlinskega substrata na dolžino signalov naravnih vibracijskih napevov ni bil statistično značilen, je sprememba dolžine odvisna od frekvenčne sestave. V poskusu z umetnimi vibracijami frekvenc 80, 100 in 125 Hz so na razdalji 50 cm od vira zabeležili statistično značilno skrajšanje vibracij s frekvenco 80 Hz, pri vibracijah s frekvenco 100 Hz in 125 Hz pa je z oddaljevanjem od vira vibracije prišlo do statistično značilnega podaljšanja (Miklas in sod., 2001).

Zaradi postopnega naraščanja in padanja intenzitete začetnih in končnih delov signalov lahko intenziteta teh delov pade pod nivo šuma, kar onemogoča zanesljivo določanje dolžine. Pojav je pogost zlasti v pogojih izrazitega šuma in močnega dušenja signalov ter pri signalih z zelo položnimi začetnimi in končnimi deli, kot na primer pri napevu *P. nigrispinus* v našem primeru.

Naši rezultati so v skladu s pričakovanji, saj je namreč znano, da imajo pri rastlinskih steninah ravno časovne lastnosti vibracijskih napevov, ki so v relevantnem frekvenčnem območju, ključno vlogo pri vrstno in spolno specifičnem prepoznavanju (Čokl in sod., 1978; Miklas in sod., 2001, 2003a, b; Hrabar in sod., 2004; de Groot, 2010, 2011a, b). Ohranjanje teh lastnosti je zato nujno za ohranjanje informacijske vrednosti in pravilno prepoznavanje posameznega napeva.

Z oddaljenostjo od vira pa je na rastlini prišlo do bistvenih sprememb v časovni strukturi napeva *P. bidens* FS1. Za razliko od *N. viridula* FS1 in *P. nigrispinus* FS1, ki sta sestavljena iz zaporedja daljših pulzov, napev *P. bidens* sestavlja zaporedje pulznih vlakov, od katerih je vsak sestavljen iz jasno ločenih, hitro ponavljajočih se kratkih pulzov dolžine do 100 ms (Slika 4, Tabela 1). V poskusu je med prenosom po rastlini prišlo do podaljševanja posameznih kratkih pulzov in zliivanja s sosednjimi v enoten pulz, s čimer se je izrazito spremenila časovna struktura pulznega vlaka (Slika 12).

Glede na to, da so signali tako kot pri večini do sedaj opisanih vibracijskih napevov rastlinskih stenic ozkopasovni, predvidevamo, da je imela disperzija na podaljšanje pulzov v pulznih vlakih napeva *P. bidens* FS1 minimalen vpliv (Michelsen in sod., 1982; Cocroft in sod., 2006). Podaljšanje je bilo po našem mnenju predvsem posledica številnih odbojev valovanja z robov rastline in pojava stoječega valovanja, za kar je znano, da pri vibracijah dolžine približno 100 ms povzroči izrazito podaljšanje (Michelsen in sod., 1982; Miklas in sod., 2001).

Čeprav sprememba dolžine pulzov v pulznih vlakih na dolžino posameznega pulznega vlaka ni bistveno vplivala, pa bi lahko imela takšna sprememba časovne strukture pulznih vlakov pomembne posledice za prepoznavanje napeva pri sprejemniku, kar je pokazala tudi Miklasova s sodelavci (2001) na primeru enega od dveh tipov napeva *N. viridula* FS1. Pri tipu napeva, ki je tako kot *P. bidens* FS1 sestavljen iz zaporedja pulznih vlakov sestavljenih iz kratkih, hitro ponavljajočih se pulzov, je enako kot v našem primeru z oddaljevanjem od mesta vstopa vibracij na rastlino prišlo do podaljševanja pulzov v pulznih vlakih, do njihovega zlivanja in nastanka enotnega pulza. Sprememba je imela izrazit vpliv na odzivnost samcev *N. viridula*, kar kaže na to, da je s spremembo časovne strukture pulznega vlaka prišlo do spremembe njegove informacijske vrednosti (Miklas in sod., 2001).

5.2.2 Frekvenčne lastnosti

Rastlina je imela na položaj dominantne frekvence signalov napevov pomemben vpliv zlasti pri napevih *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1. Izrazitejši vpliv na frekvenco ne preseneča, saj rastlina znatno vpliva na frekvenčno sestavo vibracije na račun disperzije (Michelsen in sod., 1982; Barth, 1998, 2002; Cocroft in sod., 2000), filterskih lastnosti (Michelsen in sod., 1982; Čokl, 1988; Barth, 2002; Virant-Doberlet in Čokl, 2003; Čokl in sod., 2006a, 2007; Magal in sod., 2000) in stoječega valovanja (Michelsen in sod., 1982). Kot posledica teh vplivov, se na rastlini vzpostavi kompleksen vzorec vibracije, ki pa je odvisen od njene frekvenčne sestave (Michelsen in sod., 1982; Čokl, 1988).

V našem poskusu je bil vpliv rastlinskega substrata na dominantno frekvenco najmanjši v primeru napeva *N. viridula* FS1 (Sliki 52, 55, Tabeli 8, 9). Variabilnost dominantne frekvence na različnih točkah na rastlini je bila nizka, spremembe, do katerih je prihajalo med prenosom, pa so bile v območju variabilnosti značilne za naravni napev (Tabela 1) (Čokl in sod., 2000a, b). Do izrazite spremembe je prišlo le na eni točki ene od rastlin, ko smo napev predvajali na steblo, in sicer se je dominantna frekvenca znižala kar za 33,5 Hz (mediana vrednost razlike) (Slika 52, Tabela 8). Ker sprememba ni sovpadala niti med rastlinama niti med napevi, sklepamo, da je pojav posledica trenutnih vibracijskih pogojev v laboratoriju.

Na večini točk na rastlini je bila namreč prisotna razmeroma visoka stopnja šuma, kar je na nekaterih točkah izrazito zmanjšalo razmerje med vibracijskimi signali in šumom. V primeru dovolj visoke intenzitete šuma bi lahko spektralne komponente šuma prekrile dominantni vrh signala. Z analizo spektra bi tako namesto dominantne frekvence signala v območju okrog 100 Hz odčitali dominantno frekvenco šuma v izrazito nižjem frekvenčnem območju.

Tako kot v primeru dolžine pulzov je tudi tu rezultat v skladu z našimi pričakovanji. Glede na to, da rastlina fižola predstavlja glavno gostiteljsko rastlino *N. viridula* (Panizzi in sod., 2000) in zato enega glavnih medijev, kjer poteka vibracijska komunikacija, je ohranjanje časovno-frekvenčne strukture med prenosom in s tem zanesljivost vibracijskih signalov ključnega pomena za uspešno vibracijsko komunikacijo (Ewing, 1989; Virant-Doberlet in Čokl, 2004).

Pri vrsti *N. viridula* izredno učinkovitost prenosa vibracijskih signalov po rastlini in s tem njihovo ustreznost za vibracijsko komunikacijo potrjujejo raziskave, ki kažejo na izrazito ujemanje frekvenčnih lastnosti vibracijskih napevov z resonančnimi lastnostmi rastlin (Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Čokl in sod., 2005; Polajnar s sod., 2012) ter s frekvenčno občutljivostjo receptorjev v nogah (Čokl, 1983; Čokl in sod., 2005, 2006b) in internevronov v osrednjem živčnem sistemu (Zorović in sod., 2008).

V primeru napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1 je variabilnost dominantne frekvence bistveno odstopala od variabilnosti, ki je značilna za naravne napeve (Tabela 1) (Čokl in sod., 2011).

Medtem ko naravna variabilnost dominantne frekvence napeva *P. bidens* FS1 ne presega nekaj Hz (Tabela 1) (Čokl in sod., 2011), je v našem poskusu med prenosom po rastlini sprememba dominantne frekvence na več točkah preseгла 10 Hz (Sliki 53, 56, Tabeli 8, 9). Največja sprememba je znašala okrog 25 Hz (mediana vrednost razlike), kar je približno 20 % dominantne frekvence signalov naravnega napeva, ki smo ga predvajali na rastlino (Tabela 1).

Do še večjih sprememb pa je med prenosom po rastlini prišlo pri napevu *P. nigrispinus* FS1 (Sliki 54, 57, Tabeli 8, 9). Za signale naravnega napeva, ki smo ga posneli na membrani zvočnika, je značilen frekvenčni spekter z razmeroma širokim dominantnim frekvenčnim vrhom pri približno 50 Hz (Slika 4, Tabela 1), kar izrazito odstopa od spektrov z dominantno frekvenco v območju okrog 100 Hz, ki so značilni za signale večine do sedaj opisanih vibracijskih napevov rastlinskih stenic (Čokl, 2008).

Za razliko od spektrov napevov *N. viridula* FS1 in *P. bidens* FS1, kjer je 20 dB pod dominantnim vrhom frekvenčno območje široko približno 50 Hz, pri napevu *P. nigrispinus* FS1 to območje obsega več kot 100 Hz. Poleg tega se ob dominantnem vrhu v tem območju pojavljata še dva izrazita vrhova, in sicer pri 100 Hz in pri 150 Hz (Slika 4). Na različnih točkah na rastlini se je kot dominanten lahko pojavil katerikoli od teh treh vrhov, vendar sta se kot dominantna frekvenčna vrhova izmenjevala predvsem vrhova pri 50 in 100 Hz. Na posamezni točki so se pojavljali tako signali z nižjo frekvenco kot signali z višjo frekvenco, kar je dodatno prispevalo k izraziti variabilnosti dominantne frekvence.

Sklepamo, da so za variabilnost dominantne frekvence signalov napevov *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1, ključne frekvenčno-amplitudne spremembe, do katerih prihaja na rastlini (Michelsen in sod., 1982; Čokl, 1988; Čokl in sod., 2004, 2007).

Na rastlini z oddaljevanjem od vira prihaja do dušenja vibracije, ki pa ni enakomerno niti znotraj frekvenčnega spektra (Michelsen in sod., 1982) niti z naraščajočo oddaljenostjo od vira (Čokl, 1988). Pokazali so, da je vzorec spreminjanja amplitude v frekvenčnem območju napevov rastlinskih stenic izrazito nepravilen in že majhna sprememba frekvence lahko povzroči veliko spremembo v amplitudi (Michelsen in sod., 1982). Čokl (1988) je pokazal, da se amplituda različnih frekvenčnih komponent z oddaljevanjem od vira ciklično spreminja, razdalja med enakomerno ponavljajočimi se najnižjimi in najvišjimi amplitudnimi vrednostmi pa je pri višjih frekvencah krajša kot pri nižjih. Vzorci amplitudnih oscilacij posameznih frekvenčnih komponent se na razdaljah do 30 cm ne ujemajo, zato se na različnih oddaljenostih od vira vibracije vzpostavijo različna razmerja amplitud posameznih frekvenčnih komponent. Z naraščajočo oddaljenostjo od vira tako lahko postanejo dominantne različne frekvence (Čokl, 1988; Čokl in sod., 2007).

Da pa so frekvenčne spremembe vibracije na rastlini lahko zelo variabilne in vse prej kot predvidljive je Čokl (1988) v svoji raziskavi pokazal na primeru napeva *N. viridula* MS1. Pokazal je, da z oddaljevanjem od vira razmeroma širok frekvenčni vrh v območju pod 150 Hz z dominantnim frekvenčnim vrhom pri 141 Hz razpade na več ozkih vrhov, katerih amplitude z razdaljo nepravilno oscilirajo. Ugotovil je, da na stebelu z oddaljenostjo prevlada vrh pri 80 – 90 Hz, vendar pa na listu sprememba frekvence ni kazala povezanosti z razdaljo in je preseгла vrednost na viru (Čokl, 1988). Neujemanje sprememb posameznih frekvenčnih komponent z oddaljenostjo od vira je pokazala tudi raziskava na primeru vibracijskih signalov stenice *M. histrionica* (Čokl in sod., 2004). Medtem ko je razlika v amplitudi med dominantno frekvenco in prvo harmonično komponento na začetku naraščala, se je z nadaljnjim povečanjem razdalje ta razlika zmanjšala (Čokl in sod., 2004).

Da bi ugotovili kakšne posledice imajo tako velike spremembe, do katerih je prihajalo v našem poskusu, za vibracijsko komunikacijo pri teh vrstah, bi bilo potrebno izvesti poskuse odzivnosti osebkov na te napeve na membrani zvočnika in na rastlini ter rezultate primerjati med seboj. Povsem mogoče je, da je do sprememb prišlo, ker rastlina fižola, kjer smo izvajali poskus, ne predstavlja glavne gostiteljske rastline vrst *P. bidens* in *P. nigrispinus* (Panizzi in sod., 2000) in zato frekvenčne lastnosti napevov niso optimalno uglasene z njenimi resonančnimi lastnostmi (Čokl in sod., 2005; Polajnar in sod., 2013). Po drugi strani pa obstaja verjetnost, da je receptorski sistem vrst *P. bidens* in *P. nigrispinus* prilagojen na takšno variabilnost (Čokl, 1983; Jeram in Čokl, 1993; Jeram in Pabst, 1996), kar omogoča neovirano komunikacijo na različnih rastlinskih substratih.

