

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ŠTUDIJ STRUKTURNE IN FUNKCIONALNE BIOLOGIJE

Rok ŠTURM

**VPLIV BIOTSKEGA ŠUMA NA OGLAŠANJE
SAMCEV ŠKRŽATKOV IZ RODU *Aphrodes***

MAGISTRSKO DELO

Magistrski študij - 2. stopnja

Ljubljana, 2015

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ŠTUDIJ STRUKTURNE IN FUNKCIONALNE BIOLOGIJE

Rok ŠTURM

**VPLIV BIOTSKEGA ŠUMA NA OGLAŠANJE SAMCEV
ŠKRŽATKOV IZ RODU *Aphrodes***

MAGISTRSKO DELO
Magistrski študij – 2. stopnja

**EFFECT OF BIOTIC NOISE ON SIGNALING BEHAVIOUR OF
MALE LEAFHOPPERS FROM THE GENUS *Aphrodes***

M. SC. THESIS
Master Study programmes

Ljubljana, 2015

Marko Polo opisuje neki most, vsak kamen posebej.

»*In kateri kamen nosi most?*« vpraša Kublaj Kan.

»*Mostu ne nosi ta ali oni kamen,*« odgovori Marko, »*marveč črta oboka, ki ga delajo kamni.*«

Kublaj Kan molče premišljuje. Potem pristavi: »*Zakaj mi govoriš o kamnih? Samo oboka mi je mar.*«

Polo odgovori: »*Brez kamnov ni oboka.*«

(Italo Calvino, Nevidna mesta)

Magistrsko delo je zaključek univerzitetnega študija 2. Stopnje strukturne in funkcionalne biologije na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani. Opravljeno je bilo na Oddelku za entomologijo Nacionalnega inštituta za biologijo.

Komisija za študij 1. in 2. stopnje Oddelka za biologijo BF je dne 8. 3. 2013 sprejela temo in za mentorja diplomskega dela imenovala doc. dr. Meto Virant-Doberlet, za recenzenta pa prof. dr. Janka Božiča. Za predsednika komisije za oceno in zagovor magistrskega dela je bil imenovan prof. dr. Marko Kreft.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Marko Kreft
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Meta Virant-Doberlet
Nacionalni inštitut za biologijo, Oddelek za entomologijo

Član: prof. dr. Janko Božič
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora: 3. 9. 2015

Podpisani izjavljam, da je naloga rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Rok Šturm

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Du2
DK	UDK 595.753:591.582(043.2)=163.6
KG	biotski šum/vibracijska komunikacija/škržatki/ <i>Aphrodes</i> /paritveno vedenje
AV	ŠTURM, Rok, diplomirani biolog (UN)
SA	VIRANT-DOBERLET, Meta
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Študij strukturne in funkcionalne biologije
LI	2015
IN	VPLIV BIOTSKEGA ŠUMA NA OGLAŠANJE SAMCEV IZ RODU <i>Aphrodes</i>
TD	Magistrsko delo (Magistrski študij - 2. stopnja)
OP	IX, 59 str., 6 pregl., 25 sl., 0 pril., 124 vir.
IJ	sl
JJ	sl/en
AI	Pomemben element komunikacijskih omrežij so naključni sprejemniki (sprejemniki drugih vrst, ki živijo v istem okolju) za katere signal oddajnika ne predstavlja relevantne informacije temveč le biotski šum. Vpliv biotskega šuma na sporazumevanje z vibracijskimi signali je slabo raziskan in namen naloge je bil ugotoviti vpliv biotskega šuma na vedenje samcev iz rodu <i>Aphrodes</i> ter opisati naravno vibracijsko zvočno biotsko krajino teh škržatkov. V laboratorijskih poskusih smo na rastlino postavili samca in samico in z minaturnim vzbujevalnikom na rastlino v vlogi šuma predvajali signale škržatkov, ki živijo sintopično z našo modelno vrsto <i>Aphrodes</i> 'Dragonja', duet lastne vrste ter abiotski šum. Rezultati kažejo, da ima biotski šum signifikanten negativen vpliv na proženje oddajanja pozivnega napeva in iskalnega vedenja pri samcih, medtem ko vpliva na druge izmerjene parametre spolnega vedenja (čas iskanja, začetek petja samca, odstotek petja med iskanjem) nismo zasledili. Ob predvajanju dueta lastne vrste <i>A. Dragonja</i> samci niso izrazili rivalnega vedenja in signifikantno manj samcev je iskalo samico. Predvajanju abiotskega šuma ni imelo nobenega vpliva na vedenje samcev. Nivo okoljskega šuma pri snemanju v naravnem okolju (travniku) je bil visok, prevladovala so frekvence pod 50 Hz. Tekom dvodnevnega snemanja smo zabeležili 18 različnih signalov (tudi signale vrst <i>A. makarovi</i> in <i>A. Dragonja</i>). Tako med terenskim snemanjem kot tudi v laboratorijskih poskusih smo opazili izmenjevanje signalov in ne njihovega prekrivanja.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Du2

DC UDC 595.753:591.582(043.2)=163.6

CX biotic noise/vibrational communication/leafhoppers/*Aphrodes*/mating behaviour

AU ŠTURM, Rok, diplomirani biolog (UN)

AA VIRANT-DOBERLET, Meta

PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101

PB University of Ljubljana, Biotechnical faculty, Master Study Program
Structural and Functional Biology

PY 2015

TI EFFECT OF BIOTIC NOISE ON SIGNALING BEHAVIOUR OF MALE
LEAFHOPPERS FROM GENUS *Aphrodes*

DT M. sc. Thesis. (Master Study Program)

NO IX, 59 p., 6 tab., 25 fig., 0 ann., 124 ref.

LA sl

AL sl/en

AB An important element of communication networks are incidental receivers (i.e. heterospecific receivers present in the same environment) that do not obtain any information from for the emitter and to which signals represent only biotic noise. The impact of biotic noise on vibrational communication is largely unexplored and the aim of the present study was to determine the effect of biotic noise on mating behaviour of male leafhoppers from the genus *Aphrodes* and to describe the natural vibrational soundscape of these leafhoppers. In laboratory experiments we placed males and females of our model species *Aphrodes* '*Dragonja*' on a plant and used vibration exciter to apply to the plant as biotic noise vibrational signals of species that live syntopically with *A. 'Dragonja*', conspecific duet and abiotic noise. Results show significant negative impact of biotic noise on triggering of emission of advertisement calls and searching behaviour, however we did not observe significant effect on other behavioural parameters (calling latency, searching time, proportion of calling during searching). When conspecific duet was applied, males did not express rivalry behaviour and significantly fewer males searched for the female. Playback of abiotic noise had no effect on male behaviour. The level of biotic noise in natural environment (meadow) was high; and the main frequency band was below 50 Hz. We recorded vibrational soundscape in two consecutive days and we registered 18 different signals (also signals of *A. 'Dragonja*' and *A. makarovi*). In the field, as well as in laboratory experiments signals from different individuals were alternating and not overlapping.

KAZALO

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	IV
KEY WORDS DOCUMENTATION	V
KAZALO	VI
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	VIII
1 UVOD	1
1.1 VIBRACIJSKA KOMUNIKACIJA	2
1.1.1 Produkcija in zaznavanje vibracijskih signalov	3
1.1.2 Prenos vibracijskih signalov	5
1.2 SPORAZUMEVANJE V ŠUMU	6
1.2.1 Biotski šum	6
1.2.2 Vibracijska komunikacija v šumu	8
1.2.2.1 Abiotski vibracijski šum	8
1.2.2.2 Biotski vibracijski šum	9
1.3 MODELNA VRSTA <i>Aphrodes</i> TIP 'Dragonja'	10
1.4 NAMEN DELA IN HIPOTEZE	16
2 MATERIAL IN METODE	17
2.1 NABIRANJE IN VZDRŽEVANJE ŽIVALI	17
2.2 VEDENJSKI POSKUSI	17
2.2.1 Določevanje vrste	17
2.2.2 Vpliv šuma na spolno vedenje samcev	18
2.2.2.1 Analize	25
2.3 TERENSKO SNEMANJE	25
2.3.1 Vibracijska zvočna krajina travnika	25
2.3.1.1 Analize	26
3 REZULTATI	27
3.1 VPLIV ŠUMA NA SPOLNO VEDENJE SAMCEV	27
3.2 VIBRACIJSKA ZVOČNA KRAJINA TRAVNIKA	35
4 RAZPRAVA	43
4.1 VPLIV ŠUMA NA SPOLNO VEDENJE SAMCEV	43
4.2 VIBRACIJSKA ZVOČNA KRAJINA TRAVNIKA	46
4.3 PREDLOGI ZA NADALJNJE RAZISKAVE	47
5 SKLEPI	48
6 POVZETEK	49
7 VIRI	51

KAZALO PREGLEDNIC

Pregl. 1: Način produkcije vibracijskih signalov pri različnih skupinah žuželk..	5
Pregl. 2: Časovni parametri in dominantna frekvenca vrstno-specifičnih zvočnih elementov pozivnega napeva samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> '	14
Pregl. 3: Časovni parametri in dominantna frekvenca odzivnih napevov samic vrste A. <i>bicincta</i> in tipa A. ' <i>Dragonja</i> '	16
Pregl. 4: Časovni in frekvenčni parametri vibracijskih signalov, ki smo jih predvajali med poskusi kot šum.....	21
Pregl. 5: Primerjava aktivnost samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> ' v prisotnosti šuma v primerjavi s kontrolnim poskusom	27
Pregl. 6: Frekvenčne karakteristike vibracijskih signalov registriranih na travniku	42