Za večino vibracijskih signalov, ki so bili do sedaj opisani pri rastlinskih stenicah, je značilno, da so ozkopasovni z dominantnimi frekvencami v območju okrog 100 Hz (Čokl, 2008), čeprav so bili nekateri avtorji (Michelsen in sod., 1982) mnenja, da so takšni signali za sporazumevanje na rastlinah manj primerni. Poleg tega so kljub dejstvu, da v frekvenčnem območju napevov rastlinskih stenic že majhna sprememba frevence povzroči veliko spremembo amplitude (Michelsen in sod., 1982), signali pogosto frekvenčno modulirani (Čokl, 2008), med osebki iste vrste in med različnimi vrstami pa je prisotna razmeroma visoka stopnja frekvenčne variabilnosti (Čokl, 2008).

Ne glede na to raziskave, ki so bile opravljene do sedaj, kažejo, da se frekvenčne lastnosti vibracijskih napevov nekaterih vrst rastlinskih stenic presenetljivo dobro ujemajo z resonančnimi lastnostmi svojih gostiteljskih rastlin, kar omogoča učinkovit prenos tovrstnih napevov po rastlinah, kar je pogoj za uspešno komunikacijo (Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Čokl in sod., 2005, 2006a, 2007; Čokl, 2008; Polajnar in sod., 2012, 2013).

5.2.3 Hitrost

Na rastlini je prihajalo do izrazitih sprememb hitrosti (intenzitete) signalov posameznih napevov, kar je razumljivo, saj nanjo poleg frekvence pomembno vplivajo tudi mehanske lastnosti rastline (Michelsen in sod., 1982; Čokl, 1988; Čokl in sod., 2007; Polajnar in sod., 2012), njena geometrija (McNett in sod., 2006) in strukturne komponente (Magal in sod., 2000; Čokl in sod., 2004).

Ne glede na raznolikost mehanskih lastnosti različnih vrst rastlin se vibracijski signali rastlinskih stenic po rastlinah relativno dobro prevajajo, saj je za rastlinski substrat praviloma značilna nizka stopnja dušenja vibracij v frekvenčnem območju pod 400 Hz (Čokl, 1988; Barth, 2002; Virant-Doberlet in Čokl, 2003; Čokl in sod., 2006a, 2007).

Med prenosom po rastlini je hitrost signalov padala in naraščala, vendar razen na nekaj točkah ni preseгла vrednosti na viru (Slike 58 – 63, Tabeli 10, 11). Padec hitrosti je bil na večini točk nižji od 80 % vrednosti na viru, kar pomeni, da se intenziteta signalov napevov, ki smo jih predvajali na rastlino, na večini točk ni znižala za več kot 14 dB.

Rezultat je v skladu z ugotovitvami preteklih raziskav, ki so pokazale, da z oddaljevanjem od vira intenziteta signala ne pada linearno (Michelsen in sod., 1982; Čokl, 1988; Čokl in sod., 2004, 2007) in da kljub raznolikosti rastlinskega substrata amplituda na razdaljah do 40 cm ne pade za več kot 20 dB (Čokl, 1988; Čokl in sod., 2007). Na rastlini ciperusa (*Cyperus alternifolius*) je pri prehodu signalov napeva *N. viridula* FS1 z listov na steblo sicer prišlo do izrazitega padca amplitude za 15 – 20 dB, vendar je nato med prenosom na razdalji do 40 cm po stebelu amplituda ciklično naraščala in padala v območju 5 dB nad in 5

dB pod to vrednostjo. Na rastlini fižola je bil vzorec amplitudnih oscilacij podoben, amplituda pa se je pravilno spreminjala v območju 5 dB pod in 10 dB nad vrednostjo na viru (Čokl in sod., 2007). Na različnih vrstah rastlinskega substrata so bile na enaki razdalji spremembe amplitude signalov napeva *M. histrionica* v območju 5 – 20 dB pod vrednostjo na viru (Čokl in sod., 2007).

Glede na to, da je bila intenziteta signalov napevov, ki smo jih predvajali na rastlino, v območju vrednosti intenzitete signalov rastlinskih stenic posnetih s telesa živali (0,1 – 1 mm/s) (Čokl in sod., 2007), spodnja meja občutljivosti receptorskih celic pa pri *N. viridula* znaša 0,01 – 0,03 mm/s (Čokl, 1983; Čokl in sod., 2006a), potem dušenje v območju do 20 dB, ki se je pojavilo v našem poskusu, ne predstavlja ovire za komunikacijo.

5.3 VPLIV VIBRACIJSKIH SIGNALOV NA RAZVOJ IN VEDENJE STENICE *NEZARA VIRIDULA*

Doslej opravljene raziskave razvoja slušnih organov žuželk so bile usmerjene predvsem v razvoj timpanalnih organov pri vrstah, ki se sporazumevajo z zračnim zvokom (Petersen in sod., 1982; Rössler, 1992; Yager, 1996; Boyan, 1998; Lakes-Harlan in Strauß, 2006). Različni avtorji so pokazali, da se razvoj organov za zaznavanje zvoka med različnimi skupinami žuželk lahko zelo razlikuje. Medtem ko se, na primer, pri holometabolnih žuželkah skopolidialni organi večinoma razvijejo šele v stadiju bube (Lakes-Harlan in Strauß, 2006), se pri hemimetabolnih žuželkah razvoj teh organov začne že v embrionalnem obdobju, z razvojem pa postopno prihaja do njihovega izpopolnjevanja in povečevanja občutljivosti (Petersen in sod., 1982; Rössler, 1992; Yager, 1996).

N. viridula predstavlja enega najbolj preučevanih modelnih organizmov na področju vibracijske komunikacije, vendar do sedaj nobena od raziskav ni vključevala osebkov nižjih razvojnih stadijev te vrste.

Z našim poskusom smo kot prvi ugotavljali, ali so pri *N. viridula* vibracijske signale sposobne zaznavati tudi nimfe. Sposobnost zaznavanja vibracij pri nimfah smo ugotavljali posredno z ugotavljanjem vpliva na razvoj jajčec in nimfalnih stadijev ter vpliva na vibracijsko komunikacijo odraslih osebkov.

5.3.1 Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva na razvoj jajčnih mas vrste *Nezara viridula*

Na biologijo in vedenje žuželk pomembno vplivajo abiotični in biotični dejavniki iz okolja, poznavanje njihovega vpliva na žuželke pa je ključnega pomena pri razvoju strategij za

upravljanje z ekonomsko pomembnimi vrstami. Medtem ko je bil vpliv abiotičnih dejavnikov, zlasti temperature, relativne zračne vlage in fotoperiode, na razvoj potrjen in opisan pri različnih vrstah (Ali in Ewiess, 1977; Lockwood in Storey, 1985; Musolin in Numata, 2003; Niva in Takeda, 2003; Vivian in Panizzi, 2005; Hirose in sod., 2006; Saruhan in sod., 2010; Mahdian in sod., 2008; Ju in sod., 2011; Zerbino in sod., 2013), pa je literature o vplivu biotičnega okolja na razvoj žuželk razmeroma malo (Lockwood in Storey, 1985; Blackmer in sod., 2002; Tu in sod., 2013).

V naši raziskavi smo s predvajanjem vibracijskih signalov vrste *P. nigrispinus* nižjim razvojnim stadijem stenice *N. viridula* kot prvi ugotavljali vpliv vibracijskih signalov drugih osebkov, ki so prisotni v okolju, na razvoj teh stadijev.

Rezultati poskusa z jajčnimi masami kažejo, da predvajanje heterospecifičnega napeva *P. nigrispinus* FS1 ne vpliva na inkubacijski čas jajčec stenice *N. viridula*. Tako v testnih pogojih kot v kontroli, kjer jajčnim masam nismo predvajali nobenih vibracij, je inkubacijski čas znašal povprečno 7 dni (Slika 64). To je nekoliko več od podatka v literaturi, kjer Todd (1989) navaja, da inkubacija v poletnem času traja 5 dni. Glede na to, da je razvoj pri *N. viridula* odvisen od temperature v okolju in se z znižanjem temperature podaljša (Kariya, 1961; Ali in Ewiess, 1977; Musolin in Numata, 2003; Vivan in Panizzi, 2005), si daljši čas inkubacije v našem primeru razlagamo s tem, da smo poskuse izvajali pri temperaturi 22 – 26 °C, ki je nekoliko nižja od temperature, ki jo različni avtorji navajajo kot optimalno za razvoj vrste *N. viridula* (30 °C) (Kariya, 1961; Ali in Ewiess, 1977; Todd, 1989).

V raziskavah Lockwooda in Storeya (1985) ter Hiroseja in sodelavcev (2006) se je največji odstotek nimf 1. stadija izlegel pri temperaturi 25 – 28 °C. S tem se ujemajo tudi rezultati našega poskusa, kjer se je tako v testni kot v kontrolni skupini večina nimf 1. stadija izlegla pri temperaturi 22 – 26 °C.

Hirose in sodelavci (2006) so v svoji raziskavi ugotovili še, da je za izleganje nimf 1. stadija poleg ustrezne temperature potrebna tudi relativno visoka stopnja zračne vlažnosti. Da se je levila večina nimf (več kot 90 %), je bila pri temperaturi 25 °C potrebna relativna zračna vlažnost nad 80 %, z znižanjem relativne vlažnosti pa je delež izleženih nimf upadel (Hirose in sod., 2006). V našem poskusu je do levitve večine nimf 1. stadija prišlo kljub razmeroma nizki zračni vlažnosti (40 – 50 %), kar pa se ne ujema z rezultati omenjenih avtorjev. V njihovi raziskavi se je pri 60 % zračni vlažnosti izleglo le 60 % nimf (Hirose in sod., 2006).

Visoko stopnjo izleganja kljub nizki zračni vlažnosti bi lahko razložili z razliko v pogojih v posodicah, v katerih smo vzdrževali jajčne mase, in tistimi v laboratoriju. V posodicah so bile jajčne mase pritrjene na del rastlinskega tkiva, ki smo ga z rastline odstranili skupaj z

jajčno maso, in zasenčene, s čimer smo poskušali ustvariti čim bolj naravne pogoje. V naravi namreč samice za odlaganje jajc pogosto preferenčno izbirajo mesta na spodnji strani listov in v gosti vegetaciji, kjer je zaradi kondenzacije vode relativna vlažnost nekoliko višja od okolice, kar ugodno vpliva na izleganje in preživetje nimf (Todd, 1989; Raghu in sod., 2004). Sklepamo, da se je podobno mikrookolje vzpostavilo tudi v naših posodicah. Povezava notranjosti posodice z okolico je sicer potekala preko perforiranega pokrova, vendar je bila po našem mnenju izguba vlage po tej poti zadosti nizka, da se je v notranjosti posodice lahko ohranjala višja relativna vlažnost od zunanje.

Fotoperioda na razvoj jajčnih mas naj ne bi imela vpliva (Ali in Ewiess, 1977).

5.3.2 Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva na razvoj nimf vrste *Nezara viridula*

Med poskusom z nimfami 3., 4. in 5. nimfalnega stadija smo beležili razmeroma visoko stopnjo umrljivosti nimf tako v testnih kot v kontrolnih skupinah. Razlike med testnimi in kontrolnimi pogoji nismo opazili, vendar stopnje smrtnosti po posameznih stadijih nismo posebej analizirali.

Po našem mnenju je glavni razlog povezan z razmeroma visoko stopnjo umrljivosti osebkov laboratorijske populacije, ki je predstavljala vir živali za naš poskus. Eden od vzrokov pa bi bila lahko tudi nezadostna zračna vlažnost v laboratoriju, saj relativna zračna vlaga pomembno vpliva na razvoj in preživetje nimf *N. viridula* (Hirose in sod., 2006). Medtem ko smo v našem primeru poskuse izvajali pri relativni zračni vlažnosti v laboratoriju 40 – 50 %, so drugi avtorji poskuse vpliva abiotičnih dejavnikov na razvoj stenic izvedli pri vrednostih okrog 65 % (Mourão in Panizzi, 2002; Vivan in Panizzi, 2005; Mahdian in sod., 2008) in več (Zerbino in sod., 2013).

Pri nimfah posamezne jajčne mase smo beležili trajanje 3., 4. in 5. nimfalnega stadija, v katerih smo nimfam testne skupine predvajali heterospecifični napev *P. nigrispinus* FS1, ter izračunali skupen čas trajanja celotnega nimfalnega obdobja. Zaradi same zasnove poskusa razlik v časih med testnimi in kontrolnimi skupinami nismo mogli statistično ovrednotiti.

Razvoj osebkov od stadija jajčeca do levitve v odrasle osebke je v našem poskusu trajal 37 – 52 dni (Slika 65). Starost nimf, ki so se v odraslo obliko levile prve, se je med testnimi in kontrolnimi skupinami razlikovala minimalno in je znašala 37 – 41 dni, kar se razmeroma dobro ujema s podatki, ki jih najdemo v literaturi (Todd, 1989; Musolin in Numata, 2003; Vivan in Panizzi, 2005).