KAZALO SLIK

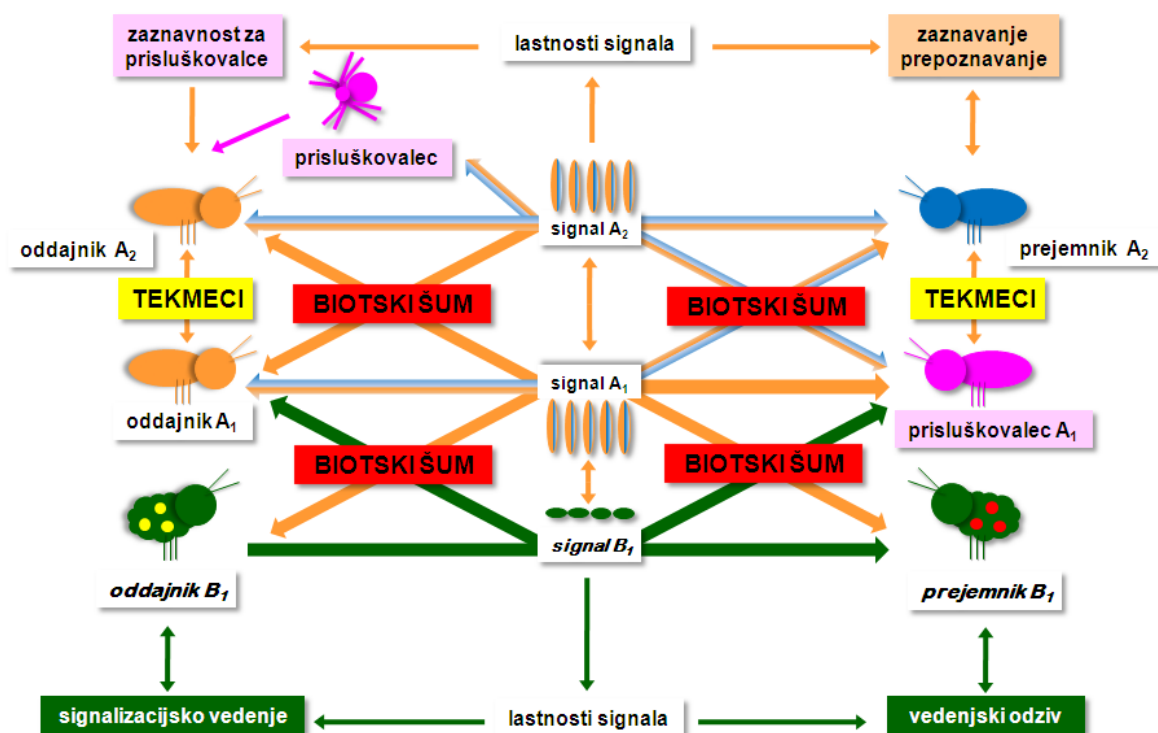
Sl. 1: Osnovne sestavne komponente sistema sporazumevanja v komunikacijskem omrežju.	2
Sl. 2: Shematska predstavitev paritvenega vedenja škržatkov iz rodu <i>Aphrodes</i>	12
Sl. 3: Telo samca in samice škržatkov tipa A. ' <i>Dragonja</i> '	13
Sl. 4: Pozivni napev samca tipa A. ' <i>Dragonja</i> ' in posamezni zvočni elementi.	14
Sl. 5: Ozivni napev samice vrste A. ' <i>Dragonja</i> '	15
Sl. 6: Shema postavitve vedenjskih poskusov v laboratoriju.	19
Sl. 7: Časovnica poskusa.	20
Sl. 8: Snemanje abiotskih okoljskih шумov	22
Sl. 9: Spektrogrami in oscilogrami vibracijskih signalov, ki smo jih v poskusih predvajali kot шум.	24
Sl. 10: Postavitev med terenskim snemanjem	26
Sl. 11: Delež samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> ', ki so oddajali pozivne napeve.	28
Sl. 12: Latenca oglašanja samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> '	28
Sl. 13: Primer posnetka vibracijskih signalov v poskusu, kjer je bil par tipa A. ' <i>Dragonja</i> ' izpostavljen шумu	29
Sl. 14: Delež samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> ', ki so iskali samico	30
Sl. 15: Delež pojočih samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> ', ki so našli samico	30
Sl. 16: Čas, ki so ga samci tipa A. ' <i>Dragonja</i> ' potrebovali, da so našli samico	31
Sl. 17: Skupni čas petja samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> ' med iskanjem	32
Sl. 18: Delež petja samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> ' med iskanjem žive samice.	32
Sl. 19: Prikaz aktivnosti samcev tipa A. ' <i>Dragonja</i> '.	34
Sl. 20: Nefiltriran 80 sekundni odsek terenskega posnetka	36

Sl. 21: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov dne 17. 7. 2014.	37
Sl. 22: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov dne 18. 7. 2014.	38
Sl. 23: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov dne 18. 7. 2014 v registracijskem intervalu 13:16-13:31.....	39
Sl. 24: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov dne 18. 7. 2014 v registracijskem intervalu 13:46-14:01.....	39
Sl. 25: Spektrogrami in oscilogrami vibracijskih signalov registriranih na travniku	41

1 UVOD

Sporazumevanje je del praktično vsakega vedenja povezanega z razmnoževanjem in preživetjem živali (Shuster in Wade, 2003; Bradbury in Vehrencamp, 2011). Signali, ki se uporabljajo v spolni komunikaciji, naj bi posredovali informacijo, ki je potrebna za prepoznavanje (vrsta, spol, kvaliteta) in lokalizacijo partnerja (Bradbury in Vehrencamp, 2011). Učinkovitost sporazumevanja je odvisna od zmožnosti, da se osebki iste vrste prepoznajo ter najdejo. Okolje, v katerem živali živijo, postavlja omejitve, ki vplivajo na zanesljivost prenesene in prejete informacije, ki je vsebovana v signalu, ki ga oddaja sporočevalec (oddajnik) (Endler, 1993). Seleksijski pritiski s strani okolja nastanejo ne-le zaradi fizikalnih lastnosti življenjskega okolja, temveč tudi zaradi medsebojnega vpliva vseh osebkov (iste in drugih vrst), ki živijo v tem okolju (Endler, 1993; Römer, 1993; Rundle in Nosil, 2005; Hoskin in Higgie, 2010).

Dolgo spregledana temeljna značilnost sporazumevanja je, da se v naravi vedno odvija v komunikacijskem omrežju, to je v skupini osebkov, ki se nahajajo v dosegu oddanih signalov (slika 1). Pomemben element komunikacijskega omrežja so tudi naključni prejemniki (prejemniki drugih vrst, ki živijo v istem okolju) in za katere signali oddajnika ne predstavljajo prave informacije temveč le biotski šum (Virant-Doberlet in sod., 2014). Pri sporazumevanju znotraj vrste je kot šum definiran vsak signal, ki ovira zaznavanje signalov ter prenos relevantne informacije (Forrest 1994). V naravi so motnje pogosto naključna posledica v primerih, ko se signali iste ali drugih vrst prekrivajo ali alternirajo (biotski šum) (Römer 1993; Brumm in Slabbekoorn, 2005; Gröning in Hochkirch, 2008; Schmidt in Balakrishnan, 2015).



Slika 1: Osnovne sestavne komponente sistema sporazumevanja v komunikacijskem omrežju. Signali naj bi omogočali razlikovanje od biotskega šuma, ki nastane zaradi signalov drugih osebkov (iste ali drugih vrst) v okolju. Prirejeno po Virant-Doberlet in sod. (2014).

1.1 VIBRACIJSKA KOMUNIKACIJA

Zvočni signali so še posebej primerni za raziskave vpliva šuma na sporazumevanje, saj jih živali uporabljajo za komunikacijo tudi kadar niso v neposredni bližini (Wilkins in sod., 2013). Čeprav je sporazumevanje z zvokom, ki se prenaša preko podlage, najbolj razširjena oblika sporazumevanja z zvokom (Hill 2008, 2009; Cocroft in sod., 2014), je to še vedno najslabše raziskan in razumljen način sporazumevanja. Čeprav se žuželke z vibracijskimi signali lahko sporazumevajo tudi na razdalji 2-3 m (kar je do 1000 krat več kot je njihova telesna dolžina) (Stewart in Zeigler, 1984; McVean in Field, 1996), je eden od glavnih razlogov za slabo raziskanost selekcijskih pritiskov, ki vplivajo na temeljne značilnosti vibracijske komunikacije, prepričanje, da je to privaten komunikacijski kanal, sestavljen izključno iz dvojice oddajnik-prejemnik (Virant-Doberlet in sod., 2014).

Z vibracijskimi signali se sporazumeva več kot 220.000 vrst živali (Cocroft in sod., 2014). Ta oblika sporazumevanja je najbolj razširjena med členonožci (Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Cocroft in Rodríguez, 2005), najdemo pa jo tudi pri vretenčarjih, vključno s sesalci (Hill, 2008, 2009). Predpostavljajo, da je pri žuželkah sporazumevanje z vibracijskimi signali izvoren način akustične komunikacije (Stumpner in von Helversen, 2001; Greenfield, 2002). Vibracijsko komunikacijo so do sedaj opisali pri naslednji skupinah

žuželk: Orthoptera, Embioptera, Mantophasmatodea, Plecoptera, Zoraptera, Blattodea, Isoptera, Psocoptera, Thysanoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Mecoptera, Trichoptera in Diptera (Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Cocroft in Rodríguez, 2005). Sporazumevanje z vibracijskimi signali je splošno razširjeno tudi pri pajkih (Uhl in Elias, 2011), prisotno pa je tudi pri rakih (Popper in sod., 2001) in po vsej verjetnosti tudi pri škorprijonih (Brownell in van Hemmen, 2001). Nedavno so vibracijske signale opisali tudi pri dvojnogah (Wesener in sod., 2011).

Čeprav se večina opisanih vibracijskih signalov uporablja v spolnem vedenju (pregled v Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Uhl in Elias, 2011), so vlogo vibracijskih signalov med drugim opisali tudi pri obrambi pred sovražniki (pregled v Gogala 2006; Lazzari in sod., 2006; Wessel, 2006; Cocroft, 1999; Kirchner 1997), iskanju hrane ter vzdrževanju stika z drugimi osebki med selitvijo na novo prehranjevalno mesto (Cocroft, 2001), obrambi resursov (Yack in sod., 2001) in pri socialnih interakcijah v gnezdu (Nieh, 1998; Lewis in sod., 2002).

V nasprotju z večino komunikacijskih sistemov, ki temeljijo na zvočnih signalih, ki se prenašajo preko zraka, se partnerja, ki se sporazumevata z vibracijskimi signali, v večini primerov oglašata v duetu. Pri večini vrst se duet priče z oddajanjem pozivnega napeva samca, na katerega spolno zrela, deviška samica odgovori z odzivnim napevom. Slednji pri samcu sproži iskalno vedenje in samec se približa mirujoči samici, ki mu odgovarja (Claridge, 1985; Bailey, 2003; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Virant-Doberlet in sod., 2006; Rodríguez in Barbosa, 2014). Partnerja vzdržujeta duet, dokler samec ne najde samice.

1.1.1 Produkcija in zaznavanje vibracijskih signalov

Vsak premik telesa vzbudi vibracije v podlagi, na kateri žival stoji (Virant-Doberlet in Čokl 2004). Ločimo tako imenovane naključne vibracijske signale, ki nastanejo kot stranski produkt med splošnimi aktivnostmi povezanimi npr. s premikanjem in hranjenjem (Barth in sod., 1988) in nenaključne vibracijske signale, ki so namenjeni sporazumevanju z drugimi osebki (Bradbury in Vehrencamp, 2011). Produkcija večine signalov namenjenih sporazumevanju je povezana s specifičnimi, namenskimi gibi telesa ter specializiranimi strukturami (Virant-Doberlet in Čokl, 2004). Najpreprostejši in najbolj razširjen način proizvodnje vibracijskih signalov je trkanje ali bobnanje, kjer signali nastanejo ob udarjanju ali drgnjenju z deli telesa ob podlago (Virant-Doberlet in Čokl, 2004) (preglednica 1). Drugi najbolj razširjen mehanizem vzbujanja vibracij je tremulacija, kjer se vibracije, ki nastanejo ob tresenju telesa v horizontalni ali vertikalni ravnini, na podlago prenesejo preko nog (Virant-Doberlet in Čokl, 2004). Vibracijski signali nastanejo tudi s pomočjo mehanizma, ki je morfološko podoben ali celo homologen timbalnemu mehanizmu pri škržadih (Claridge 1985; Wessel in sod., 2014) ter s stridulacijo (Virant-

Doberlet in Čokl, 2004). Posamezna žival lahko za produkcijo kompleksnih vibracijskih signalov uporablja več načinov produkcije (Gogala, 2006; Elias in sod., 2003). Izmerjena intenziteta oddanih vibracijskih signalov se nahaja v območju od 10^{-5} do 10^{-3} m/s (Michelsen in sod., 1982; Čokl in sod., 2007; Eriksson in sod., 2011).

Mehanoreceptorji, ki zaznavajo spremembo lege telesa in tresenje podlage, so med členonožci splošno razširjeni (Yack, 2004; Barth, 2002; Brownell in van Hemmen, 2001; Popper in sod., 2001). Najbolj poznani receptorski organi za zaznavanje vibracijskih signalov so hordotonalni organi pri žuželkah (Field in Matheson, 1998; Yack, 2004; Čokl in sod., 2006) in liriformni organi pri pajkih (Barth, 2002; McConney in sod., 2007). Pri obeh skupinah se ti organi nahajajo v vseh nogah. Pri žuželkah se v nogah nahajajo štirje hordotonalni organi, od katerih je najboljčutljivejši subgenualni organ, ki leži v proksimalnem delu tibie (Field in Matheson, 1998; Yack 2004; Virant-Doberlet in Čokl, 2004; Čokl in sod., 2006), in zaznava odmike manjše od 1 nm oz. hitrost odmika v območju med 10^{-6} in 10^{-5} m/s (Shaw, 1994; Devetak in Amon 1997). Zgradba subgenualnega organa se med žuželčjimi skupinami zelo razlikuje in do sedaj so ga opisali pri vseh žuželkah razen pri dvokrilcih in hroščih (Virant-Doberlet in Čokl, 2004).