Todd (1989) na primer navaja, da razvoj od jajčeca do izleganja nimf v odraslo obliko pri *N. viridula* v poletnem času traja 35 – 37 dni. Tako kot v primeru jajčnih mas si nekoliko daljši čas v našem primeru razlagamo z nekoliko nižjo temperaturo, pri kateri smo izvajali poskuse, od temperature, ki je za razvoj te vrste optimalna (Kariya, 1961; Ali in Ewiess, 1977; Todd, 1989).

Čeprav zaradi različne zasnove poskusov neposredna primerjava ni mogoča, pa se naši rezultati razmeroma dobro ujemajo tudi z rezultati Musolina in Numate (2003) ter Vivana in Panizzija (2005), ki so ugotavljali vpliv fotoperiode in temperature na nimfalne stadije in odrasle osebkke *N. viridula*. V poskusu prvih dveh avtorjev je razvoj petih nimfalnih stadijev v pogojih dolgega dne (LD = 16:8) trajal približno 43 dni pri 20 °C in 26 – 27 dni pri 25 °C (Musolin in Numata, 2003). Do podobnih rezultatov pa sta prišla tudi Vivan in Panizzi (2005). V njuni raziskavi je pri temperaturi 15 °C in kratkem dnevu (LD = 10:14) razvoj petih nimfalnih stadijev trajal 63 – 78 dni, pri 29 °C in v pogojih dolgega dne (LD = 14:10) pa so osebkki v stadiju nimfe preživeli kar trikrat manj časa, in sicer 21 – 23 dni. V vmesnih pogojih (22 °C, LD = 12:12) je razvoj trajal 34 – 42 dni (Vivan in Panizzi, 2005).

V našem primeru je pri temperaturi 22 – 26 °C in dolgem dnevu (LD = 16:8) obdobje od prvega do petega nimfalnega stadija pri osebkkih, ki so se v odraslo obliko levili prvi, trajalo 30 – 34 dni. Glavni vzrok za nekoliko odstopanj od podatkov v literaturi je po našem mnenju predvsem temperatura, ki znatno vpliva na razvoj nimfalnih stadijev (Kariya, 1961; Ali in Ewiess, 1977; Musolin in Numata, 2003; Vivan in Panizzi, 2005).

Medtem ko se je starost nimf petega stadija, ki so se v imago levile prve, v vseh primerih minimalno razlikovala, je bila starost nimf, ki so se levile zadnje, bolj variabilna in je znašala 43 – 52 dni (Slika 65). Kljub razmeroma veliki variabilnosti pa tudi ta rezultat ne odstopa bistveno od vrednosti, ki jih navaja literatura (Todd, 1989; Musolin in Numata, 2003; Vivan in Panizzi, 2005). Večja razlika v starosti gre na račun nimf v testnih skupinah dveh (B in C) od štirih jajčnih mas, kjer so bile nimfe, ki so se v odraslo obliko levile zadnje, bistveno starejše kot nimfe, ki so se kot zadnje levile v kontrolah. Pri nimfah drugih dveh jajčnih mas (A in D) se čas, ki je bil potreben, da so se v odraslo obliko levile vse nimfe, med testno in kontrolno skupino ni bistveno razlikoval.

Več dni razlike v času levitve v naslednji stadij med nimfami, ki so se levile prve, in tistimi, ki so se levile zadnje, se je pojavljalo tudi pri prehodu med posameznimi nimfalnimi stadiji (Slika 65).

Trajanje tretjega nimfalnega stadija je bilo izrazito variabilno tako pri nimfah, ki so se levile prve, kot pri tistih, ki so se levile zadnje. Prve nimfe tretjega stadija, ki so se levile v četrti stadij, so v tretjem stadiju preživele 2 – 6 dni, kar je nekoliko manj od podatka 7 dni, ki ga navaja Todd (1989). Pri nimfah, ki so se levile zadnje, je ta stadij trajal 7 – 11 dni.

Vzorec trajanja 4. in 5. nimfalnega stadija se je dobro ujema z vzorcem starosti nimf ob levitvi v odrasle osebkke. Trajanje posameznega stadija je bilo namreč pri nimfah, ki so se v naslednji stadij levile prve, enako tako med nimfami testne in kontrolne skupine kot med nimfami različnih jajčnih mas, nimfe, ki so se levile zadnje, pa so v posameznem stadiju preživele različno dolgo časa.

Nimfe četrtega stadija, ki so se prve levile, so v tem stadiju preživele 7 – 8 dni, nimfe petega stadija pa 7 – 10 dni. Trajanje teh dveh stadijev se ujema s trajanjem, ki ga za *N. viridula* navaja Todd (1989), in sicer 7 dni za četrti stadij in 8 za peti stadij (Todd, 1989). V raziskavi Musolina in Numate (2003) je v pogojih dolgega dne (LD = 18:6) peti nimfalni stadij trajal približno 7 dni pri temperaturi 25 °C in 13 dni pri 20 °C.

Čas, ki so ga nimfe, ki so se levile zadnje, preživele v 4. oziroma v 5. nimfalnem stadiju, je bil večinoma izrazito daljši od časa, ki so ga v tem stadiju preživele nimfe, ki so se levile prve, rezultati pa so pokazali očitno razliko v trajanju med testno in kontrolno skupino. Medtem ko so nimfe testne skupine 4. stadija, ki so se v peti stadij levile zadnje, v četrtem stadiju preživele tudi do 22 dni, so nimfe kontrolne skupine v četrtem stadiju preživele največ 13 dni. V petem stadiju so nimfe testne skupine preživele največ 23 dni, nimfe v kontroli pa 19 dni.

Vzroka, zakaj je med osebki posamezne skupine prišlo do tako velikih razhajanj v času levitve, ki je izrazito presegal podatke iz literature (Todd, 1989; Musolin in Numata, 2003), ne moremo pojasniti.

Glede na pridobljene rezultate sklepamo, da predvajanje heterospecifičnega vibracijskega napeva *P. nigripinus* FS1 ne vpliva na razvoj nimf *N. viridula*, vendar razmeroma majhen vzorec, ki smo ga v poskusu uporabili, ne omogoča zanesljivejših zaključkov. Poleg tega smo poskus izvedli tako, da smo heterospecifični napev predvajali nimfam v lončku, kjer smo jih gojili. Nimfe so se ob različnih časih nahajale na različnih delih (na stroku fižola, na dnu lončka, na arašidu na steni lončka, na tkanini s katero je bil lonček pokrit), kjer pa zaradi različnih mehanskih lastnosti pričakujemo razlike v intenziteti in časovno-frekvenčni strukturi vibracijskih signalov, ki so prihajali do posameznih osebkov.

5.3.3 Vpliv predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva osebkom v nimfalnem obdobju na vibracijsko komunikacijo odraslih osebkov *Nezara viridula*

Kljub temu, da so raziskave na nekaterih vrstah žuželk pokazale, da lahko na vedenje osebka, ko odraste, vplivajo tudi izkušnje, ki jih osebek pridobi v stadiju ličinke (Caubert in sod., 1992), vpliv predhodnih izkušenj v okviru reproduktivnega vedenja še ni bil opisan.

V našem poskusu smo s predvajanjem heterospecifičnega napeva *P. nigrispinus* FS1 osebkom *N. viridula* v obdobju od 3. do 5. nimfalnega stadija ugotavljali, ali ima izpostavljenost osebkov heterospecifičnemu vibracijskemu napevu v nimfalnem obdobju posledice v reproduktivnem vedenju odraslih osebkov.

Na podlagi opazovanj vedenja osebkov v času parjenja in rezultatov analize vibracijskih signalov sklepamo, da predvajanje heterospecifičnega napeva v zgodnjem razvojnem obdobju v našem poskusu ni vplivalo na vedenje osebkov, ko odrastejo. Vedenja parov osebkov med parjenjem nismo posebej analizirali, vendar med pari testne in kontrolne skupine nismo opazili razlik v vedenju.

V našem poskusu bi lahko bile časovne in frekvenčne lastnosti vibracijskih signalov posledica vpliva več dejavnikov: jajčnih mas, iz katerih so osebki izhajali, (A ali C), pogojev testiranja (test, kontrola), individualnih razlik med osebki in tudi rastlin fižola na katerih smo vedenjske poskuse izvedli. Da bi ugotovili vpliv posameznega dejavnika in s tem potrdili ali ovrgli vpliv predvajanja heterospecifičnega napeva v nimfalnem obdobju na dolžino in dominantno frekvenco vibracijskih signalov odraslih osebkov, bi bilo zato potrebno uporabiti statistično metodo hierarhičnih (mešanih) modelov.

Upoštevač razmeroma veliko variabilnost dolžine in dominantne frekvence tako samičinega kot samčevega napeva, ki se tudi sicer pojavlja pri stenici *N. viridula* (Čokl in sod., 2000a, b), ter statistično značilnost razlik že med osebki znotraj posamezne skupine statistične analize nismo izvedli. Glede na to, da je bila primerjava med testno in kontrolno skupino mogoča le pri dveh jajčnih masah, število osebkov, ki smo jih imeli na voljo za vedenjske poskuse, je bilo manjše od 10, majhno pa je bilo tudi število analiziranih pulzov in se je med posameznimi osebki razlikovalo, bi bila namreč analiza nezanesljiva in ne bi omogočala trdnih zaključkov.

Na podlagi rezultatov naše analize tako ne moremo oceniti, ali in kako predvajanje napeva *P. nigrispinus* FS1 v nimfalnem obdobju vpliva na vibracijsko komunikacijo in lastnosti vibracijskih signalov odraslih osebkov. Predvidevamo, da bi zanesljivo oceno o vplivih na vrednosti teh parametrov lahko pridobili le na podlagi večjega vzorca.

Za pridobitev zanesljivih rezultatov, ali predvajanje heterospecifičnega napeva v nimfalnem obdobju vpliva na reproduktivno vedenje pri *N. viridula*, bi bilo potrebno dodatno natančno analizirati vedenje osebkov v parih ter primerjalno testirati vpliv predvajanja heterospecifičnega in konspecifičnega napeva.

6 ZAKLJUČKI

Rezultati naše raziskave kažejo, da samci *N. viridula* ločijo med konspecifičnim pozivnim napevom samice in heterospecifičnimi napevi plenilskih stenic tako na umetni podlagi membrane zvočnika kot na rastlini. Na napev *N. viridula* FS1 so se samci stereotipno odzvali z oddajanjem napeva dvorjenja in intenzivnim usmerjenim premikanjem proti viru vibracijskih signalov, napevi plenilskih stenic s časovno-frekvenčno strukturo izven območja naravne variabilnosti *N. viridula* FS1 pa na vedenje samcev niso vplivali ali pa je bil njihov vpliv majhen. Medtem ko se na membrani zvočnika samci pričakovano niso odzivali na nobenega od heterospecifičnih napevov, sta na rastlini poleg *N. viridula* FS1 odziv samcev sprožila tudi napeva *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1. Kljub znantnemu deležu samcev, ki so med predvajanjem teh napevov na rastlino oddajali signale MCrS, pa je bilo število oddanih signalov izrazito nizko, iskalno vedenje pa se ni pojavilo.

Na podlagi rezultatov analize prenosa signalov vibracijskih napevov po rastlini sklepamo, da je prepoznavanje teh dveh napevov na rastlini posledica sprememb njune časovno-frekvenčne strukture, ki so posledica vpliva rastlinskega substrata na mehanske vibracije podlage. Predvidevamo, da je kljub podaljševanju kratkih pulzov v pulznih vlakih napeva *P. bidens* FS1 in premiku dominantnega frekvenčnega vrha iz območja 50 Hz v območje 100 Hz pri *P. nigrispinus* FS1, časovna struktura heterospecifičnih napevov med prenosom ostala dovolj različna od naravne variabilnosti konspecifičnega napeva, da je bil nivo odziva samcev izrazito nižji od odziva na konspecifični napev.

V našem poskusu predvajanje napeva *P. nigrispinus* FS1 ni vplivalo niti na razvoj jajčec niti na razvoj nimf stenice *N. viridula*. Statistične analize vpliva predvajanja heterospecifičnega vibracijskega napeva osebkom nižjih razvojnih stadijev nismo izvedli, saj na podlagi majhnega vzorca in majhnega števila opravljenih meritev rezultati ne bi bili dovolj zanesljivi. Na podlagih pridobljenih rezultatov zato ne moremo potrditi prisotnosti funkcionalnih vibroreceptorjev pri osebkih nižjih razvojnih stadijev te vrste.

Glede na rezultate lahko potrdimo postavljeno hipotezo, da imajo napevi plenilskih stenic *P. maculiventris*, *P. bidens*, *P. nigrispinus*, ki smo jih uporabili za stimulacijo samcev *N. viridula*, frekvenčne in časovne lastnosti, ki izražajo vrstno in spolno specifičnost. Naši rezultati potrjujejo tudi, da samci te napeve, ki ležijo izven območja naravne variabilnosti *N. viridula* FS1, ločijo od napeva konspecifične samice in se nanje ne odzivajo, da pa na rastlini pride do sprememb njihove časovno-frekvenčne strukture, ki vplivajo na prepoznavanje. Hipoteze, da so pri *N. viridula* zaznavanja mehanskih vibracij podlage sposobni tudi osebki nižjih razvojnih stadijev, na podlagi pridobljenih rezultatov nismo mogli potrditi.