Preglednica 1: Način produkcije vibracijskih signalov pri različnih skupinah žuželk. Prirejeno po Virant-Doberlet in Čokl (2004).

Skupina	Način produkcije vibracijskih signalov
Orthoptera	bobnanje (palpi, noge, zadek) tremulacija stridulacija
Embioptera	tremulacija
Mantophasmatodea	bobnanje (zadek)
Plecoptera	bobnanje (zadek, drgnjenje zadka ob podlago) tremulacija
Zoraptera	tremulacija
Blattaria	iztisk zraka ('žvižganje')
Isoptera	bobnanje (glava) tremulacija
Psocoptera	bobnanje (zadek)
Thysanoptera	stridulacija
Hemiptera	bobnanje (krila, noge, zadek, drgnjenje zadka ob podlago) tremulacija stridulacija timbalni mehanizem
Hymenoptera	bobnanje (čeljusti, tipalnice, zadek, drgnjenje zadka ob podlago) tremulacija stridulacija
Coleoptera	bobnanje (glava, zadek) stridulacija
Neuroptera	bobnanje (krila, zadek) tremulacija
Megaloptera	bobnanje (zadek) tremulacija
Raphidioptera	tremulacija
Trichoptera	bobnanje (zadek, drgnjenje zadka ob podlago) tremulacija
Lepidoptera	bobnanje (zadek, drgnjenje zadka ali čeljusti ob podlago) stridulacija
Diptera	tremulacija
Mecoptera	bobnanje (zadek) tremulacija

1.1.2 Prenos vibracijskih signalov

Rastline so najpogostejša podlaga za prenos vibracijskih signalov (Michelsen in sod., 1982; Čokl in sod., 2007; Cocroft in sod., 2006; Cocroft in Rodríguez, 2005). Tip valovanja, ki je najpomembnejši za prenos vibracijskih signalov, je upogibno valovanje (Michelsen in sod., 1982; Markl, 1983; Barth, 1998, 2002; Cocroft in sod., 2000). Hitrost prevajanja teh valov je nizka in tudi odvisna od frekvence signala – nižje frekvence potujejo po rastlini počasneje kot višje (disperzija). Amplituda vibracijskih signalov se

med prenosom po rastlini ne znižuje monotono, temveč niha (Michelsen in sod., 1982; Čokl in sod., 2007; Polajnar in sod., 2012). Zaradi stojnega valovanja (Michelsen in sod., 1982), disperzije (Miklas in sod., 2001) in resonance (Polajnar in sod., 2012) se med prenosom po podlagi frekvenčni in časovni parametri vibracijskega signala spreminjajo. V splošnem so rastline 'low-pass filter', kar pomeni, da se visoke frekvence močneje dušijo kot nižje (Cocroft in Rodríguez, 2005; Čokl, 2008).

1.2 SPORAZUMEVANJE V ŠUMU

V naravi je šum vsesplošno prisoten in njegov izvor je lahko abiotski (npr. veter, dež, šum tekoče vode), antropogen (prometni hrup) ali biotski (signali iste ali drugih vrst) (Brumm in Slabbekoorn, 2005; Barber in sod., 2010; McNett in sod., 2010). V splošnem je vpliv motenj največji, ko se šum in relevanten signal časovno in frekvenčno prekrivata (Römer, 1993). Šum lahko pomembno vpliva na to, ali se partnerja prepoznata in najdeta (Wollerman in Wiley, 2002; Swaddle in Page, 2007; McNett in sod., 2010; Gordon in Uetz, 2012).

1.2.1 Biotski šum

Razdelitev virov je eden od temeljnih konceptov v raziskavah življenjskih združb (Schoener, 1974) in kompeticija med vrstami je pomemben faktor, ki vpliva na distribucijo in številčnost vrst (Connel, 1983). V tem kontekstu lahko tudi sporazumevanje s signali, ki se v določenem okolju od sporočevalca do sprejemnika prenašajo preko določenega medija, označimo kot tekmovanje za uporabo komunikacijskega kanala (Tobias in sod., 2014). V situaciji, ko prejemniki istočasno zaznavajo več signalov, le-ti s težavo razberejo pravo informacijo in razlikujejo med sporočevalci. Problem zaznavanja več signalov istočasno je pri žuželkah enak kot pri človeku, kjer je problem poznan kot 'cocktail party problem', ki je definiran kot «Kako prepoznamo kaj nam kdo reče, medtem, ko drugi istočasno govorijo?», le da je za živali problem še večji zaradi prisotnosti drugih vrst v istem okolju (Bee in Micheyl, 2008).

Habitati se med seboj zelo razlikujejo v številčnosti vrst in stopnja biotskega šuma v zračnem zvočnem komunikacijskem kanalu naj bi bila še posebej visoka v deževnih tropskih in subtropskih gozdovih (Schmidt in sod., 2011; Schmidt in Römer, 2011; Jain in sod., 2014; Diwakar in Balakrishnan 2007a, b; Tobias in sod., 2014; Amézquita in sod., 2011; Sueur, 2002). Vpliv biotskega šuma na oglašanje žuželk so raziskovali predvsem pri ravnokrilcih in škržadih (Schmidt in Balakrishnan, 2015). V nacionalnem parku Kudremukh v južni Indiji (nadmorska višina 500-700 m) so v združbi v zabeležili 20 vrst ravnokrilcev (Diwakar in Balakrishnan 2007a, b), medtem ko so na otoku Barro

Colorado (Panama, Srednja Amerika) tekom treh let registrirali napeve 52 vrst murnov, od katerih se je 18 vrst pojavljalo redno (Schmidt in sod., 2013).

Strategije, ki jih žuželke uporabljajo, da se izognejo neposrednemu tekmovanju za zvočni kanal in s tem zmanjšujejo vpliv biotskega šuma na sporazumevanje, lahko razdelimo na prilagoditve sporočevalca in prilagoditve sprejemnika (Schmidt in Balakrishnan, 2015). Strategije oddajnika so oglašanje ob različnem času, oglašanje na različnih mestih in oglašanje v različnem frekvenčnem območju, medtem ko so prilagoditve sprejemnika frekvenčna uglašenos senzoričnega sistema s frekvenco signala, prostorsko ločevanje virov (ang. spatial release from masking) in selektivno ojačenje (ang. gain control).

Deljenje zvočnega kanala, se lahko nanaša na različne časovne skale, od oglašanja v različnih letnih časih, oglašanja ob različnih delih dneva do izmeničnega oglašanja oz. izmenjevanja signalov (Schmidt in Balakrishnan, 2015). V indijskem deževnem gozdu se je paritvena sezona (in s tem oglašanje) 14 od 20 vrst ravnokrilcev odvijala istočasno (Diwakar in Balakrishnan 2007a, b). Opazili so tudi, da se v nekaterih habitatih škržadi oglašajo v drugem delu dneva kot ravnokrilci (npr. škržadi podnevi in ravnokrilci ponoči) (Diwakar in Balakrishnan 2007a), medtem ko raziskave kažejo, da se murni in dolgoroge kobilice ne oglašajo ob različnih delih dneva (Diwakar in Balakrishnan, 2007a; Schmidt in sod., 2013). Za nekatere vrste škržadov so opazili, da se oglašajo le kratek čas v mraku (Gogala in Riede, 1995). Poznan je tudi primer dolgorogih kobilic vrst *Hemisaga denticulata* in *Mygalopsis marki* (Römer in sod., 1989). Ti dve vrsti živita sintopično in frekvence samčevih napevov se praktično v celoti prekrivajo. Samci vrste *H. denticulata*, ki imajo kratek napev, se oglašajo čez dan in utihnejo ponoči, ko pričnejo peti samci vrste *M. marki*, ki imajo dolg napev.

Vrste se lahko izognejo prekrivanju zvočnih signalov tudi s tem, da se oddajniki v prostoru porazdelijo tako, da so med seboj zadosti oddaljeni, da je intenziteta signalov zaradi dušenja znižana v takem obsegu, da je prekrivanje manjše (Schmidt in Balakrishnan, 2015). Medtem ko raziskave dolgorogih kobilic in murnov v nacionalnem parku Kudremukh (Jain in sod., 2014) in na otoku Barro Colorado (Schmidt in sod., 2013) niso pokazale prostorskega razporejanja samcev glede na horizontalno razdaljo, so rezultati pokazali vertikalno stratifikacijo oddajnikov različnih vrst (Sueur, 2002; Diwakar in Balakrishnan 2007b; Schmidt in sod., 2013).

Za žuželke, ki oddajajo zvoke, ki imajo širok frekvenčni obseg (do 30 kHz) (npr. napevi kratkorogih in dolgorogih kobilic ter škržadov) (Gerhardt in Huber, 2002), uporaba signalov v ločenih frekvenčnih območjih po vsej verjetnosti ni uporabna strategija (Schmidt in Balakrishnan, 2015). Napevi murnov se nahajajo v ozkem frekvenčnem pasu med 2-10 kHz (Gerhardt in Huber, 2002) in rezultati so pokazali, da je na Barro Colorado

otoku frekvenčno prekrivanje v zvočni združbi murnov nižje, kot bi ga pričakovali iz naključne razporeditve (Schmidt in sod., 2013).

Prilagoditve sprejemnikov za zaznavanje relevantnih signalov v šumu so raziskovali pri murnih na nevrofiziološkem nivoju (Kostarakos in sod., 2008; Schmidt in sod., 2011; 2013; Schmidt in Römer, 2011, Siegert in sod., 2013). Rezultati so pokazali, da je frekvenčna selektivnost sprejemnikov uglašena s frekvenco napevov. Prag zaznavanja relevantnih signalov se je tudi signifikantno znižal, če sta bila vir teh signalov in vir šuma prostorsko ločena (Schmidt in Römer, 2011). Raziskave so tudi pokazale, da pri murnih lokalni intervron omega v pristnosti signalov nizke intenzitete selektivno kodira signal višjih intenzitet (Pollack, 1988). Enak rezultat so pokazale tudi raziskave na dolgorogih kobilicah (Römer in Krusch, 2000).

1.2.2 Vibracijska komunikacija v šumu

1.2.2.1 Abiotski vibracijski šum

Glavna vira abiotskega šuma v vibracijskem komunikacijskem kanalu sta dež in veter. Udarec dežne kaplje v rastlini povzroči vibracije, za katere je značilen kratek začetni del z visoko intenziteto in visokimi frekvencami, ki mu sledi daljši del, v katerem se iznihajo nižje frekvence (do 11 Hz) (Barth in sod., 1988; Casas in sod., 1998; Tishechkin, 2013). Medtem ko naj bi bil v tropskem deževnem gozdu dež lahko pomemben vir selekcije na vibracijsko komunikacijo, pa naj dež ne bi imel pomembne selekcijske vloge v zmernem klimatskem pasu (Cocroft in Rodríguez, 2005; Tishechkin 2007).

Za členonožce je veter najpomembnejši vir abiotskega šuma (Cocroft in Rodríguez, 2005; Virant-Doberlet in sod., 2014). Veter primarno vzbudi v podlagi nihanja nizkih frekvenc (5-30 Hz), vendar se ob šumenju listja generira tudi šum v frekvenčnem pasu 100-1000 Hz (Barth in sod., 1988; Casas in sod., 1998; Cocroft in Rodríguez, 2005; McNett in Cocroft, 2010; Tishechkin, 2007; 2013). Amplituda in frekvenčne karakteristike šuma se tako med rastlinami, kot tudi med mehansko različnimi deli rastlin razlikujejo. Šum, ki ga povzroči veter, se v okolju pojavlja na različnih časovnih skalah. V posameznih habitatih se veter predvidljivo pojavlja v različnih delih dneva, hkrati pa se tekom sekund ali minut lahko pojavlja v nepredvidljivih sunkih (Cocroft in Rodríguez, 2005; McNett in Cocroft, 2010; Tishechkin, 2007, 2013). Poleg tega se v vsakem habitatu jakost vetra na izpostavljenih in zavetnih lokacijah lahko tudi močno razlikuje (Tishechkin, 2007; 2013; McNett in sod., 2010).

Pri grbastem škržatku vrste *Enchenopa binotata* 'Ptelea' so vpliv vetra na sporazumevanje proučevali na terenu in v laboratoriju (McNett in Cocroft, 2010). Njihovi rezultati kažejo, da so v naravi samci večino pozivnih napevov oddali zjutraj in zvečer, ko je jakost vetra

najnižja. Hkrati so laboratorijski poskusi pokazali, da so samci v prisotnosti vetra oddajali manj pozivnih napevov ter da so samice v teh pogojih slabo odgovarjale na pozivne napeve nižjih intenzitet.

Podobne rezultate je v svojih terenskih snemanjih pridobil Tishechkin (2007, 2013), ki je ugotovil, da so se škržatki in boljice prenehali oglašati ob močnih sunkih vetra, oz. so se oglašali le v premorih daljših od 30 s.

Nekateri avtorji predpostavljajo, da so listi, ki trepetajo tudi v lahnem vetru, lahko obrambna prilagoditev, ki odvraca rastlinojede žuželke (oz. potencialne škodljivce), ki se sporazumevajo z vibracijskimi signali, saj se na drevesnih vrstah s takimi listi pojavlja manjše število žuželčjih vrst (Yamazaki 2011; Warren, 2015).

1.2.2.2 Biotski vibracijski šum

Čeprav v literaturi obstajajo podatki, da tako v naravi (Cocroft, 2003; Cocroft in Rodríguez, 2005; Tishechkin, 2013) kot v laboratoriju (Ichikawa, 1982; Hunt in Morton, 2001; Percy in Day, 2005; Virant-Doberlet in Žežlina, 2007) na isti rastlini lahko oddaja vibracijske signale več osebkov iste ali različnih vrst, obstaja le peščica raziskav, ki omogočajo vpogled v vpliv biotskega šuma na sporazumevanje z vibracijskimi signali.

Pri stenici vrste *Nezara viridula* oba partnerja oddajata vibracijske napeve in pozivni napev samice z vrstno-specifičnimi časovnimi karakteristikami pri samcu sproži oddajanje vibracijskih signalov in hojo po rastlini, ki je povezana z iskalnim vedenjem (Čokl in sod., 1999; Žunič in sod., 2011). Samec išče stacionarno samico in pri lokalizaciji samice na rastlini imajo ključno vlogo samičini vibracijski signali. Partnerja vzpostavita le ohlapen duet in samica tudi v odsotnosti samčevega napeva neprekinjeno oddaja pozivni napev več minut (Polajnar in Čokl, 2008). Pri tej vrsti so laboratorijski poskusi s predvajanjem vibracijskih signalov pokazali negativen vpliv biotskega šuma na paritveno vedenje. Samčev odziv, ki vključuje oglašanje in iskanje, je bil nižji, ko so jim hkrati z napevi lastne samice predvajali tudi pozivni napev sorodne vrste *Acrosternum hilare* ali signale lastne vrste (biotski šum), ki so zakrili vrstno-specifične časovne parametre samičinega napeva (Miklas in sod., 2003; Polajnar in Čokl, 2008; de Groot in sod., 2010, 2011). Rezultati so pokazali večji vpliv šuma na oglašanje samcev kot na iskalno vedenje in povečano razmerje signal-šum je povrnilo odzivnost samca na enak nivo kot v odsotnosti šuma (de Groot in sod., 2010).

Pomembna posebnost vibracijske komunikacije je, da se v nasprotju s 3-dimenzionalnim prostorom značilnim za sporazumevanje z zračnim zvokom, vibracijski signali pogosto prenašajo preko 1-dimenzionalnih rastlinskih stebel in pecljev. V takem okolju ne glede na prostorsko razporeditev oddajnikov vsi signali dosežejo sprejemnik iz iste smeri. Ko v

takem okolju več oddaljenih oddajnikov oddaja signale istočasno, prejemnik zazna sestavljen signal in kot da bi le-ta izviral iz enega samega vira (de Groot in sod., 2011). Raziskave na stenici vrste *N. viridula* so pokazale, da je v prisotnosti dveh sinhroniziranih virov pozivnega napeva, odzivnost samcev večja kot v prisotnosti enega samega vira (de Groot in sod., 2010), medtem ko je signifikantno manj samcev iskalo vir (oz. samico), ko so se signali izmenjavali v alternaciji in je bil ponavljalni čas signalov v sestavljenem napevu, ki ga je zaznal samec, izven vrstno-specifičnih vrednosti (de Groot in sod., 2011). Iskalna aktivnost samcev ni bila zmanjšana, ko so samcem hkrati predvajali pozivne napeve samic vrst *N. viridula* in *A. hilare*, vendar so se v primeru, ko so se signali prekrivali, samci vrste *N. viridula* napačno orientirali in večina se je usmerila proti viru napeva samice vrste *A. hilare* (de Groot in sod., 2011).

Rezultati so tudi pokazali, da se v takem 'cocktail party' primeru, samci (prejemniki) ne premaknejo z vrha rastline na pozicijo, ki bi jim omogočala prostorsko ločevanje virov (de Groot in sod., 2011). Ko so samicam vrste *N. viridula* nepretrgoma predvajali biotski šum lastne vrste, so pričele oddajati pozivne napeve, katerih dominantna frekvenca se je razlikovala od šuma (Polajnar in Čokl, 2008).

Snemanja v naravi so pokazala, da se pri škržatkih, kjer samec in samica vzpostavita koordiniran duet, pozivni napevi samcev iste ali različnih vrst, ki se oglašajo na isti rastlini, ne prekrivajo (Cocroft in Rodríguez, 2005; Tishechkin 2013). Tudi v laboratorijskih poskusih na škržatkih vrste *Graminella nigrifrons* (Hunt in Morton, 2001) in *Metcalfa pruinosa* (Virant-Doberlet in Žežlina, 2007) se pozivni napevi samcev iste vrste niso prekrivali in pri vrsti *G. nigrifrons* je poziv enega samca inhibiral oddajanje napeva drugega samca (Hunt in Morton, 2001). Laboratorijski poskusi v katerih so samcem škržatkov iz rodu *Ribautodelphax* hkrati predvajali vibracijske odgovore samic iste in sorodnih vrst, niso pokazali negativnega efekta biotskega šuma na sposobnost prepoznavanja in lokalizacije samice iste vrste, saj so se samci usmerili proti viru, ki je predvajal odziv lastne samice (de Winter in Rollenhagen, 1990).

Vir biotskega šuma v vibracijskem kanalu je lahko tudi zračni zvok v okolju (npr. petje ptic, zbor žab in škržadov ipd.) (Virant-Doberlet in sod., 2014). Pajki zaznajo pesmi ptic kot vibracije podlage (Lohrey in sod., 2009) in ti vibracijski signali imajo tudi negativen vpliv na paritveno vedenje pajkov (Gordon in Uetz, 2012). V laboratorijskih poskusih so tudi pokazali, da glasba, ki so jo kot zračni zvok predvajali v bližini rastlin, prepreči parjenje škržatkov (Saxena in Kumar, 1980.)

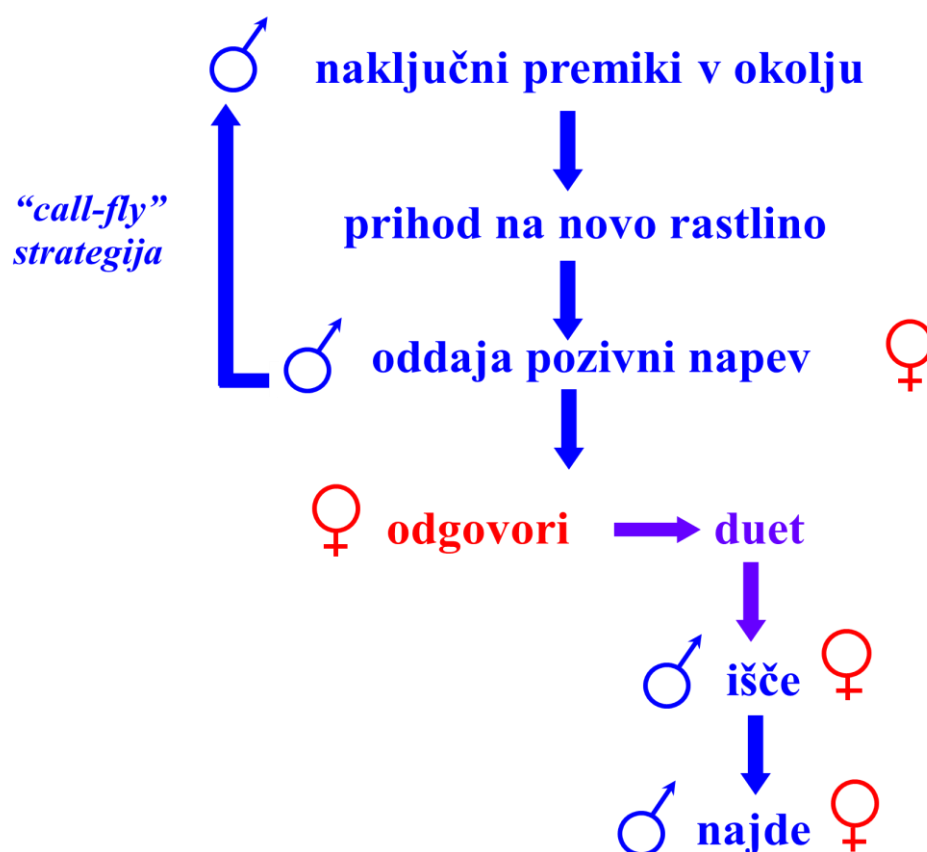
1.3 MODELNA VRSTA *Aphrodes* TIP 'Dragonja'

Škržatki iz rodu *Aphrodes* so predstavniki družine Cicadellidae (Hemiptera; Auchenorrhyncha), ki je s preko 22.000 vrstami ena najštevilčnejših skupin rastlinojedih

žuželk (Dietrich, 2004). Ti škržatki so relativno veliki (samci 5-6 mm, samice 7-8 mm) (Bluemel in sod., 2014). So pogosti in splošno razširjeni v Palearktiki ter tudi v S Ameriki kamor jih je zanesel človek (Hamilton, 1983; Tishechkin, 1998; Nickel in Remane, 2002). Hranijo se s sokovi gostiteljskih rastlin. V preteklosti so domnevali, da se nahajajo na specifičnih gostiteljskih rastlinah, vendar novejša raziskave kažejo, da se ista vrsta pogosto nahaja na različnih rastlinah (Bluemel in sod., 2014).

Škržatki tega rodu imajo eno generacijo letno in prezimijo v stadiju jajčec (Chiykowski, 1970). Za življenjski cikel škržatkov tega rodu sta značilni protandrija in reproduktivna asinhronost (Calabrese in Fagan, 2004). Odrasli samci se pojavijo pred samicami ter tudi prej poginejo. V naravi se številčnost populacij zelo razlikuje tako med posameznimi lokacijami, kot tudi med leti (Derlink in sod., 2014, lastna opažanja). Paritveni sistem škržatkov iz rodu *Aphrodes* lahko opišemo kot poliginijo s podaljšanim iskanjem (Wickman in Rutowski, 1999), pri kateri se samci naključno premikajo v okolju in iščejo stacionarne, razpršene samice. Medtem, ko se samci pariyo večkrat, za samice predvidevajo, da po vsej verjetnosti kopulirajo le enkrat v življenju (Chiykowski, 1970).