7 POVZETEK

7.1 POVZETEK

Rastlinska stenica *N. viridula* (Heteroptera: Pentatomidae: Pentatominae) je invazivna rastlinojeda vrsta, ki je prisotna v večjem delu sveta in predstavlja enega največjih ekonomsko pomembnih škodljivcev (Todd, 1989; Panizzi, 1997; Panizzi in sod., 2000). V regulaciji populacij škodljivih vrst se vse bolj uveljavlja biološki način kontrole z uporabo naravnih sovražnikov (Speight, 2008). V biološki kontroli različnih vrst žuželk velik potencial kažejo plenilske vrste rastlinskih stenic (Pentatomidae: Asopinae), predvsem *P. maculiventris*, *P. bidens* in *P. nigrispinus* (De Clercq, 2000; Panizzi in sod., 2000), vendar pa so mehanizmi interakcije med plenilcem in plenom neznani.

Pri rastlinskih stenicah pomemben del reproduktivnega vedenja predstavlja vibracijska komunikacija, ki temelji na prepoznavanju vrstno in spolno specifičnih vibracijskih napevov, ki mu sledi značilen vedenjski odziv. Pri *N. viridula* je v interakciji med spolnima partnerjema ključen stereotipen odziv samca na pozivni napev samice, ki omogoča, da se osebka na rastlini lahko srečata (Čokl in sod., 1999; 2000a, b).

Rastline, ki so kot glavni medij prenosa vibracijskih signalov rastlinskih stenic, vplivajo na časovne in frekvenčne značilnosti ter amplitudo vibracijskih signalov (Michelsen in sod., 1982), kar ima lahko pomemben vpliv na komunikacijo (Miklas in sod., 2001).

Proizvajanja in zaznavanja vibracijskih signalov so pri nekaterih vrstah sposobni že osebki nižjih razvojnih stadijev, pri katerih ima vibracijska komunikacija pomembno vlogo pri iskanju hrane (Cocroft, 2005) in zaščiti pred plenilci (Cocroft, 1999a, b, 2002; Ramaswamy in Cocroft, 2009).

V našem poskusu smo samcem *N. viridula* predvajali heterospecifične napeve plenilskih vrst stenic *P. bidens*, *P. maculiventris* in *P. nigrispinus*, katerih časovna in frekvenčna struktura se statistično značilno razlikujeta od strukture pozivnega napeva konspecifične samice. Odziv samcev smo testirali na neresonančni membrani zvočnika, ki ne vpliva na lastnosti vibracij, in na rastlini.

Tako na umetni podlagi kot na rastlini so se samci stereotipno odzivali le na pozivni napev konspecifične samice. Signali *N. viridula* FS1 so pri samcih sprožili intenzivno oddajanje napeva dvorjenja in izrazito iskalno vedenje. Na membrani zvočnika se samci niso odzivali na nobenega od heterospecifičnih napevov niti z oddajanjem vibracijskih signalov niti z usmerjenim premikanjem, kar kaže na to, da se vrednosti parametrov predvajanih napevov nahajajo izven območja variabilnosti parametrov napeva *N. viridula* FS1, ki samce

stimulira k petju in premikanju. Na rastlini sta poleg napeva *N. viridula* FS1 odziv samcev sprožila tudi napeva *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1, vendar pa je bil odziv izrazito nižji v primerjavi z odzivom na *N. viridula* FS1. Signali MCrS, ki so jih samci proizvajali, so bili maloštevilni, iskalno vedenje pa se ni pojavilo. Predvajanje ostalih heterospecifičnih napevov pri samcih ni izzvalo nobenega odziva.

Analiza signalov napevov *P. bidens* FS1, *P. nigrispinus* FS1 in *N. viridula* FS1, ki smo jih z uporabo dveh laserskih vibrometrov hkrati registrirali na različnih točkah na rastlini, potrjuje, da je za neoviran prenos po rastlinah najbolje prilagojen napev *N. viridula* FS1, pri katerem sta se dolžina in dominantna frekvenca pulzov med prenosom minimalno spreminjala. Med prenosom pa je prišlo do izrazitih sprememb časovne strukture pulznih vlakov napeva *P. bidens* in frekvenčne strukture napeva *P. nigrispinus*. Sklepamo, da je s podaljšanjem pulzov v pulznih vlakih napeva *P. bidens* FS1 in premikom dominantne frekvence iz območja 50 Hz v območje okrog 100 Hz pri *P. nigrispinus* FS1 prišlo do delnega ujemanja časovno-frekvenčne strukture teh napevov in napeva *N. viridula* FS1, kar bi lahko bil možen vzrok, da so samci napeva prepoznali kot specifična in se odzvali z oddajanjem signalov MCrS. Ker pa so se vrednosti parametrov heterospecifičnih napevov kljub spremembam še vedno razlikovale od vrednosti, ki so značilne za pozivni napev heterospecifične samice, je bil odziv samcev temu primerno nizek. Na rastlini se je pojavljala razmeroma velika variabilnost intenzitete signalov, vendar je bilo v primeru vseh treh napevov dušenje signalov nižje od 20 dB. Intenziteta signalov posameznih napevov je tako ostajala v območju občutljivosti vibroreceptorjev v nogah.

Predvajanje napeva *P. nigrispinus* FS1 nižjim razvojnim stadijem stenice *N. viridula* ni vplivalo niti na razvoj jajčnih mas niti na razvoj nimf. Vpliva predvajanja heterospecifičnega napeva v nimfalnem obdobju na vibracijsko komunikacijo odraslih osebkov v času parjenja nismo statistično ovrednotili, zato na podlagi pridobljenih rezultatov ne moremo z gotovostjo trditi, ali imajo nižji razvojni stadiji stenice *N. viridula* razvite funkcionalne receptorje za zaznavanje vibracijskih signalov in pripadajoče živčne povezave za obdelavo vibracijske informacije v osrednjem živčevju ali ne.

Glede na rezultate naše raziskave lahko zaključimo, da samci *N. viridula* ločijo pozivni napev konspecifične samice od napevov plenilskih vrst *P. bidens*, *P. maculiventris* in *P. nigrispinus*, katerih časovne in frekvenčne lastnosti so izven območja variabilnosti parametrov napeva *N. viridula* FS1. Na rastlini prihaja do podaljševanja kratkih pulzov v pulznih vlakih napeva *P. bidens* FS1 in premika dominantne frekvence pulzov *P. nigrispinus* FS1 v območje 100 Hz, kar bi lahko vplivalo na prepoznavanje pri samcih *N. viridula*. Predvajanje napeva *P. nigrispinus* FS1 osebkom nižjih razvojnih stadijev stenice *N. viridula* ne vpliva na razvoj posameznih stadijev, vendar bi zanesljivo oceno vpliva predvajanja heterospecifičnega napeva nižjim razvojnim stadijem na razvoj in vibracijsko komunikacijo odraslih osebkov dale dodatne raziskave.

7.2 SUMMARY

Phytophagous stink bug *N. viridula* (Heteroptera: Pentatomidae: Pentatominae) is an invasive species with a wide distribution range all over the world and currently represents one of the greatest pests of economic importance (Todd, 1989; Panizzi, 1997; Panizzi in sod., 2000). One of the mechanisms in regulation of populations of harmful species is biological control using natural enemies (Speight, 2008). As biocontrol agents of insect pests predatory stink bugs, namely *P. maculiventris*, *P. bidens* in *P. nigrispinus*, show great potential (De Clercq, 2000; Panizzi in sod., 2000). However, mechanisms of interaction between predator and prey are unknown.

In Pentatomidae an important part of reproductive behaviour is vibrational communication, which is based on recognition of species- and sex-specific vibrational songs followed by a characteristic behavioural response. In *N. viridula* interaction between a male and a female typically involves a stereotypical response of the male to the female calling song, which enables the reproductive partners on the plant to meet (Čokl in sod., 1999; 2000a, b).

Plants being the main medium for transmission of vibrational signals, have an important impact on temporal and frequency parameters as well as on amplitude of vibrational signals (Michelsen in sod., 1982), which in some cases can have important consequences for communication (Miklas in sod., 2001).

In some insect species juveniles are already capable of production and registration of vibrational signals. In these insects vibrational communication plays an important role in foraging for food (Cocroft, 2005) and anti-predator behaviour (Cocroft, 1999a, b, 2002; Ramaswamy in Cocroft, 2009).

In our experiment we played to *N. viridula* males heterospecific songs of predatory stink bug species *P. bidens*, *P. maculiventris* in *P. nigrispinus* of which temporal and frequency structure is statistically significantly different from the structure of the conspecific female's calling song. We tested the response of males on the non-resonant loudspeaker membrane, which does not affect the characteristics of vibrations, and on the plant.

Both on the artificial substrate and on the plant males responded stereotypically only to the conspecific female's calling song. *N. viridula* FS1 signals triggered in males intensive emission of the courthip song and distinct searching behaviour. On the loudspeaker membrane males responded to heterospecific songs neither by emission of vibrational signals nor by directional movement, which shows that the parameter values of the songs played lay outside the range of variability of the parameter values of *N. viridula* FS1, which stimulates males' singing and searching. On the plant not only *N. viridula* FS1

triggered the response but also *P. bidens* FS1 in *P. nigrispinus* FS1. However, the response to the two heterospecific songs was significantly lower compared to the response to *N. viridula* FS1. Males emitted a low number of MCrS signals and they did not exhibit searching behaviour. Other heterospecific songs failed to trigger any response in males.

Signal analysis of *P. bidens* FS1, *P. nigrispinus* FS1 in *N. viridula* FS1 recorded by two laser vibrometers simultaneously from different points on the plant confirms that *N. viridula* FS1 is the best adapted vibrational song for unimpeded transmission through plants. While the duration and dominant frequency of this song were minimally changed during transmission on the plant, the temporal structure of *P. bidens* FS1 pulse trains and the frequency structure of *P. nigrispinus* FS1 pulses were significantly **altered**. We assume that the lengthening of pulses in *P. bidens* FS1 pulse trains and the dominant frequency shift from the region of 50 Hz to the region of 100 Hz in *P. nigrispinus* pulses brought about a partial overlap of the time-frequency structure of these songs and *N. viridula* FS1, which could be a possible explanation of why males recognized these songs as specific and responded by emitting MCrS signals. Since the parameter values of heterospecific signals still differed from the values characteristic of a conspecific female's calling song, the response was accordingly low. The variability of the vibrational signals' intensity was relatively high on the plant although attenuation was lower than 20 dB. As a result of this, signal intensity remained in the range of sensitivity of the vibroreceptors in the legs of the males.

Stimulation of the lower developmental stages with *P. nigrispinus* FS1 influenced neither the development of egg masses nor the development of nymphs. Since we have not statistically evaluated the effect of playing the heterospecific song in the nymphal stage on vibrational communication of adults during mating, according to our results we are not able to claim with certainty whether the juvenile stages of the stink bug *N. viridula* possess functional receptors for the detection of vibrational signals and corresponding neuronal networks for the processing of vibrational information in the central nervous system or not.

According to our results we can conclude that *N. viridula* males distinguish the conspecific female's calling song from the songs of predatory species *P. bidens*, *P. maculiventris* in *P. nigrispinus* with temporal and frequency characteristics outside the range of variability of these characteristics in *N. viridula* FS1. Lengthening of short pulses in *P. bidens* FS1 pulse trains and dominant frequency shift to the region of 100 Hz in *P. nigrispinus* FS1 pulses, which take place during transmission on the plant, could affect recognition of these songs in *N. viridula* males. Stimulation of lower developmental stages with *P. nigrispinus* FS1 does not affect the development of juveniles. However, further research is needed in order to obtain reliable assessment of the effect of playing the heterospecific song to the juveniles on development and vibrational communication of the adults.