Kot pri vseh škržatkah imajo tudi v rodu *Aphrodes* vibracijski signali glavno vlogo pri prepoznavanju in lokalizaciji partnerja (de Groot in sod., 2011, 2012; Bluemel in sod., 2014; Derlink in sod., 2014). Pri obeh spolih vibracijski signali nastanejo s pomočjo mehanizma, ki je morfološko podoben in mogoče celo homologen timbalnemu mehanizmu pri škržadih (Ossiannilsson, 1949; Wessel in sod., 2014). Pri vseh vrstah v tem rodu se sporazumevanje med partnerjema prične z oddajanjem samčevega pozivnega napeva in samec in samica si nato izmenjujeta signale v natančno koordiniranem duetu (slika 2). Samice se ne oglašajo spontano in samcem odgovarjajo le deviške, spolno zrele samice. Pri iskanju samic samci uporabljajo »let/skok-klic-hoja« strategijo (ang. fly/jump-call-walk strategy) (Hunt in Nault, 1991; De Luca in Coccoft, 2011). Ob prihodu na rastlino samec odda pozivni napev in v odsotnosti odgovora samice samec z letom ali skokom na drugo rastlino ali drug del rastline poveča svoj komunikacijski prostor (ang. signalling space) in s tem tudi verjetnost odgovora samice.

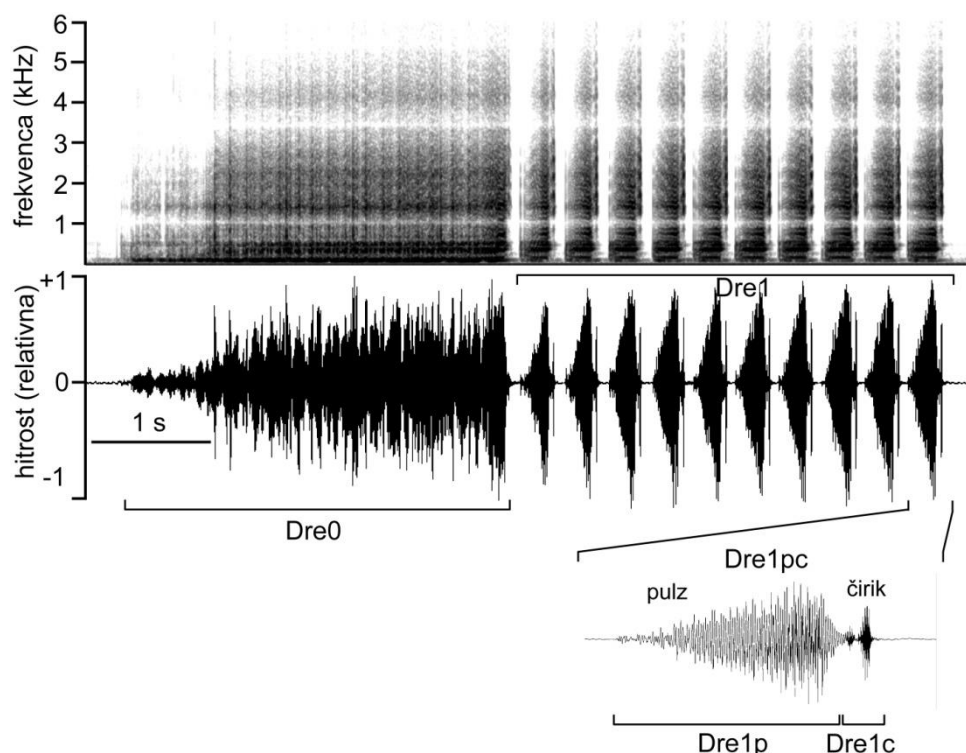
Slika 2: Shematska predstavitev paritvenega vedenja škržatkov iz rodu *Aphrodes*.

Rod *Aphrodes* je poznan kot taksonomsko zahtevna skupina in vrste so v preteklosti celo razvrščali kot ekotipe ene same vrste (Le Quesne, 1965; Nast, 1972). Šele celostna taksonomija na osnovi vrstno-specifičnih vibracijskih signalov in genetskih ter morfoloških znakov je nedvoumno pokazala, da so *A. aestuarina*, *A. bicincta*, *A. makarovi* in *A. diminuta* jasno ločene vrste (Bluemel in sod., 2014). V Sloveniji je poleg vrst *A. bicincta*, *A. makarovi* in *A. diminuta* razširjen tudi tip *A. 'Dragonja'* (slika 3), ki se od omenjenih vrst loči v časovnih in frekvenčnih parametrih pozivnega napeva samcev in odgovarjajočih preferencah samic (sliki 4, 5), vendar analiza mitohondrijske DNA osebkov tega tipa uvršča med škržatke vrste *A. bicincta* (Derlink, 2014). Predpostavljajo, da tip *A. 'Dragonja'* predstavlja mlado, novo vrsto, ki se je iz vrste *A. bicincta* razvila nedavno. Osebkov tega tipa so našli le v Sloveniji, kjer je tip *A. 'Dragonja'* splošno razširjen in škržatke tega tipa so na vzorčnih lokacijah našli skupaj z osebki ostalih treh vrst (Derlink, 2014). Tip *A. 'Dragonja'* bo kot nova vrsta formalno opisan v prihodnosti.



Slika 3: Telo samca (levo) in samice (desno) škržatkov tipa *A. 'Dragonja'*. Prirejeno po Derlink (2014).

Pozivni napev samcev tipa *A. 'Dragonja'* je vrstno-specifičen in ga sestavljata začetni, nespecifičen del (Dre0) kateremu sledi del (Dre1), ki je sestavljen iz vrstno-specifičnih elementov (slika 4) (Derlink, 2014). Slednji je sestavljen iz ponavljajočih se dvojic v katerih čirik sledi pulzu. Dolžina vrstno-specifičnega dela je zelo variabilna in najkrajši oz. najdaljši izmerjeni dolžini sta bili 5 s oz. 4 min. Tako čirik kot pulz imata široko pasovne frekvenčne karakteristike, vendar se dominantna frekvenca čirika nahaja okoli 1600 Hz, medtem ko je dominantna frekvenca pulza 210 Hz (preglednica 2) (Derlink 2014).

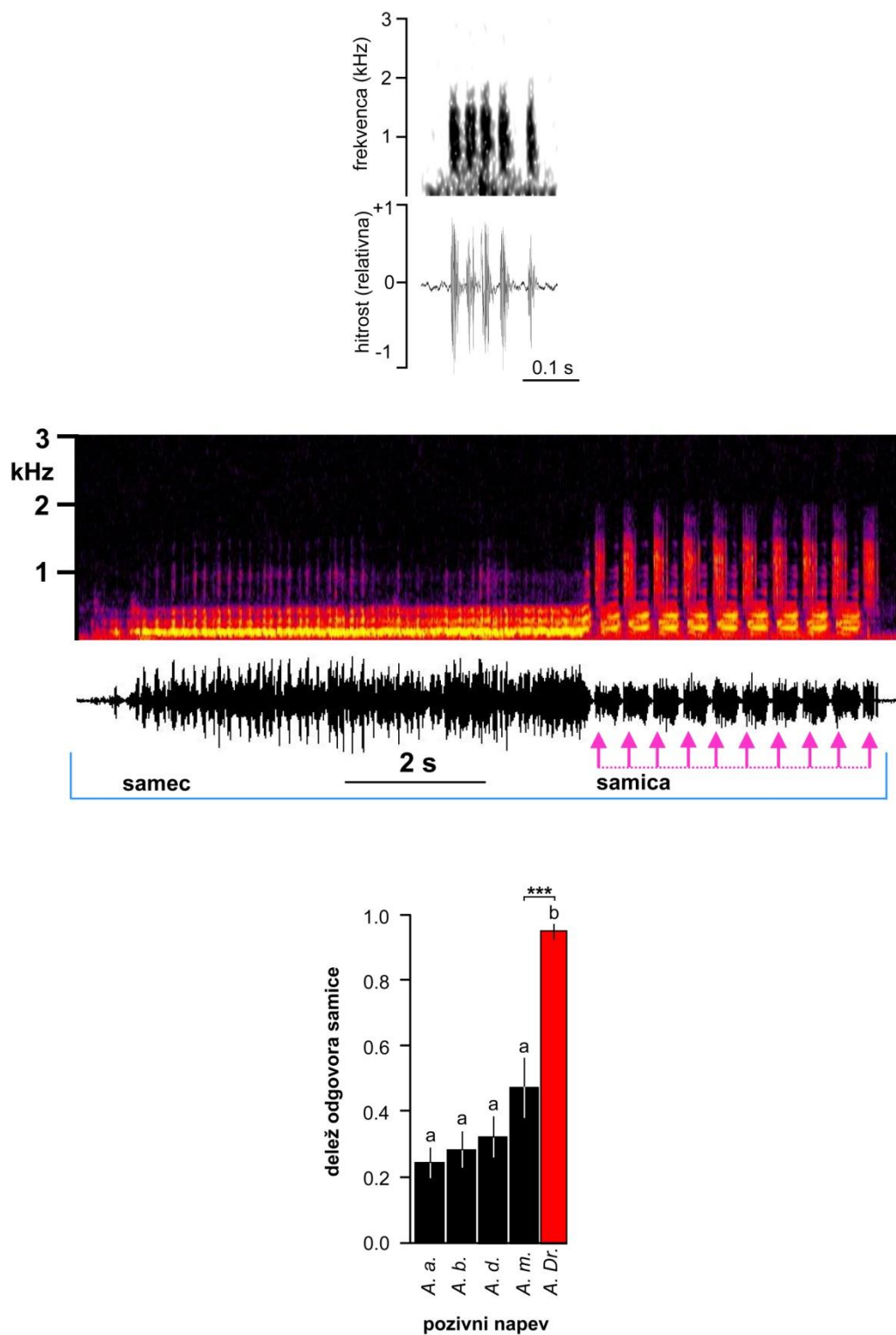


Slika 4: Pozivni napev samca tipa A. 'Dragonja' in posamezni zvočni elementi. Prikazanih je samo prvih deset ponavljajočih se dvojic. Spodaj oscilogram, zgoraj spektrogram. Spodaj desno raztegnjena dvojica pulz-čirik. Prirejeno po Derlink (2014).

Preglednica 2: Časovni parametri in dominantna frekvenca vrstno-specifičnih zvočnih elementov pozivnega napeva samcev tipa A. 'Dragonja' s (prirejeno po Derlink, 2014). Za drugi del napeva so prikazani tudi časovni parametri in dominantna frekvenca za čirik in pulz ter ponavljalni čas pulzov. Podrobnosti posameznih delov napeva so prikazane na sliki 4.

Del pozivnega napeva	Dolžina (s)	Dominanta frekvenca (Hz)	Ponavljalni čas pulzov/čirikov (ms)
	povprečje ± SD	mediana (min - max)	povprečje ± SD
Celoten poziv	30.894 ± 19.764		
Dre0	5.426 ± 1.79	222 (59 - 1406)	
Dre1	18.424 ± 14.781		
Dre1c-čirik	0.038 ± 0.003	1617 (492 - 3445)	
Dre1p-pulz	0.206 ± 0.033	210 (164 - 1594)	347 ± 58

Tako kot pri vseh samicah iz rodu *Aphrodes*, je tudi pri tipu A. 'Dragonja' odzivni napev samice sestavljen iz niza enakomerno ponavljajočih se pulzov (Derlink, 2014) (slika 5). Odziv je kratek in v duetu se samica oglašča v 50-170 ms dolgem intervalu med ponavljajočimi se dvojicami pulz-čirik v pozivnem napevu samca in njen odziv lahko delno prekrije naslednji pulz v sosledju samčevega pozivnega napeva. Odziv samic tipa A. 'Dragonja' se v nobenem parametru ne razlikuje od odzivnega napeva samic vrste A. *bicincta* (Derlink, 2014) (preglednica 3).



Slika 5: Odgovor samice vrste *A. 'Dragonja'*. Posamičen pdzivni napev samice (zgoraj), in struktura dueta (v sredini). V obeh primerih spodaj oscilogram, zgoraj spektrogram. Na dnu je prikazan delež odgovorov samic tipa *A. 'Dragonja'* na pozivne napeve samcev vseh vrst iz rodu *Aphrodes* in tipa *A. 'Dragonja'*. Prikazana so povprečja in standardne napake. Črke označujejo statistično značilne razlike. *** $P < 0.001$. $N = 15$. Prirejeno po Derlink (2014).

Preglednica 3: Časovni parametri in dominantna frekvenca odzivnih napevov samic vrste *A. bicincta* in tipa *A. 'Dragonja'* (prirejeno po Derlink, 2014). Samice so bile naključno izbrane iz zvočne knjižnice in pri vrsti *A. bicincta* vključujejo osebkje iz Slovenije in Velike Britanije.

Vrsta	N	n	Dolžina odziva (s)	Ponavljalni čas pulzov (ms)	Dominantna frekvenca (Hz)
			povprečje ± SD	povprečje ± SD	mediana (min - max)
<i>A. bicincta</i>	26	126	0.140 ± 0.035	24.9 ± 3.2	563 (101 - 1284)
<i>A. 'Dragonja'</i>	26	128	0.136 ± 0.031	30.6 ± 3.7	685 (325 - 1188)

1.4 NAMEN DELA IN HIPOTEZE

Kot je razvidno iz pregleda objav, je sporazumevanje z vibracijskimi signali v prisotnosti šuma slabo raziskano (Cocroft in Rodríguez, 2005; Virant-Doberlet in sod., 2014). Osnova magistrskega dela je hipoteza, da biotski šum negativno vpliva na paritveno vedenje samcev škržatkov tipa *A. 'Dragonja'*. Naloga naj bi prispevala nova spoznanja o mehanizmih, vpletenih v evolucijo strategije sporazumevanja in obsega vedenjske poskuse v laboratoriju in snemanje vibracijske zvočne krajine (ang. vibrational soundscape) na terenu.

Najprej sem v poskusih s predvajanjem posnetih signalov (ang. playback) določil vpliv biotskega šuma na oglašanje in vedenje samcev tipa *A. 'Dragonja'*. Kot primeri biotskega šuma so nam služili vibracijski signali vrst, s katerimi škržatki tipa *A. 'Dragonja'* živijo sintopično. Med njimi so bili tudi dueti ostalih treh vrst iz rodu *Aphrodes*, ki živijo v Sloveniji. Predpostavil sem, da se bodo v prisotnosti šuma (a) samci manj oglašali in da bodo v primeru, ko bodo iskali samico le-to s težavo našli in (b) da bodo v primeru, ko jim bom kot šum predvajal duet lastne vrste, izrazili tudi rivalno vedenje. Rivalno vedenje v obliki oddajanja rivalnih signalov in satelitskega vedenja (tiho približevanje samici, ki se oglašča v duetu z drugim samcem), so pri škržatkih iz rodu *Aphrodes* že opisali (Kuhelj in sod., 2015; Kuhelj, 2015).

Na terenu sem posnel tudi vibracijsko zvočno krajino travnika, na katerem živijo tudi škržatki iz rodu *Aphrodes*. Namen tega dela magistrske naloge je bil opisati naravno vibracijsko okolje škržatkov tipa *A. 'Dragonja'* in določiti ali oddajniki različnih vrst koordinirajo oddajanje vibracijskih signalov.

2 MATERIAL IN METODE

2.1 NABIRANJE IN VZDRŽEVANJE ŽIVALI

Škržatke smo nabirali od sredine maja do sredine junija 2014 v dolini Dragonje in v Dolnjem Ležečem. Živali smo nabirali s sesalnikom na motorni pogon s cilindrom premera 11,5 cm (McCulloch, BVM 250; Electrolux) in kečerjem. Ko smo žuželke iz skupine polkrilcev (Hemiptera) ločili od ostalih, ki so se ujele v sesalnik/kečer, smo že na terenu ločili samice in samce odraslih škržatkov iz rodu *Aphrodes*. Še isti dan smo živali prenesli v spodaj opisano postavitev v prostore Nacionalnega inštituta za biologijo v Ljubljani.

Živali smo gojili v prostorih Oddelka za entomologijo NIB. Temperatura v prostoru je nihala med 22 °C in 28 °C. Škržatki so bili izpostavljeni naravnemu ritmu svetlobe (dan/noč). Živali smo vzdrževali v plastičnih posodah dimenzij 38x26x17cm. Posode so imela mrežast pokrov, ki je omogočal zadostno zračenje. Dno posode smo prekrili z belo papirnato brisačo. Kot prehrano za naše osebkke smo uporabljali lucerno (*Medicago sativa*) in/ali črno deteljo (*Trifolium pratense*). Odrezane dele rastlin smo postavili v lonček z vodo, preko katerega je bila nameščena plastična folija, ki je preprečevala, da bi se živali utopile. Rastline smo menjavali 2-krat tedensko, še preden so ovenele. Živali smo ločili glede na življenjski stadij (larve od odraslih), odrasle pa tudi glede na spol. Samice smo strogo ločevali od samcev. Posode z larvami smo dnevno pregledovali in iz njih odstranjevali odrasle osebkke. Škržatke posameznega spola, ki so se v odraslo stopnjo razvili v istem tednu, smo gojili skupaj, tako da smo lahko sledili starosti osebkov do tedna natančno.

Dan pred začetkom izvajanja vedenskih poskusov smo živali posamič preselili v ½ l plastične kozarce (14 x 6 cm) in jih hranili, kot je opisano zgoraj. Posode smo pokrili z mrežasto tkanino, ki smo jo na vrh posode pritrdili z elastiko. Posode z osamljenimi živalmi so bile v času poskusov v istem prostoru, kjer smo opravljali vedenske poskuse.

2.2 VEDENJSKI POSKUSI

2.2.1 Določevanje vrste

Poskuse smo opravili na škržatkih tipa *Aphrodes 'Dragonja'* (Derlink, 2014). Ker vrst iz rodu *Aphrodes* ni mogoče ločevati živih po zunaji morfologiji, smo vrste med seboj ločevali s pomočjo vrstno specifičnih vibracijskih napevov, ki jih oddajajo oziroma na njih odgovarjajo, saj se pozivni napevov samcev in preference samic značilno razlikujejo (Bluemel in sod., 2014; Derlink, 2014).

V umetni substrat (vermikulit) smo pritrdili steblo rastline (črna detelja ali bela medena detelja) in nanjo v spodnjem delu nalepili košček srebrne odbojne folije. S spodnje strani smo škržatka omejili s papirnato podlago, skozi katero je prehajalo steblo rastline. Čez rastlino smo položili prozorno plastično posodo, ki je onemogočala, da bi škržatek odskočil. Žarek laserskega vibrometra (PDV 100, Polytech, Nemčija) smo usmerili v odbojno folijo pod papirnato podlago. Še nižje smo v steblo zapičili konico kovinske palčke privite na miniaturni vzbujevalnik (Minishaker Type 4810, Büel & Kjaer, Naerum, Danska). Vzbujevalnik smo upravljali s prenosnim računalnikom preko zvočne kartice (Sound Blaster SBX, SB1095; Creative, Singapur) s programom Cool Edit Pro 2.0 (Syntrillium Software, Phoenix, ZDA).

Vrstno nedoločene samce smo položili na rastlino v zgoraj opisani postavitvi. Da bi skrajšali čas potreben za spontano oddajanje pozivnih napevov, smo samcem preko miniaturnega vzbujevalnika predvajali vnaprej posnet duet posameznih vrst iz rodu *Aphrodes*. Za draženje smo uporabili posnetke iz zvočne knjižnice Oddelka za entomologijo NIB. Vrstno pripadnost samcev smo določali na podlagi oddanih pozivnih napevov. Ko smo določili vrsto oziroma tip napeva, smo samce posamezne vrste gojili v ločenih posodah (enakih dimenzij in enako opremljene kot zgoraj opisane). Če se samec ni oglasil, smo ga ponovno testirali čez 2 dni in testiranja ponavljali nadaljevali, dokler nismo zbrali željeno število osebkov tipa A. '*Dragonja*'.

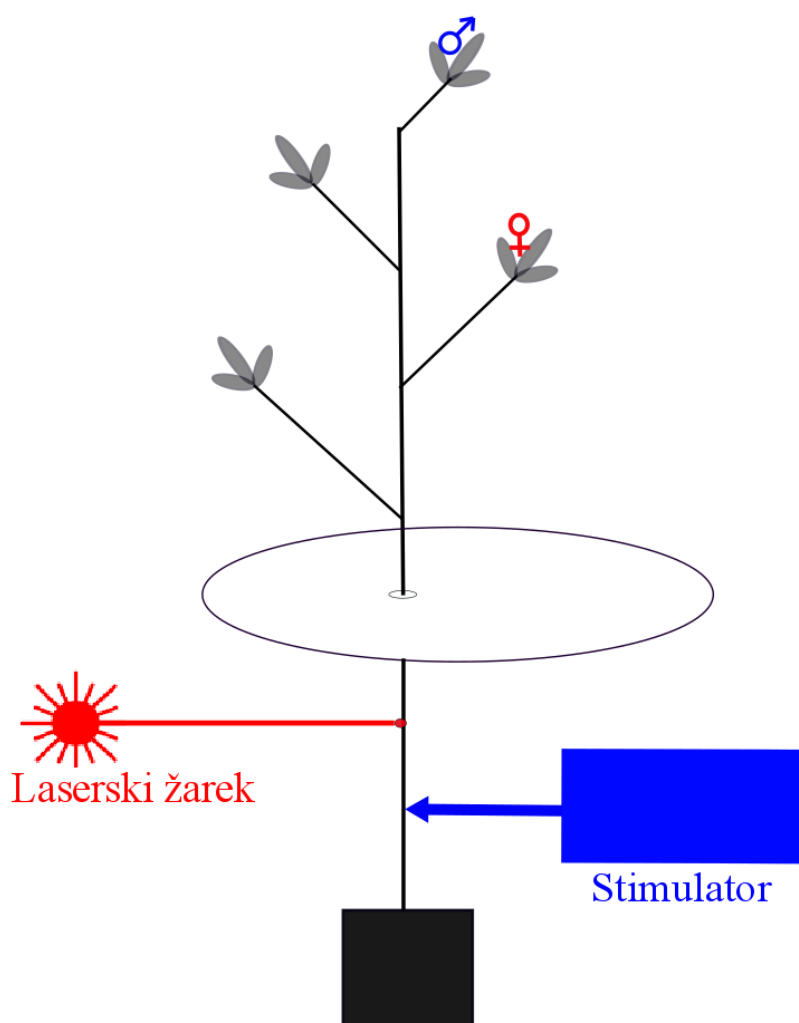
Samice smo prav tako postavili na rastlino v postavitvi, kot je opisana zgoraj in jim z miniaturnim vzbujevalnikom predvajali pozivne napeve samcev iz rodu *Aphrodes*. Vrstno pripadnost samic smo določali na osnovi njihovih preferenc. Če je samica redno odgovarjala na vrstno-specifičen pozivni napev, smo jo uvrstili v vrsto, katere signal smo predvajali.