8 VIRI

- Abbot J.C., Stewart K.W. 1993. Male search behaviour of the stonefly, *Pteronarcella badia* (Hagen) (Plecoptera: Pteronarcyidae), in relation to drumming. *Journal of insect behaviour*, 6: 467 – 481
- Alexander R.D. 1957. Sound production and associated behavior in insects. *The Ohio Journal of Science*, 57: 101 – 113
- Ali M., Ewiess M.A. 1977. Photoperiodic and temperature effects on rate of development and diapause in the green stink bug, *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae). *Journal of Applied Entomology*, 84: 256 – 264
- Anderson P., Hansson B.S., Nilsson U., Han Q., Sjöholm M., Skals N., Anton S. 2007. Increased behavioral and neuronal sensitivity to sex pheromone after brief odor experience in a moth. *Chemical Senses*, 32: 483 – 491
- Bagwell G.J., Čokl A., Millar J.G. 2008. Characterization and comparison of substrate-borne vibrational signals of *Chlorochroa uhleri*, *Chlorochroa ligata*, and *Chlorochroa sayi* (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 101: 235 – 246
- Bailey N.W., Zuk M. 2008. Acoustic experience shapes female mate choice in field crickets. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 2645 – 2650
- Bailey N.W., Zuk M. 2009. Field crickets change mating preferences using remembered social information. *Biology Letters*, 5: 449 – 451
- Baker M. 2011. The role of learning in an insect predator-prey relationship. Diplomsko delo. Mount Holyoke College. South Hadley, Massachusetts, ZDA: 90 str.
- Barclay M.V.L. 2004. The green vegetable bug *Nezara viridula* (L., 1758) (Hem: Pentatomidae) new to Britain. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 116: 55 – 58
- Barth F.G. 1993. Sensory guidance in spider pre-copulatory behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology, Series A*, 104: 717 – 733
- Barth F.G. 1998. The vibrational sense of spiders. V: Comparative hearing: insects. Hoy R.R., Popper A.N., Fay R.R. (ur.). New York, New York, ZDA. Springer – Verlag: 228 – 278
- Barth F.G. 2002. A spider's world: senses and behavior. Berlin, Heidelberg, New York. Springer – Verlag: 223 – 246

- Barth F.G., Bleckmann H., Bohnenberger J., Seyfarth E.-A. 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae) II. On the vibratory environment of a wandering spider. *Oecologia* 77: 194 – 201
- Bee M.A., Micheyl C. 2008. The cocktail party problem: what is it? How can it be solved? And why should animal behaviorists study it? *Journal of Comparative Psychology*, 122: 235 – 251
- Bennet-Clark H.C. 1998. Size and scale effects as constraints in insect sound communication. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 353: 407 – 419
- Blackiston D., Briscoe A.D., Weiss M.R. 2011. Color vision and learning in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Nymphalidae). *The Journal of Experimental Biology*, 214: 509 – 520
- Blackiston D.J., Silva Casey E., Weiss M.R. 2008. Retention of memory through metamorphosis: Can a moth remember what it learned as a caterpillar? *PLoS ONE* 3, 3: e1736. doi:10.1371/journal.pone.0001736
- Blackmer J.L., Lee L.L., Henneberry T.J. 2002. Factors affecting egg hatch, development, and survival of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) reared on an artificial feeding system. *Environmental Entomology*, 31: 306 – 312
- Blassioli Moraes M.C., Laumann R.A., Čokl A., Borges M. 2005. Vibratory signals of four Neotropical stink bug species. *Physiological Entomology*, 30: 175 – 188
- Blatrix R., Sermage C. 2013. Role of early experience in ant enslavement: a comparative analysis of a host and a non-host species. *Frontiers in Zoology*, 2: 13
- Borges M., Jepson P.C., Howes P.E. 1987. Long-range mate location and close-range courtship behaviour of the green stink bug, *Nezara viridula* and its mediation by sex pheromones. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 44: 205 – 212
- Boughman J.W. 2002 How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 571 – 577
- Boyan G.S. 1998. Development of the insect auditory system. V: Comparative hearing: Insects. (Hoy R.R., Popper A.N., Fay R.R. (ur.). New York, New York, ZDA. Springer – Verlag, 97 – 138
- Bradbury J.W., Vehrencamp S.L. 1998. Principles of animal communication. Sunderland, Massachusetts, ZDA. Sinauer Associates, Inc.: 882 str.
- Breed M.D. 1998. Recognition pheromones of the honey bee. *BioScience*, 48: 463 – 470

- Brézot P. 1994. La communication chimique chez *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae): étude du signal phéromonal émis par les males. Doktorsko delo. Univerza Pierre et Marie Curie, Paris, Francija: 120 str.
- Broughton W.B. 1963. Method in bio-acoustic terminology. V: Acoustic behaviour of animals. Busnel R.G. (ur.). Amsterdam, NL. Elsevier, 2 – 24
- Brown S., Strausfeld N. 2009. The effect of age on a visual learning task in the American cockroach. *Learning & Memory*, 16: 210 – 223
- Brownell P., Farley R.D. 1979. Orientation to vibrations in sand by the nocturnal scorpion *Paruroctonus mesaensis*: mechanism of target localization. *Journal of Comparative Physiology A*, 131: 31 – 38
- Brownell P.H., van Hemmen J.L. 2001. Vibrational sensitivity and a computational theory for prey-localizing behavior in sand scorpions. *American Zoologist*, 41: 1229 – 1240
- Brumm H., Slabbekoorn H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in The Study of Behavior*, 35: 151 – 209
- Burns J.G., Foucaud J., Mery F. 2011. Costs of memory: lessons from ‘mini’ brains. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 278: 923 – 929
- Carazo P., Font E. 2010. Putting information back into biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 661 – 669
- Casas J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. *Ecological Entomology*, 14: 257 – 265
- Casas J., Bacher S., Tautz J., Meyhöfer R., Pierre D. 1998. Leaf vibrations and air movements in a leafminer-parasitoid system. *Biological Control*, 11: 147 – 153
- Casas J., Magal C., and Sueur J. 2007. Dispersive and non-dispersive waves through plants: implications for arthropod vibratory communication. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274: 1087 – 1092
- Castellanos I., Barbosa P. 2006. Evaluation of predation risk by a caterpillar using substrate-borne vibrations. *Animal Behaviour*, 72: 461 – 469
- Caubet Y., Jaisson P., Lenoir A. 1992. Preimaginal induction of adult behavior in insects. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B: Comparative and Physiological Psychology*, 44: 165 – 178
- Chapman R.F. 1998. *The Insects. Structure and function*. 4th edition. Cambridge, Velika Britanija. Cambridge University Press: 547 str.

- Chivers D.P., Wisenden B.D., Smith R.J.F. 1996. Damselfly larvae learn to recognize predators from chemical cues in the predator's diet. *Animal Behaviour*, 52: 315 – 320
- Chuche J., Thiéri D., Mazzoni V. 2011. Do *Scaphoideus titanus* (Hemiptera: Cicadellidae) nymphs use vibrational communication? *Naturwissenschaften*, 98: 639 – 642
- Claridge M.F. 2006. Insect sounds and communication – An introduction. V: Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution. Drosopoulos S., Claridge M.F. (ur.). Boca Raton, Florida, ZDA. Taylor & Francis: 3 – 10
- Clarke A.R., Walter G.H. 1993. Variegated thistle (*Silybum marianum* (L.)), a non-crop host plant of *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) in Southern Queensland. *Journal of the Australian Entomological Society*, 32: 81 – 83
- Cobb M., Jallon J.M. 1990. Pheromones, mate recognition and courtship stimulation in the *Drosophila melanogaster* species sub-group. *Animal Behaviour*, 39: 1058–1067
- Cocroft R.B. 1999a. Offspring – parent communication in a subsocial treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umbonia crassicornis*). *Behaviour*, 136: 1 – 21
- Cocroft R.B. 1999b. Parent–offspring communication in response to predators in a subsocial treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umbonia crassicornis*). *Ethology*, 105: 553 – 568
- Cocroft R.B. 2001. Vibrational communication and the ecology of group-living, herbivorous insects. *American Zoologist*, 41: 1215 – 1221
- Cocroft R.B. 2002. Antipredator defense as a limited resource: unequal predation risk in broods of an insect with maternal care. *Behavioral Ecology*, 13: 125 – 133
- Cocroft R.B. 2003. The social environment of an aggregating, ant-attended treehopper. *Journal of Insect Behavior*, 16: 79 – 95
- Cocroft R.B. 2005. Vibrational communication facilitates cooperative foraging in a phloem-feeding insect. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272: 1023 – 1029
- Cocroft R.B., Hamel J.A. 2010. Vibrational communication in the “other insect societies”: A diversity of ecology, signals, and signal functions. V: The use of vibrations in communication: properties, mechanisms and function across taxa. O'Connell-Rodwell C.E. (ur.). Karala, India. Transworld Research Network: 1 – 23 (4. poglavje)
- Cocroft R.B., Rodríguez R.L. 2005. The behavioral ecology of insect vibrational communication. *BioScience*, 55: 323 – 334

- Cocroft R.B., Rodríguez R.L., Hunt R.E. 2010. Host shifts and signal divergence: mating signals covary with host use in a complex of specialized plant-feeding insects. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 60 – 72
- Cocroft R.B., Shugart H.J., Konrad K.T., Tibbs K. 2006. Variation in plant substrates and its consequences for insect vibrational communication. *Ethology*, 112: 779 – 789
- Cocroft R.B., Tieu T.D., Hoy R.R., Miles R.N. 2000. Directionality in the mechanical response to substrate vibration in a treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umbonia crassicornis*). *Journal of Comparative Physiology A*, 186: 195 – 705
- Čokl A. 1983. Functional properties of vibroreceptors in the legs of *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 150: 261 – 169
- Čokl A. 1988. Vibratory signal transmission in plants as measured by laser vibrometry. *Periodicum Biologorum*, 90: 193 – 196
- Čokl A. 2008. Stink bug interaction with host plants during communication. *Journal of Insect Physiology*, 54: 1113 – 1124
- Čokl A., Amon T. 1980. Vibratory interneurons in the central nervous system of *Nezara viridula* L. (Pentatomidae, Heteroptera). *Journal of Comparative Physiology A*, 139: 87 – 95
- Čokl A., Bogataj E. 1982. Factors affecting vibrational communication in *Nezara viridula* L. (Heteroptera, Pentatomidae). *Biološki Vestnik*, 30: 1 – 20
- Čokl A., Gogala M., Blažević A. 1978. Principles of sound recognition in three pentatomide bug species. *Biološki Vestnik*, 26: 81 – 94
- Čokl A., McBrien H.L., Millar J.G. 2001. Comparison of substrate-borne vibrational signals of two stink bug species *Acrosternum hilare* and *Nezara viridula*. *Annals of the Entomological Society of America*, 94: 471 – 479
- Čokl A., Millar J.G. 2009. Manipulation of insect signaling for monitoring and control of pest insects. V: *Biorational control of arthropod pests. Application and resistance management*. Ishaaya I., Horowitz A.R. (ur.). Dordrecht, Heidelberg, London, New York. Springer: 279 – 316
- Čokl A., Nardi C., Simões Bento J.M., Hirose E., Panizzi A.R. 2006a. Transmission of stridulatory signals of the burrower bugs, *Scaptocoris castanea* and *Scaptocoris carvalhoi* (Heteroptera: Cydnidae) through the soil and bean. *Physiological Entomology*, 31: 371 – 381

- Čokl A., Prešern J., Virant-Doberlet M., Bagwell G.J., Millar J.G. 2004. Vibratory signals of the harlequin bug and their transmission through plants. *Physiological Entomology*, 29: 372 – 380
- Čokl A., Virant-Doberlet M. 2003. Communication with substrate-borne signals in small plant-dwelling insects. *Annual Review of Entomology*, 48: 29 – 50
- Čokl A., Virant-Doberlet M., McDowell A. 1999. Vibrational directionality in the southern green stink bug *Nezara viridula* (L.) is mediated by female song. *Animal Behaviour*, 58: 1277 – 1283
- Čokl A., Virant-Doberlet M., Stritih N. 2000a. Temporal and spectral properties of the songs of the southern green stink bug *Nezara viridula* (L.) from Slovenia. *Pflügers Archiv: European journal of physiology*, 439: 168 – 170
- Čokl A., Virant-Doberlet M., Stritih N. 2000b. The structure and function of songs emitted by southern green stink bugs from Brazil, Florida, Italy and Slovenia. *Physiological Entomology*, 25: 196 – 205
- Čokl A., Virant-Doberlet M., Zorović M. 2006b. Sense organs involved in the vibratory communication of bugs. V: *Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*. Drosopoulos S., Claridge M.F. (ur.). Boca Raton, Florida, ZDA. Taylor & Francis: 71 – 80
- Čokl A., Zorović M., Millar J.G. 2007. Vibrational communication along plants by the stink bugs *Nezara viridula* and *Murgantia histrionica*. *Behavioural Processes*, 75: 40 – 54
- Čokl A., Zorović M., Žunič A., Virant-Doberlet M. 2005. Tuning of host plants with vibratory songs of *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae). *The Journal of Experimental Biology*, 208: 1481 – 1488
- Čokl A., Žunič A., Virant-Doberlet M. 2011. Predatory bug *Picromerus bidens* communicates at different frequency levels. *Central European Journal of Biology*, 6: 431 – 439
- Coolen I., Dangles O., Casas J. 2005. Social learning in noncolonial insects? *Current Biology*, 15: 1931 – 1935
- Cunningham J.P., Moore C.J., Zalucki M.P., West S.A. 2004. Learning, odour preference and flower foraging in moths. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 87 – 94
- Czaczkes T.J., Grüter C., Ellis L., Wood E., Ratnieks F.L. 2012. Ant foraging on complex trails: route learning and the role of trail pheromones in *Lasius niger*. *The Journal of Experimental Biology*, 216: 188 – 197