Amplitudo stimulativnega napeva, predvajanega z minaturnim vzbujevalnikom, smo prilagodili glede na naravno oddane pozivne signale samcev registriranih v točki snemanja.

2.2.2 Vpliv šuma na spolno vedenje samcev

Vedenjske poskuse smo opravili v sobnih razmerah (20-25 °C, 40-50 % relativna zračna vlaga) na rastlini bele medene detelje (*Melilotus albus*). Rastlino višine 30 cm smo fiksirali v fiolo, postavljeno v vermikulit. Rastlina je prehajala skozi papirnato podlago bele barve, nad katero je potekal poskus. Rastlina je imela 4 razvejitve (slika 6) in smo jo zamenjali vedno, preden je ovenela. V poskusni seriji smo uporabili 4 rastline in pri menjavi smo vedno pazili, da je bila rastlina podobno razvejana in so bile razdalje med razvejitvami podobne.

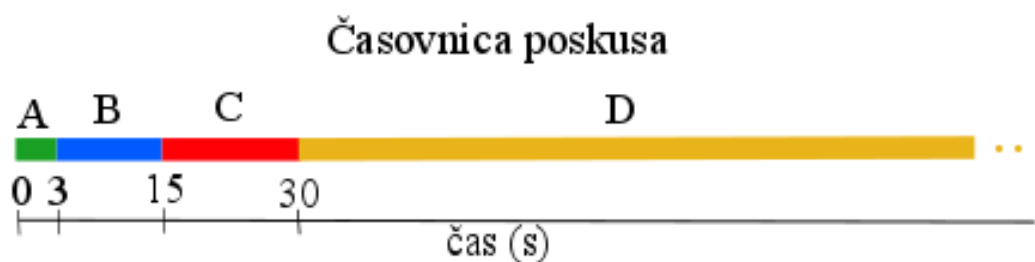
Pod papirnato podlago smo na steblo pritrdili srebrno odbojno folijo, na katero smo usmerili laserski žarek laserskega vibrometra (PDV 100, Polytech, Nemčija). Še nižje smo v steblo zapičili kovinsko palčko dolžine 5 cm privito v miniaturni vzbujevalnik (Minishaker Type 4810, Büel & Kjaer, Naerum, Danska). Vibracijske signale, ki so v poskusih predstavljali šum, smo predvajali, kot je opisano zgoraj. Amplituda predvajanega šuma je bila -6 dB nižja glede na predhodno določeno povprečno amplitudo pozivnih napevov, registriranih v točki snemanja. Predvajan šum in vibracijske signale, ki so jih oddali škržatki na rastlini, smo registrirali z laserskim vibrometrom ter jih posneli in shranili na prenosni računalnik preko zvočne kartice Sound Blaster SBX, SB1095) s hitrostjo vzorčenja 48 000 vzorcev/s. Istočasno smo vedenje skupaj z registriranimi vibracijskimi signali snemali tudi z video kamero (JVC GR-DV4000E).



Slika 6: Shema postavitve vedenjskih poskusov v laboratoriju. Na rastlini sta označeni začetni poziciji samca in samice. Označeno je tudi mesto zajemanja signala z laserskim žarkom in mesto predvajanja vibracij na rastlini preko vzbujevalnika. Rastlina je prehajala skozi papirnato podlago.

Poskusi so potekali po sledečem protokolu (slika 7):

1. Na rastlino smo na vrh druge veje postavili samico.
2. Na rastlino smo na osrednji vrh postavili samca.
3. Istočasno smo vključili snemanje vibracijskih signalov ter snemanje z videokamero.
4. 3 s po začetku snemanja smo sprožili stimulacijski program duet »dragonja«.
5. 30 s po začetku snemanja smo pričeli s predvajanjem šuma, ki smo ga nato v zanki predvajali do konca poskusa.



Slika 7: Časovnica poskusa. A- začetek, B- stimulacijski program duet tipa dragonja, C- premor, D- šum (...- nadaljevanje do konca poskusa)

Poskus smo zaključili, ko je samec zlezal na samičin hrbet. Samca smo takoj odstranili, saj niso želeli, da bi se škržatki sparili. Če samec ni začel iskati v 15 min od začetka poskusa, smo opazovanje prekinili. Poskus smo prav tako zaključili, če samec ni našel samice v 20 min od začetka oglašanja.

Testirali smo 19 parov škržatkov tipa A. '*Dragonja*'. V poskusnih tretmajih smo vedno uporabili isti par (določenega samca smo vedno testirali skupaj z isto samico). Vsak par je bil izpostavljen 7 različnim poskusnim tretmajem. Par smo testirali le enkrat na dan in zaporedje tretmajev je bilo naključno za vsak par. Tretma, v katerem paru nismo predvajali šuma, nam je služil kot kontrola.

Da bi določili vpliv biotskega in abiotskega šuma na spolno vedenje samca, smo paru predvajali duet vrste A. *bicincta*, A. *makarovi*, A. *diminuta*, tipa A. '*Dragonja*', pozivni napev samca škržatka vrste *Graphocraerus ventralis* ter posnetek abiotskega okoljskega šuma (preglednica 4). Škržatki tipa A. '*Dragonja*' se v naravi nahajajo na istih lokacijah kot omenjene vrste (Bluemel in sod., 2014; Derlink, 2014; osebna opažanja). Posnetke duetov vrst is rodu *Aphrodes* smo izbrali iz zvočne knjižnice Oddelka za entomologijo NIB

Preglednica 4: Časovni in frekvenčni parametri vibracijskih signalov, ki smo jih predvajali med poskusi kot šum

Tretma	Dolžina (s)	Premor (s)	Dominantna frekvenca (Hz)	Frekvenčni pas (Hz)	Pripadajoča slika
<i>A. 'Dragonja'</i>	30.1	2.1	270	50-2100	9A
<i>A. bicincta</i>	30.8	0.90	180	100-3200	9B
<i>A. makarovi</i>	30.1	2.0	210	50-2650	9D
<i>A. diminuta</i>	5.4	0.25	210	50-7000	9C
<i>G. ventralis</i>	7.0	1.8	280	50-3250	9E
abiotski šum	900	-	11	6-1000	9F

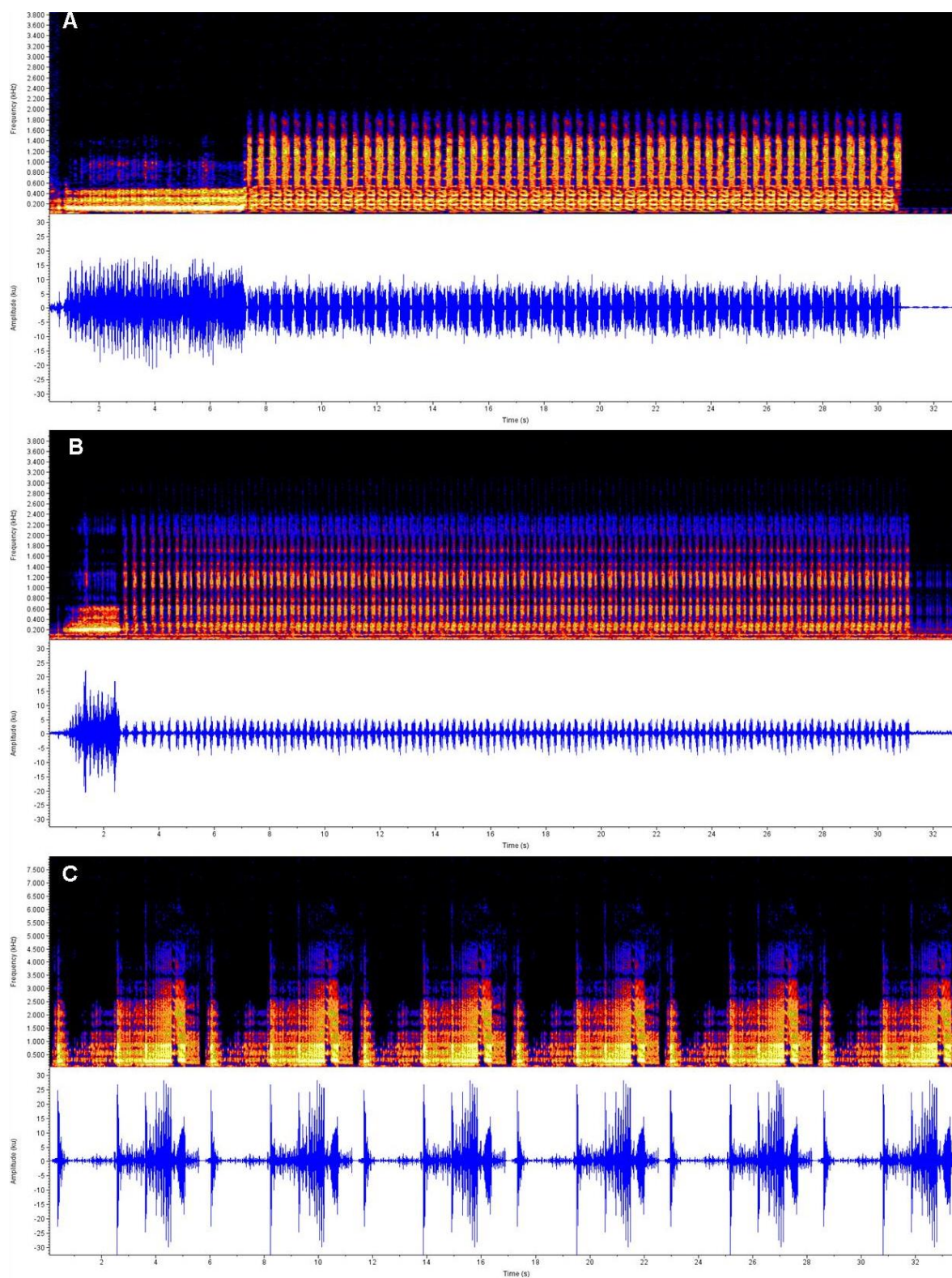
Pozivni napev samca *G. ventralis* smo posneli v laboratoriju Nacionalnega inštituta za biologijo v Ljubljani. Osebkje te vrste smo nabrali v dolini Dragonje skupaj z osebkji tipa *A. 'Dragonja'*. Signale smo posneli v enaki postavitvi, kot je opisana v poglavju 3.2.1, le da so škržatki vibracijske napeve oddali spontano. Signale smo posneli z laserskim vibrometrom ter s programom Cool Edit pro 2.0 s hitrostjo vzorčenja 48 000 vzorcev/sek. Del posnetka, kjer je bil signal najmočnejši smo izrezali in iz njega naredili stimulacijski program (slika 9E).

Abiotski okoljski šum smo posneli v neposredni bližini Nacionalnega inštituta za biologijo v Ljubljani dne 2. 7. 2013 (slika 8). S snemanjem na terenu smo skušali zajeti predvsem vibracijsko situacijo abiotskih dejavnikov v naravi. Na navadno koprivo (*Urtica dioica*) smo namestili srebrno odbojno folijo in vanjo usmerili laserski žarek prenosnega laserskega vibrometra (PDV 100, Polytech, Nemčija). Registrirane vibracije smo beležili in shranjevali, kot je opisano zgoraj. V poskusih smo uporabili naključno izbran del posnetka.