- D'Ettorre P., Heinze J. 2005. Individual recognition in ant queens. *Current Biology*, 15: 2170 – 2174
- Dall S.R.X., Giraldeau L.-A., Olsson O., McNamara J.M., Stephens D.W. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 187 – 193
- Danchin E., Giraldeau L.-A., Valone T. J., Wagner R. H. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305: 487 – 491
- Dawson E.H., Avarguès-Weber A., Chittka L., Leadbeater E. 2013. Learning by observation emerges from simple associations in an insect model. *Current Biology*, 23: 727 – 730
- De Clercq P. 2000. Predaceous stinkbugs (Pentatomidae: Asopinae). V: Heteroptera of economic importance. Schaefer C.W., Panizzi A.R. (ur.). Boca Raton, Florida, ZDA. CRC Press: 737 – 789
- De Clercq P., Wyckhuys K., De Oliveira H.N., Klapwijk J. 2002. Predation by *Podisus maculiventris* on different life stages of *Nezara viridula*. *Florida Entomologist*, 85: 197 – 202
- de Groot M., Čokl A., Virant-Doberlet M. 2010. Effects of heterospecific and conspecific signal overlap and signal-to-noise ratio on male responsiveness in *Nezara viridula* (L.). *The Journal of Experimental Biology*, 213: 3213 – 3222
- de Groot M., Čokl A., Virant-Doberlet M. 2011a. Search behaviour of two hemipteran species using vibrational communication. *Central European Journal of Biology*, 6: 756 – 769
- de Groot M., Čokl A., Virant-Doberlet M. 2011b. Species identity cues: possibilities for errors during vibrational communication on plant stems. *Behavioral Ecology*, 22: 1209 – 1217
- de Luca P.A., Morris G.K. 1998. Courtship communication in meadow katydids: female preference for large male vibrations. *Behaviour*, 135: 777 – 793
- De Winter A.J., Rollenhagen T. 1990. The importance of male and female acoustic behaviour for reproductive isolation in *Ribautodelphax planthoppers* (Homoptera: Delphacidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 40: 191 – 206
- De Winter A.J., Rollenhagen T. 1993. Differences in preference for species-specific female calls between acoustically experienced and acoustically naive male *Ribautodelphax Planthoppers* (Homoptera: Delphacidae). *Journal of Insect Behavior*, 6: 411 – 419

- Djemai I., Casas J., Magal C. 2001. Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations. *Proceedings of The Royal Society of London B*, 268: 2403 – 2408
- Dornhaus A., Franks N.R. 2008. Individual and collective cognition in ants and other insects (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11: 215 – 226
- Duerr J.S., Quinn W.G. 1982. Three *Drosophila* mutations that block associative learning also affect habituation and sensitization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 79: 3646 – 3650
- Dukas R. 1998. Ecological relevance of associative learning in fruit fly larvae. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 195 – 200
- Dukas R. 1999. Costs of memory: ideas and predictions. *Journal of Theoretical Biology*, 197: 41 – 50
- Dukas R. 2004. Male fruit flies learn to avoid interspecific courtship. *Behavioral Ecology*, 15: 695 – 698
- Dukas R. 2005a. Experience improves courtship in male fruit flies. *Animal Behaviour*, 69: 1203 – 1209
- Dukas R. 2005b. Learning affects mate choice in female fruit flies. *Behavioral Ecology*, 16: 800 – 804
- Dukas R. 2006. Learning in the context of sexual behavior in insects. *Animal Biology*, 56: 125 – 141
- Dukas R. 2008a. Evolutionary biology of insect learning. *Annual Review of Entomology*, 53: 145 – 160
- Dukas R. 2008b. Learning decreases heterospecific courtship and mating in fruit flies. *Biology Letters*, 4: 645 – 647
- Dukas R. 2009a. Dynamics of learning in the context of courtship in *Drosophila persimilis* and *D. pseudoobscura*. *Animal Behaviour*, 77: 253 – 259
- Dukas R. 2009b. Learning: mechanisms, ecology and evolution. V: *Cognitive ecology II*. Dukas R., Ratcliffe J.M. (ur.). Chicago, Illinois, ZDA. University of Chicago Press: 7 – 26
- Dukas R. 2010. Insect social learning. V: *Encyclopedia of Animal Behavior*. Breed M.D., Moore J. (ur.). Oxford, VB. Elsevier, Academic Press: 176 – 179
- Dukas R., Clark C.W., Abbott K. 2006. Courtship strategies of male insects: when is learning advantageous? *Animal Behaviour*, 72: 1395 – 1404

- Dukas R., Dukas L. 2012. Learning about prospective mates in male fruit flies: effects of acceptance and rejection. *Animal Behaviour*, 84: 1427 – 1434
- Dukas R., Visscher P.K. 1994. Lifetime learning by foraging honey bees. *Animal Behaviour*, 48: 1007 – 1012
- Durier V., Rivault C. 2002. Importance of spatial and olfactory learning on bait consumption in the German cockroach. V: Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests. Charleston, Južna Karolina, ZDA, 7 – 10 julij 2002. Jones S.C., Zhai J., Robinson W.H. (ur.).
<http://www.icup.org.uk/reports%5CICUP205.pdf> (13. jul. 2013)
- Ejima A., Smith B.P.C., Lucas C., Levine J.D., Griffith L.C. 2005. Sequential learning of pheromonal cues modulates memory consolidation in trainer-specific associative courtship conditioning. *Current Biology*, 15: 194 – 206
- Endler J.A. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 340: 215 – 225
- Eschbach C., Cano C., Haberkern H., Schraut K., Guan C., Triphan T., Gerber B. 2011. Associative learning between odorants and mechanosensory punishment in larval *Drosophila*. *The Journal of Experimental Biology*, 214: 3897 – 3905
- Ewing A.W. 1989. *Arthropod Bioacoustics. Neurobiology and behaviour*. Edinburgh, Velika Britanija. Edinburgh University Press: 260 str.
- Fahrbach S.E. 2006. Structure of the mushroom bodies of the insect brain. *Annual Review Of Entomology*, 51: 209 – 232
- Ferrari M.C.O., Messier F., Chivers D.P. 2008. Threat-sensitive learning of predators by larval mosquitoes *Culex restuans*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1079 – 1083
- Field L.H., Matheson T. 1998. Chordotonal organs of insects. *Advances in Insect Physiology*, 27: 1 – 230
- Fletcher Jr R.J., Miller C.W. 2008. The type and timing of social information alters offspring production. *Biology Letters*, 4: 482 – 485
- Fletcher L.E., Yack J.E., Fitzgerald T.D., Hoy R.R. 2006. Vibrational communication in the cherry leaf roller caterpillar *Caloptilia serotinella* (Gracillarioidea: Gracillariidae). *Journal of Insect Behaviour*, 19: 1 – 18

- Franks N.R., Hooper J.W., Dornhaus A., Philippa J. Aukett P.J., Hayward A.L., Berghoff S.M. 2007. Reconnaissance and latent learning in ants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274: 1505 – 1509
- Fullard J., Yack J.E. 1993. The evolutionary biology of insect hearing. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 248 – 252
- Gandolfi M., Mattiacci L., Dorn S. 2003. Preimaginal learning determines adult response to chemical stimuli in a parasitic wasp. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 2623 – 2629
- Gerber B., Scherer S., Neuser K., Michels B., Hendel T., Stocker R. F., Heisenberg M. 2004. Visual learning in individually assayed *Drosophila* larvae. *The Journal of Experimental Biology* 207: 179 – 188
- Giurfa M. 2012. Social learning in insects: a higher-order capacity? *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 6: 57
- Glinwood R., Ahmed E., Qvarfordt E., Ninkovic V. 2011. Olfactory learning of plant genotypes by a polyphagous insect predator. *Oecologia*, 166: 637 – 647
- Gogala A. 2008. Heteroptera of Slovenia. V: Pentatomomorpha II and additions to the previous parts. *Annales, Annals for Istrian and Mediterranean Studies, Series historia naturalis*, 18: 91 – 126
- Gogala M. 2006. Vibrational signals produced by Heteroptera – Pentatomomorpha and Cimicomorpha. V: *Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*. Drosopoulos S., Claridge M.F. (ur.). Boca Raton, Florida, ZDA. Taylor & Francis: 275 – 295
- Gogala M., Razpotnik R. 1974. An oscillographic-sonographic method in bioacoustical research. *Biološki vestnik*, 22: 209 – 216
- Goulson D., Birch M.C., Wyatt T.D. 1994. Mate location in the deathwatch beetle, *Xestobium rufovillosum* De Geer (Anobiidae): orientation to substrate vibrations. *Animal Behaviour*, 47: 899 – 907
- Greenfield M.D. 2002. *Signalers and receivers. Mechanisms and evolution of arthropod communication*. New York, New York, ZDA. Oxford University Press Inc.: 414 str.
- Griffith L.C., Ejima A. 2009. Courtship learning in *Drosophila melanogaster*: Diverse plasticity of a reproductive behavior. *Learning & Memory*, 16: 743 – 750

- Grozea I., Ștef R., Virteiu A.M., Cărăbeș A., Molnar L. 2012. Southern green stink bugs (*Nezara viridula* L.) a new pest of tomato crops in western Romania. *Research Journal of Agricultural Science*, 44: 24 – 27
- Gwynne D.T., Morris G.K. 1986. Heterospecific recognition and behavioral isolation in acoustic Orthoptera (Insecta). *Evolutionary Theory*, 8: 33 – 38
- Hammer M., Menzel R. 1995. Learning and memory in the honeybee. *The Journal of Neuroscience*, 15: 1617 – 1630
- Harris V.E., Todd, J.W. 1980. Male-mediated aggregation of male, female and 5th instar southern green stink bugs and concomitant attraction of a tachinid parasite, *Trichopoda pennipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 27: 117 – 126
- Heisenberg M. 1998. What do the mushroom bodies do for the insect brain? An introduction. *Learning & Memory*, 5: 1 – 10
- Henry C.S., Wells M.L.M. 2004. Adaptation or random change? The evolutionary response of songs to substrate properties in lacewings (Neuroptera: Chrysopidae; Chrysoperla). *Animal Behaviour*, 68: 879 – 895
- Heyes C. 2011. What's social about social learning? *Journal of Comparative Psychology*, 126: 193 – 202
- Heyes C.M. 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews*, 69: 207 – 231
- Hill P.S.M. 2001. Vibration and animal communication: A review. *American Zoologist*, 41: 1135 – 1142
- Hill P.S.M. 2008. *Vibrational communication in animals*. Cambridge, Massachusetts, ZDA. Harvard University Press: 261 str.
- Hill P.S.M. 2009. How do animals use substrate-borne vibrations as an information source? *Naturwissenschaften*, 96: 1355 – 1371
- Hokkanen H. 1986. Polymorphism, parasites, and the native area of *Nezara viridula* (Hemiptera, Pentatomidae). *Annales Entomologici Fennici* 52: 28 – 31
- Hollis K.L., Guillette L.M. 2011. Associative learning in insects: evolutionary models, mushroom bodies, and a neuroscientific conundrum. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 6: 24 – 45
- Horowitz A.R., Ellsworth P.C., Ishaaya I. 2009. Biorational pest control – an overview. V: *Biorational control of arthropod pests: application and resistance management*. Ishaaya I., Horowitz A.R. (ur.). Dordrecht, Heidelberg, London, New York. Springer: 1 – 20

- Hrabar N., Virant-Doberlet M., Čokl A. 2004. Species specificity of male southern green stink bug *Nezara viridula* (L.) reactions to female calling song. *Acta Zoologica Sinica*, 50: 566 – 575
- Hunt R.E., Morton T.L. 2001. Regulation of chorusing in the vibrational communication system of the leafhopper *Graminella nigrifrons*. *American Zoologist*, 41: 1222 – 1228
- Insgrini M., Jaisson P., Lenoir A. 1986. Influence of preimaginal experience on the social behaviour of adult ants and the importance of fellowship in nestmate recognition.
- Isingrini M., Lenoir, A., Jaisson P. 1985. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 82: 8545 – 8547
- Jeram S., Čokl A. 1996. Mechanoreceptors in insects: Johnston's organ in *Nezara viridula* (L.) (Pentatomidae, Heteroptera). *Pflügers Archiv* 431 (Supplement), R281
- Jeram S., Pabst M.A. 1996. Johnston's organ and central organ in *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae). *Tissue Cell*, 28: 227 – 235
- Jones W.A. 1988. World review of the parasitoids of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81: 262 – 273
- Ju R.-T., Wang F., Li B. 2011. Effects of temperature on the development and population growth of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliate*. *Journal of Insect Science*, 11: 16
- Karauchi T., Nakamura T., Toh Y., Ichikawa T. 2011. Distribution of mechanoreceptive sensilla and their functions in the defensive behavior of tenebrionid beetle pupae. *Open Access Insect Physiology*, 3: 13 – 25
- Kariya H. 1961. Effect of temperature on the development and the mortality of the southern green stink bug, *Nezara viridula* and the oriental green stink bug, *N. antennata*. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 5: 191 – 196
- Kavar T., Pavlovčič P., Sušnik S., Meglič V., Virant-Doberlet M. 2006. Genetic differentiation of geographically separated populations of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *Bulletin of Entomological Research*, 96: 117 – 128
- Kavčič A., Čokl A., Laumann R.A., Blassioli-Moraes M.C., Borges M. 2013. Tremulatory and abdomen vibration signals enable communication through air in the stink bug *Euschistus heros*. *PLoS ONE* 8, 2: e56503. doi:10.1371/journal.pone.0056503

- Keene A.C., Waddell S. 2007. *Drosophila* olfactory memory: single genes to complex neural circuits. *Nature Reviews Neuroscience*, 8: 341 – 354
- Keil T.A. 1997. Functional morphology of insect mechanoreceptors. *Microscopy Research and Technique*, 39: 506 – 531
- Kiritani K., Hokyo H., Yukawa J. 1963. Coexistences of the two related stink bugs *Nezara viridula* and *N. antennata* under natural conditions. *Researches on Population Ecology*, 5: 11 – 22
- Knight K.M.M., Gurr G.M. 2007. Review of *Nezara viridula* (L.) management strategies and potential for IPM in field crops with emphasis on Australia. *Crop Protection*, 26: 1 – 10
- Kon M., Oe A., Numata H. 1993. Intraspecific and interspecific copulations in the two congeneric green stink bugs *Nezara antennata* and *N. viridula* (Heteroptera, Pentatomidae) with reference to postcopulatory changes in the spermatheca. *Journal of Ethology*, 11: 83 – 89
- Kon M., Oe A., Numata H., Hidaka T. 1988. Comparison of the mating behaviour between sympatric species *Nezara antennata* and *N. viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) with special reference to sound emission. *Journal of Ethology*, 6: 91 – 98
- Kuštor V. 1989. Activity of muscles of the vibration producing organ of the bug *Nezara viridula*. Magistrsko delo. Univerza v Ljubljani, Ljubljana, Slovenija. 68 str.
- Kwon H.-W., Lent D.D., Strausfeld N.J. 2004. Spatial learning in the restrained American cockroach *Periplaneta americana*. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 377 – 383
- Lakes-Harlan R., Stölting H., Stumpner A. 1999. Convergent evolution of insect hearing organs from a preadaptive structure. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266: 1161 – 1167
- Lakes-Harlan R., Strauß J. 2006. Developmental constraint of insect audition. *Frontiers in Zoology*, 3: 20
- Lampson B., Han Y., Khalilian A., Greene J., Mankin R.W., Foreman E. 2010. Characterization of substrate-borne vibrational signals of *Euschistus servus* (Heteroptera: Pentatomidae). *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*, 5: 32 – 36
- Langley S.A., Tilmon K.J., Cardinale B.J., Ives A.R. 2006. Learning by the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae), alters individual fixed preferences for pea aphid color morphs. *Oecologia*, 150: 172 – 179

- Laumann R.A., Blassioli Moraes M.C., Čokl A., Borges M. 2007. Eavesdropping on sexual vibratory signals of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) by the egg parasitoid *Telenomus podisi*. *Animal Behaviour*, 73: 637 – 649
- Laumann R.A., Čokl A., Lopes A.P.S., Jonatas B. C. Ferreira J.B.C., Moraes M.C.B., Borges M. 2011. Silent singers are not safe: selective response of a parasitoid to substrate-borne vibratory signals of stink bugs. *Animal Behaviour*, 82: 1175 – 1183
- Laumann R.A., Kavčič A., Moraes M.C.B., Borges M., Čokl A. 2013. Reproductive behaviour and vibratory communication of the neotropical predatory stink bug *Podisus nigrispinus*. *Physiological Entomology*, 38: 71 – 80
- Leadbeater E., Chittka L. 2007. Social learning in insects – From miniature brains to consensus building. *Current Biology*, 17: 703 – 713
- Lee T., Lee A., Luo L. 1999. Development of the *Drosophila* mushroom bodies: sequential generation of three distinct types of neurons from a neuroblast. *Development*, 126: 4065 – 4076
- Legendre F., Marting P.R., Coccoft R.B. 2012. Competitive masking of vibrational signals during mate searching in a treehopper. *Animal Behaviour*, 83: 361 – 368
- Lihoreau M., Zimmer C., Rivault C. 2007. Kin recognition and incest avoidance in a group-living insect. *Behavioral Ecology*, 8: 880 – 887
- Lockwood J.A., Story R.N. 1985. Photic, thermic, and sibling influences on the hatching rhythm of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.). *Environmental Entomology*, 14: 562 – 567
- Magal C., Schöller M., Tautz J., Casas J. 2000. The role of leaf structure in vibration propagation. *Journal of the Acoustical Society of America*, 108: 2412 – 2418
- Mahdian K., Tirry L., De Clercq P. 2008. Development of the predatory pentatomid *Picromerus bidens* (L.) at various constant temperatures. *Belgian Journal of Zoology*, 138: 135 – 139
- Maldonado H., Jaffé K., Baldérrama N. 1979. The dynamics of learning in the praying mantis (*Stagmatoptera biocellata*). *Journal of Insect Physiology*, 25: 525 – 533
- Mallory H.S. 2011. Learning, brain plasticity, and foraging in hemimetabolous insects. Doktorsko delo. Faculty of the Graduate School of Arts and Sciences of Georgetown University. Washington, D.C., ZDA: 119 str.

- Markl H. 1983. Vibrational Communication. V: Neuroethology and behavioural ecology. Roots and growing points. Huber F., Markl H. (ur.). Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. Springer – Verlag: 332 – 353
- Matsumoto Y., Mizunami M. 2002. Lifetime olfactory memory in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 188: 295 – 299
- Matsumoto Y., Mizunami M. 2005. Formation of long-term olfactory memory in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Chemical Senses*, 30: 299 – 300
- Maynard Smith J., Harper D. 2003. Animal signals. New York, New York, ZDA. Oxford University Press Inc.: 166 str.
- Mazzoni V., Lucchi A., Čokl A., Prešern J., Virant-Doberlet M. 2009a. Disruption of reproductive behaviour of *Scaphioideus titanus* by playback of vibrational signals. *Entomologia experimentalis et applicata*, 133: 174 – 185
- Mazzoni V., Prešern J., Lucchi A., Virant-Doberlet M. 2009b. Reproductive strategy of the Nearctic leafhopper *Scaphioideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae). *Bulletin of Entomological Research*, 99: 401 – 413
- McBrien H.L., Čokl A., Millar J.G. 2002. Comparison of substrate-borne vibrational signals of two congeneric stink bug species *Thyanta pallidovirens* and *T. custator accerra* (Hemiptera: Pentatomidae). *Journal of Insect Behavior*, 15: 715 – 737
- McBrien H.L., Millar J.G. 2003. Substrate-borne vibrational signals of the consperse stink bug (Hemiptera: Pentatomidae). *Canadian Entomologist*, 135: 555 – 567
- McNett G.D. 2007. Noise and signal transmission properties as agents of selection in the vibrational communication environment. Doktorsko delo. University of Missouri-Columbia. Columbia, Missouri, ZDA: 123 str.
- McNett G.D., Cocroft R.B. 2008. Host shifts favour vibrational signal divergence in *Enchenopa binotata* treehoppers. *Behavioural Ecology*, 19: 650 – 656
- McNett G.D., Luan L. H., Cocroft R.B. 2010. Wind-induced noise alters signaler and receiver behavior in vibrational communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 2043 – 2051
- McNett G.D., Miles R.N., Homentcovschi D., Cocroft R.B. 2006. A method for two-dimensional characterization of animal vibrational signals transmitted along plant stems. *Journal of Comparative Physiology A*, 192: 1245 – 1251
- McPherson J.E., McPherson R.M. 2000. Stink bugs of economic importance in America north of Mexico. Boca Raton, Florida, ZDA. CRC Press: 253 str.

- Mendelson T.C., Shaw K.L. 2012. The (mis)concept of species recognition. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 421 – 427
- Menzel R., Müller U. 1996. Learning and memory in honeybees: from behavior to neural substrates. *Annual Review of Neuroscience*, 19: 379 – 404
- Mery F., Kawecki T.J. 2003. A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 2465 – 2469
- Meunier J., Delémont O., Lucas C. 2011. Recognition in ants: social origin matters. *PLoS ONE* 6, 5: e19347. doi:10.1371/journal.pone.0019347
- Meyhöfer R., Casas J. 1999. Vibratory stimuli in host location by parasitic wasps. *Journal of Insect Physiology*, 45: 967 – 971
- Michel K., Amon T., Čokl A. 1983. The morphology of the leg scolopidial organs in *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae). *Revue Canadienne de Biologie Experimentale*, 42: 139 – 150
- Michelsen A., Fink F., Gogala M., Traue D. 1982. Plants as transmission channels for insect vibrational songs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 269 – 281
- Miklas N., Čokl A., Renou M., Virant-Doberlet M. 2003a. Variability of vibratory signals and mate choice in the southern green stink bug. *Behavioural Processes*, 61: 131 – 142
- Miklas N., Lasnier T., Renou M. 2003b. Male bugs modulate pheromone emission in response to vibratory signals from conspecifics. *Journal of Chemical Ecology*, 29: 561 – 574
- Miklas N., Stritih N., Čokl A., Virant-Doberlet M., Renou M. 2001. The influence of substrate on male responsiveness to the female calling song in *Nezara viridula*. *Journal of Insect Behavior*, 14: 313 – 332
- Miller C.W., Fletcher Jr R.J., Anderson B.D., Nguyen L.D. 2012. Natal social environment influences habitat selection later in life. *Animal Behaviour*, 83: 473 – 477
- Miller M.N., Fincke O.M. 1999. Cues for mate recognition and the effect of prior experience on mate recognition in *Enallagma* damselflies. *Journal of Insect Behavior*, 12: 801 – 814
- Minoli S., Kauer I., Colson V., Party V., Renou M., Anderson P., Gadenne C., Marion-Poll F., Anton S. 2012. Brief exposure to sensory cues elicits stimulus-nonspecific general sensitization in an insect. *PLoS ONE* 7, 3: e34141. doi:10.1371/journal.pone.0034141

- Miranda X. 2006. Substrate-borne signal repertoire and courtship jamming by adults of *Ennya chrysur* (Hemiptera: Membracidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 99: 374 – 386
- Mizell R.F., Riddle T.C., Blount A.S. 2008. Trap cropping system to suppress stink bugs in the southern coastal plain. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, 121: 377 – 382
- Mourão A.P.M, Panizzi A.R. 2002. Photophase influence on the reproductive diapause, seasonal morphs, and feeding activity of *Euschistus heros* (Fabr., 1798) (Hemiptera: Pentatomidae). *Brazilian Journal of Biology*, 62: 231 – 238
- Musolin D.L., Numata H. 2003. Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula*. *Physiological Entomology*, 28: 65 – 74
- Newey P.S., Robson S.K.A., Crozier R.H. 2009. Temporal variation in recognition cues: implications for the social life of weaver ants *Oecophylla smaragdina*. *Animal Behaviour*, 77: 481–488
- Niva C.C., Takeda M. 2003. Effects of photoperiod, temperature and melatonin on nymphal development, polyphenism and reproduction in *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae). *Zoological Science*, 20: 963 – 970
- Niven J.E., Laughlin S.B. 2008. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *The Journal of Experimental Biology*, 211: 1792 – 1804
- Olson D.M., Rains G.C., Meiners T., Takasu K., Tertuliano M., Tumlinson J.H., Wäckers F.L., Lewis W.J. 2003. Parasitic wasps learn and report diverse chemicals with unique conditionable behaviors. *Chemical Senses* 28: 545 – 549
- Ord T.J., King L., Young A.R. 2011. Contrasting theory with the empirical data of species recognition. *Evolution*, 65: 2572 – 2591
- Ord T.J., Stamps J.A. 2009. Species identity cues in animal communication. *American Naturalist*, 174: 585 – 593
- Ota D., Čokl A. 1991. Mate location in the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) mediated through substrate-borne signals on ivy. *Journal of Insect Behavior*, 4: 441 – 447
- Owren M.J., Rendall D., Ryan M.J. 2010. Redefining animal signaling: Influence versus information in communication. *Biology and Philosophy*, 25: 755 – 780

- Panizzi A.R. 1997. Wild hosts of pentatomids: ecological significance and role of their pest status on crops. *Annual Review of Entomology*, 42: 99 – 122
- Panizzi A.R., Cattelan A.J. 2006. Effect of relative humidity on emergence and on dispersal and regrouping of first instar *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology*, 35: 757 – 761
- Panizzi A.R., McPherson J.E., James D.G., Javahery M., McPherson R.M. 2000. Stink bugs (Pentatomidae). V: *Heteroptera of economic importance*. Schaefer C.W., Panizzi A.R. (ur.). Boca Raton, Florida, ZDA. CRC Press: 421 – 474
- Papaj D.R., Prokopy R.J. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34: 315 – 350
- Pavlovčič P., Čokl A. 2001. Songs of *Holcostethus strictus* (Fabricius): different repertoire among landbugs (Heteroptera: Pentatomidae). *Behavioural Processes*, 53: 65 – 73
- Peiman K.S., Robinson B.W. 2010. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression. *The Quarterly Review of Biology*, 85: 133 – 158
- Petersen M., Kalmring K., Čokl A. 1982. The auditory system in larvae of the migratory locust. *Physiological Entomology*, 7: 43 – 54
- Pfannenstiel R.S., Hunt R.E., Yeagan K.V. 1995. Orientation of a hemipteran predator to vibrations produced by feeding caterpillars. *Journal of Insect Behavior*, 8: 1 – 9
- Polajnar J., Čokl A. 2008. The effect of vibratory disturbance on sexual behaviour of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera, Pentatomidae). *Central European Journal of Biology*, 3: 189 – 197
- Polajnar J., Kavčič A., Žunič Kosi A., Čokl A. 2013. *Palomena prasina* (Hemiptera: Pentatomidae) vibratory signals and their tuning with plant substrates. *Central European Journal of Biology*, 8: 670 – 680
- Polajnar J., Svenšek D., Čokl A. 2012. Resonance in herbaceous plant stems as a factor in vibrational communication of pentatomid bugs (Heteroptera: Pentatomidae). *Journal of the Royal Society Interface*, 9: 1898 – 1907
- Pollack G. 2000. Who, what, where? Recognition and localization of acoustic signals by insects. *Current Opinion in Neurobiology*, 10: 763 – 767
- Rabitsch W. 2008. Alien true bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Zootaxa*, 1827: 1 – 44

- Raghu S., Drew R.A.I., Clarke A.R. 2004. Influence of host plant structure and microclimate on the abundance and behavior of a tephritid fly. *Journal of Insect Behavior*, 17: 179 – 190
- Ramaswamy K., Coccoft R.B. 2009. Collective signals in treehopper broods provide predator localization cues to the defending mother. *Animal Behaviour*, 78: 697 – 704
- Rebar D., Zuk M., and Bailey N.W. 2011. Mating experience in field crickets modifies pre- and postcopulatory female choice in parallel. *Behavioral Ecology*, 22: 303 – 309
- Rédei D., Torma A. 2003. Occurrence of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) in Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 38: 365 – 367
- Rendall D., Owren M.J., Ryan M.J. 2009. What do animal signals mean? *Animal Behaviour*, 78: 233 – 240
- Rietdorf K., Steidle J.L.M. 2002. Was Hopkins right? Influence of larval and early adult experience on the olfactory response in the granary weevil *Sitophilus granaries* (Coleoptera, Curculionidae). *Physiological Entomology*, 27: 223 – 227
- Ritchie M.G., Halsey E.J., Gleason J.M. 1999. Drosophila song as a species-specific mating signal and the behavioural importance of Kyriacou & Hall cycles in *D. melanogaster* song. *Animal Behaviour*, 58: 649 – 657
- Ritchie M.G., Townhill R.M., Hoikkala A. 1998. Female preference for fly song: playback experiments confirm the targets of sexual selection. *Animal Behaviour*, 56: 713 – 717
- Roessler W., 1992: Postembryonic development of the complex tibial organ in the foreleg of the bushcricket *Ephippiger ephippiger* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Cell and Tissue Research*, 269: 505 – 514
- Ryan M.J., Rand A.S. 1993aa. Sexual selection and signal evolution: The ghost of biases past. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 340: 187 – 195
- Ryan M.J., Rand A.S. 1993b. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution*, 47: 647 – 657
- Ryan M.J., Rand W., Hurd P.L., Phelps S.M., Rand A.S. 2003. Generalization in response to mate recognition signals. *The American Naturalist*, 161: 380 – 394
- Saarikettu M., Liimatainen J.O., Hoikkala A. 2005. The role of male courtship song in species recognition in *Drosophila montana*. *Behavior Genetics*, 35: 257 – 263
- Salloum A., Colson V., Marion-Poll F. 2011. Appetitive and aversive learning in *Spodoptera littoralis* larvae. *Chemical Senses*, 36: 725 – 731

- Saruhan I., Tuncer C., Akça I. 2010. Development of green shield bug (*Palomena prasina* L., Heteroptera: Pentatomidae) in different temperatures. *Zemdirbyste-Agriculture*, 97: 55 – 60
- Sattman D.A., Cocroft R.B. 2003. Phenotypic plasticity and repeatability in the mating signals of *Echenopa treehoppers*, with implications for reduced gene flow among host-shifted populations. *Ethology*, 209: 981 – 994
- Saxena K. N., Kumar H. 1980. Interruption of acoustic communication and mating in a leafhopper and a planthopper by aerial sound vibrations picked up by plants. *Experientia*, 36: 933 – 936
- Scherer S., Stocker R.F., Gerber B. 2003. Olfactory learning in individually assayed *Drosophila* larvae. *Learning & Memory*, 10: 217 – 225
- Scott-Philips T.C. 2008. Defining biological communication. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 387 – 395
- Searcy W.A., Nowicki S. 2005. The evolution of animal communication. Reliability and deception in signaling systems. Princeton, New Jersey, ZDA. Princeton University Press: 270 str.
- Seyfarth R.M., Cheney D.L., Bergman T., Fischer J., Zuberbühler K., Hammerschmidt K. 2010. The central importance of information in studies of animal communication. *Animal Behaviour*, 80: 3 – 8
- Shestakov L.S. 2008. Studies of vibratory signals in pentatomid bugs (Heteroptera, Asopinae) from European Russia. *Entomological Review*, 88: 20 – 25
- Shettleworth S.J. 2010. Cognition, evolution, and behavior, second edition. New York, New York, ZDA. Oxford University Press: 700 str.
- Shuvalov V.F., Riiting T., Popov A.V. 1990. The influence of auditory and visual experience on phonotactic behavior of the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Insect Behavior* 3: 289 – 302
- Simões P., Ott S.R., Niven J.E. 2011. Associative olfactory learning in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *The Journal of Experimental Biology*, 214: 2495 – 2503
- Speight M.R., Hunter M.D., Watt A.D. 2008. Natural enemies and insect population dynamics. V: Ecology of Insects: Concepts and Applications, 2nd edition. Chichester, VB. Wiley – Blackwell: 135 – 139.
- Strausfeld N.J., Hansen L., Li Y., Gomez R.S., Ito K. 1998. Evolution, discovery, and interpretations of arthropod mushroom bodies. *Learning & Memory*, 5: 11 – 37

- Stritih N., Stumpner A. 2009. Vibratory interneurons in the non-hearing cave cricket indicate evolutionary origin of sound processing elements in Ensifera. *Zoology*, 112: 48 – 68
- Stritih N., Virant-Doberlet M., Čokl A. 2000. Green stink bug *Nezara viridula* detects differences in amplitude between courtship song vibrations at stem and petiolus. *Pflügers Archiv: European journal of physiology*, 439: 190 – 192
- Stumpner A., von Helversen D. 2001. Evolution and function of auditory systems in insects. *Naturwissenschaften*, 88: 159 – 170
- Sullivan B.K. 2009. Mate recognition, species boundaries and the fallacy of “species recognition”. *The Open Zoology Journal*, 2: 86 – 90
- Svensson E.I., Eroukhanoff F., Karlsson K., Runemark A., Brodin A. 2010. A role for learning in population divergence of mate preferences. *Evolution*, 64: 3101 – 3113
- Számádó S. 2011. The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. *Animal Behaviour*, 81: 3 – 10
- Szentesi Á., Jermy T. 1990. The role of experience in host plant choice by phytophagous insects. V: *Insect-plant interactions. Volume II.* Bernays E.A. (ur.). Boca Raton, Ann Arbor, Boston. CRC press: 39 – 74
- Tanigaki T., Yamaoka R., Sota T. 2007. The role of cuticular hydrocarbons in mating and conspecific recognition in the closely related longicorn beetles *Pidonia grallatrix* and *P. takechii*. *Zoological Science*, 24: 39 – 45
- Tibbetts E.A. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269: 1423 – 1428
- Tishechkin D.Y. 2007. Background noises in vibratory communication channels of Homoptera (Cicadinea and Psyllinea). *Russian Entomological Journal*, 16: 39 – 46
- Todd J.W. 1989. Ecology and behavior of *Nezara viridula*. *Annual Review of Entomology*, 34: 273 – 292
- Todd J.W., Herzog D.C., 1980. Sampling phytophagous pentatomidae on soybean. V: *Sampling methods in soybean entomology.* Kogan M., Herzog D.C. (ur.). New York, New York, ZDA. Springer-Verlag: 438 – 478
- Tougou D., Musolin D.L., Fujisaki K. 2009. Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 130: 249 – 258

- Tu Z., Ling B., Xu D., Zhang M., Zhou G. 2013. Effects of southern rice black-streaked dwarf virus on the development and fecundity of its vector, *Sogatella furcifera*. *Virology Journal*, 10: 145
- Tully T., Cambiazo V., Kruse L. 1994. Memory through metamorphosis in normal and mutant *Drosophila*. *The Journal of Neuroscience*, 14: 68 – 74
- van Zweden J.S., D'Ettorre G. 2010. Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. V: *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry and chemical ecology*. Blomquist G.J., Bagnères A.G. (ur.). New York, New York, ZDA. Cambridge University Press: 222 – 243
- Villagra C.A., Vásquez R.A., Niemeyer H.M. 2005. Associative odour learning affects mating behaviour in *Aphidius ervi* males (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology*, 102: 557 – 559
- Virant-Doberlet M., Čokl A. 2004. Vibrational communication in insects. *Neotropical Entomology*, 33: 121 – 134
- Virant-Doberlet M., Čokl A., Zorović M. 2006. Use of substrate vibrations for orientation: from behaviour to physiology. V: *Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*. Drosopoulos S., Claridge M.F (ur.). Boca Raton, Florida, ZDA: Taylor & Francis: 81 – 97
- Vivan L.M., Panizzi A.R. 2005. Nymphal and adult performance of genetically determined types of *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae), under different temperature and photoperiodic conditions. *Neotropical Entomology*, 34: 911 – 915
- Watanabe H., Kobayashi Y., Sakura M., Matsumoto Y., Mizunami M. 2003. Classical olfactory conditioning in the cockroach *Periplaneta americana*. *Zoological Science*, 20: 1447 – 1454
- Yack J.E. 2004. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technique*, 63: 315 – 337
- Yack J.E., Dawson J. 2008. *Insect Ears*. V: *The Senses: A Comprehensive Reference*. Hoy R.R., Shepherd G.M., Basbaum A.I., Kaneko A., Westheimer, G. (ur.). Oxford, San Diego. Elsevier, Academic Press: 35 – 54
- Yack J.E., Fullard J.H. 1990. The mechanoreceptive origin of insect tympanal organs: A comparative study of similar nerves in tympanate and atympanate moths. *Journal of Comparative Neurology*, 300: 523 – 534

- Yager D.D. 1996. Nymphal development of the auditory system in the praying mantis *Hierodula membranacea* Burmeister (Dictyoptera, Mantidae). *Journal of Comparative Neurology*, 364: 199 – 210
- Yager D.D. 1999. Structure, development, and evolution of insect auditory systems. *Microscopy Research and Technique*, 47: 380 – 400
- Yukawa J., Kiritani K., Gyoutoku N., Uechi N., Yamaguchi D., Kamitani S. 2007. Distribution range shift of two allied species, *Nezara viridula* and *N. antennata* (Hemiptera: Pentatomidae), in Japan, possibly due to global warming. *Applied Entomology and Zoology*, 42: 205 – 215
- Zahavi A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205 – 214
- Zerbino M.S., Altier N.A., Panizzi A.R. 2013. Effect of photoperiod and temperature on nymphal development and adult reproduction of *Piezodorus guildinii* (Heteroptera: Pentatomidae). *Florida Entomologist*: 96: 572 – 582
- Zorović M. 2011. Temporal processing of vibratory communication signals at the level of ascending interneurons in *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *PLoS ONE* 6, 10: e26843. doi:10.1371/journal.pone.0026843
- Zorović M., Prešern J., Čokl A. 2008. Morphology and physiology of vibratory interneurons in the thoracic ganglia of the southern green stinkbug *Nezara viridula* (L.). *The Journal of Comparative Neurology*, 508: 365 – 381
- Žunič A., Čokl A., Virant-Doberlet M., Millar J.G. 2008. Communication with signals produced by abdominal vibration, tremulation and percussion in *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Behavior, Annals of the Entomological Society of America*, 101: 1169 – 1178
- Žunič A., Virant-Doberlet M., Čokl A. 2011. Species recognition during substrate-borne communication in *Nezara viridula* (L.) (Pentatomidae: Heteroptera). *Journal of Insect Behavior*, 24: 468 – 487

ZAHVALA

Iskreno se zahvaljujem vsem, ki so kakorkoli prispevali k nastanku tega dela.

Posebna zahvala gre mojim sodelavcem na Oddelku za entomologijo Nacionalnega inštituta za biologijo, da so me sprejeli v svojo sredino, me spodbujali in mi pomagali z nasveti, skrbeli za (pre)potrebno razvedrilo in ustvarjali (hiper)stimulativno delovno okolje.

Iz srca hvala mentorju prof. dr. Andreju Čoklu, ki mi je dal enkratno priložnost, da se je ta neverjetna zgodba sploh lahko začela.

Maji Derlink se zahvaljujem za spodbude, da zmorem, in za sprehode ob sončnih in oblačnih dneh.

Hvala Alenki Žunič Kosi za pomoč pri identifikaciji (nedoločljivih) signalov.

Veri Zgonik se zahvaljujem za veter v pisarni in skrb, da ni bilo tišine ne preveč ne premalo.

Danilu Bevku se zahvaljujem za Miklavža skozi celo leto in pogovore o čebelarstvih temah. Naj medi!

Meti Virant-Doberlet, Nataši Stritih in Maji Zorović se najlepše zahvaljujem za kritično branje mojih začetniških izdelkov in dragocene nasvete.

Anki Kuhelj se zahvaljujem za "teženje" v (pre)zgodnjih jutranjih urah.

Jerneju Polajnarju hvala za tehnično pomoč pri izvajanju poskusov.

Del poti sta me spremljala tudi Jasna Kralj in Maarten de Groot – hvala obema za prijetno družbo.