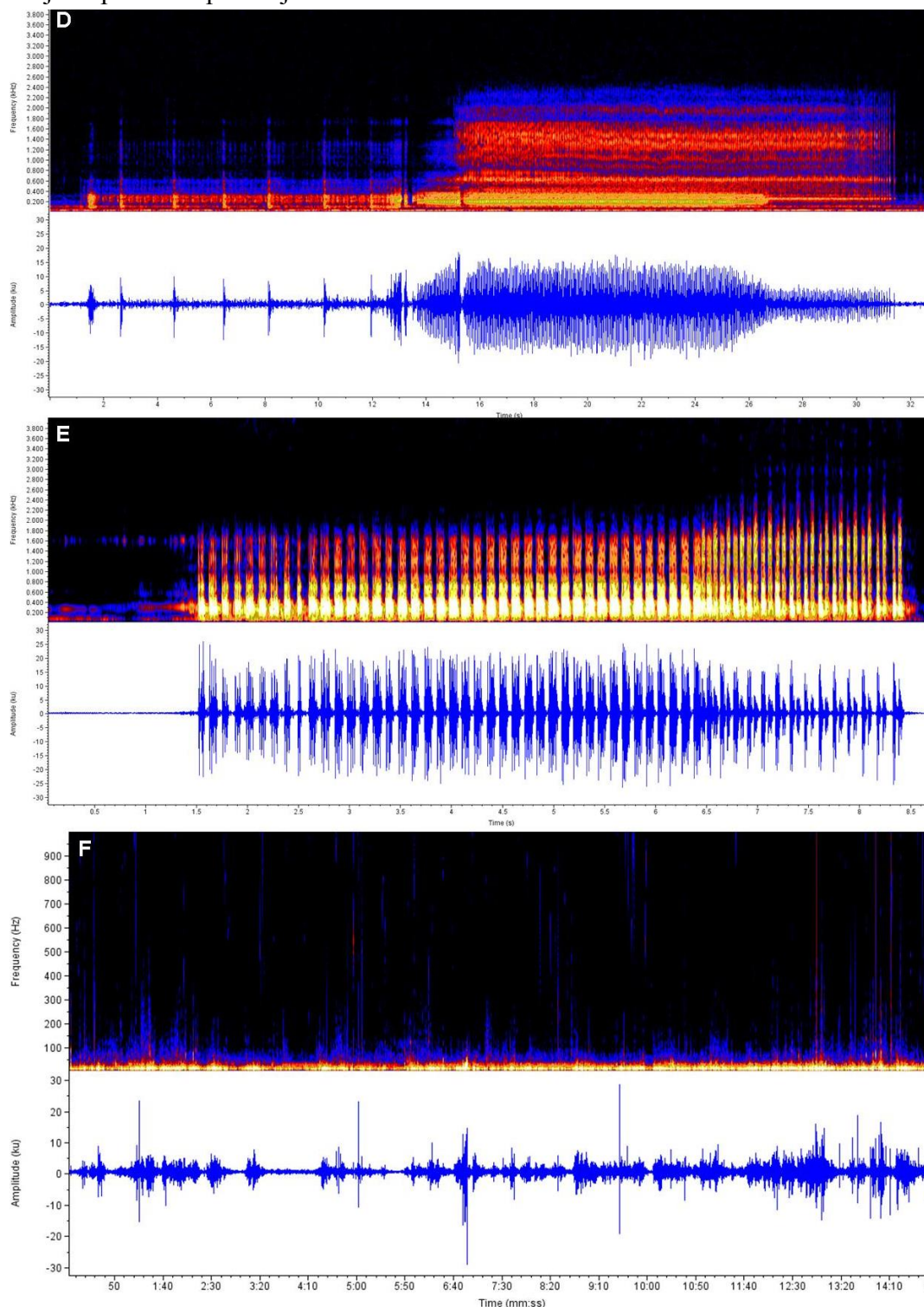
Slika 8: Snemanje abiotičnih okoljskih šumov na navadni koprivi (*Urtica dioica*) 2. 7. 2013 v okolici NIB-a v Ljubljani. Foto: M. Zorović

V vseh poskusnih tretmajih smo beležili sledeče vedenjske parametre samcev: število samcev, ki so se oglašali, latenco oglašanja (čas od pričetka poskusa do prvega oddanega pozivnega napeva), dolžino oddanih pozivnih napevov, število samcev, ki so iskali samico (kot iskalno vednje smo upoštevali, če je samcev zapustil vrh detelje in se premikal med oddajanjem posameznih ponavljajočih se elementov v pozivnem napevu), število samcev, ki so našli živo samico ter čas iskanja (čas od pričetka petja do lokalizacije samice).



Se nadaljuje

Nadaljevanje Slike 9: Spektrogrami (zgoraj) in oscilogrami (spodaj) vibracijskih signalov, ki smo jih v poskusih predvajali kot šum



Slika 9: Spektrogrami (zgoraj) in oscilogrami (spodaj) vibracijskih signalov, ki smo jih v poskusih predvajali kot šum. A- šum *A. 'Dragonja'*, B- šum *A. bicincta*, C- šum *A. diminuta*, D- šum *A. makarovi*, E- šum *G. ventralis*, F- abiotski šum.

2.2.2.1 Analize

V analizi števila samcev, ki so peli in iskali, smo vključili vse testirane samce. V analize števila, ki so našli živo samico, smo vključili tako vse testirane samce, kot tudi samo samce ki so oddajali pozivne napeve. V analizo latence oglašanja smo zajeli le samce, ki so peli. V analize časa iskanja in petja ter v analizo deleža petja med iskanjem smo vključili le samce, ki so našli živo samico. Število samcev, vključenih v posamezne analize, je prikazano na vsakem grafu. V čas petja smo za posamezen pozivni napev vključili čas od začetka pozivnega napeva (element DrE0) do konca zadnjega čirika v zaporedju ponavljajočih se elementov (Dre1) (slika 4). Odšteli smo vse premore, ki so bili daljši od 2,5 s.

Vrednosti parametrov, pridobljenih v različnih poskusnih tretmajih, smo primerjali z vrednostmi v kontrolnem tretmaju, ko samcu in samici nismo predvajali šuma, z Wilcoxonovim testom predpisanih rangov ter P vrednost popravili z Bonferronijevo korekcijo in za značilne označili razlike, kjer je bil $P < 0.05$. Z enostranskim Fisherjevim testom smo primerjali število samcev, ki so oddajali pozivni napev, število samcev, ki iskali samico ter število samcev, ki so našli živo samico. Za primerjavo aktivnosti znotraj posameznega tretmaja smo uporabili test proporcev.

Vse analize smo opravili s programom R studio, verzija 0.99.451.

2.3 TERENSKO SNEMANJE

2.3.1 Vibracijska zvočna krajina travnika

V naravi smo posneli biotsko vibracijsko krajino travnika. Snemanje je potekalo 50 m severno-vzhodno od hiše Dol pri Borovnici 28f (Borovnica, osrednja Slovenija). Lokacijo snemanja smo izbrali glede na prisotnost škržatkov iz rodu *Aphrodes*. Prisotnost škržatkov smo potrdili z vzorčenjem travnika s kečerjem 2 dni pred prvim snemalnim dnevom. Na travniku raste nekaj manjših sadnih dreves. Na zahodni strani leži njiva, na vzhodni pa močviren barjanski travnik. Del travnika, kjer smo snemali, je košen večkrat letno, zato višina vegetacije ni presegala 30 cm (slika 10). V senco drevesa smo postavili laserski vibrometer (PDV 100, Polytech, Nemčija) in njegov žarek usmerili v folijo, ki smo jo predhodno namestili na steblo rastline. Odbojno folijo smo oba dneva pritrdili na steblo črne detelje (*Trifolium pratense*). Laser je bil nameščen senci drevesa in od mesta zajemanj signala oddaljen 1,2 m (slika 10). Tekom snemanja sem se laserju približeval samo s strani, kjer ni potekalo snemanje. Vibrometer smo priklopili na zvočno kartico (Sound Blaster SBX, SB1095), le to pa povezali s prenosnim računalnikom. Registrirane signale smo beležili s programsko opremo Raven Pro 1.4 (Cornell Lab of Ornithology) s hitrostjo 48000 vzorcev/sek ter podatke avtomatično sproti shranjevali vsakih 30 minut. Signal z

rastline smo beležili več zaporednih ur skupaj. Zaradi dolgotrajnosti snemanja smo na snemalno mesto s pomočjo električnega kabla pripeljali vir napajanja elektronske opreme. Snemanja smo ponovili v dveh zaporednih dneh (17. 7. 2014 in 18. 7. 2014). Prvi dan od 12:45 do 16:45, drugi dan pa od 7:45 do 14:45. Vsak dan je snemanje potekalo na istem področju travnika, vendar vibracijskih signalov nismo zajemali z iste rastline.



Slika 10: Postavitev med terenskim snemanjem vibracijske slike travnika.

2.3.1.1 Analize

Ker je bilo razmerje signal-šum nizko, so bili vibracijski signali namenjeni sporazumevanju v večini primerov popolnoma skriti v okoljskem šumu (slika 20). Že v času snemanja smo sproti beležili pojavljanje naključnih vibracijskih, npr. ali so v bližino mesta registracije priletele žuželke (npr. čebele, čmrlji, muhe), saj utripanje s krili povzroča vibracijske signale z visoko amplitudo (osebna opažanja). Ker vibracijskih signalov nismo mogli zaznati na oscilogramu (sprememba amplitude v času), smo za pregled posnetkov uporabili spektrogram (sprememba frekvence v času). Spektrograme posnetkov smo pregledovali s programom Raven 1.4. Ker ta računalniški program zahteva veliko delovnega spomina, smo kot enoto obdelovali 15 minutne časovne intervale. Za analizo smo uporabljali enostavno opisno statistiko.

Ker javno dostopna zvočna knjižnica vibracijskih signalov ne obstaja, smo nam nepoznane registrirane vibracijske signale, ki smo jih prepoznali kot signale namenjene sporazumevanju, označevali s črkami. Dele posnetkov, v katerih so se nahajali izbrani vibracijski signali, smo očistili s pasovnim filtrom, ki je zajemal le frekvenčno območje, ki so ga obsegali ti signali.

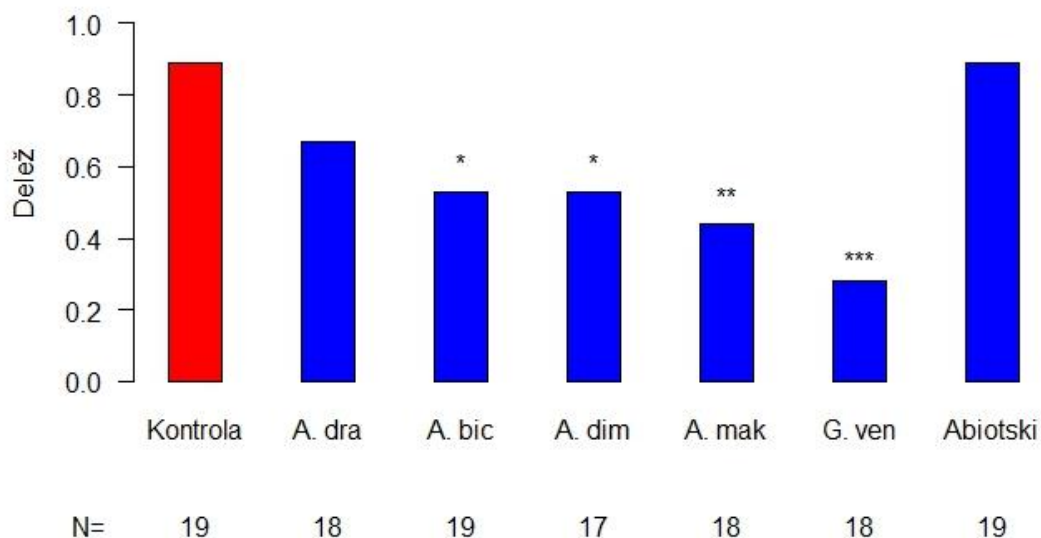
3 REZULTATI

3.1 VPLIV ŠUMA NA SPOLNO VEDENJE SAMCEV

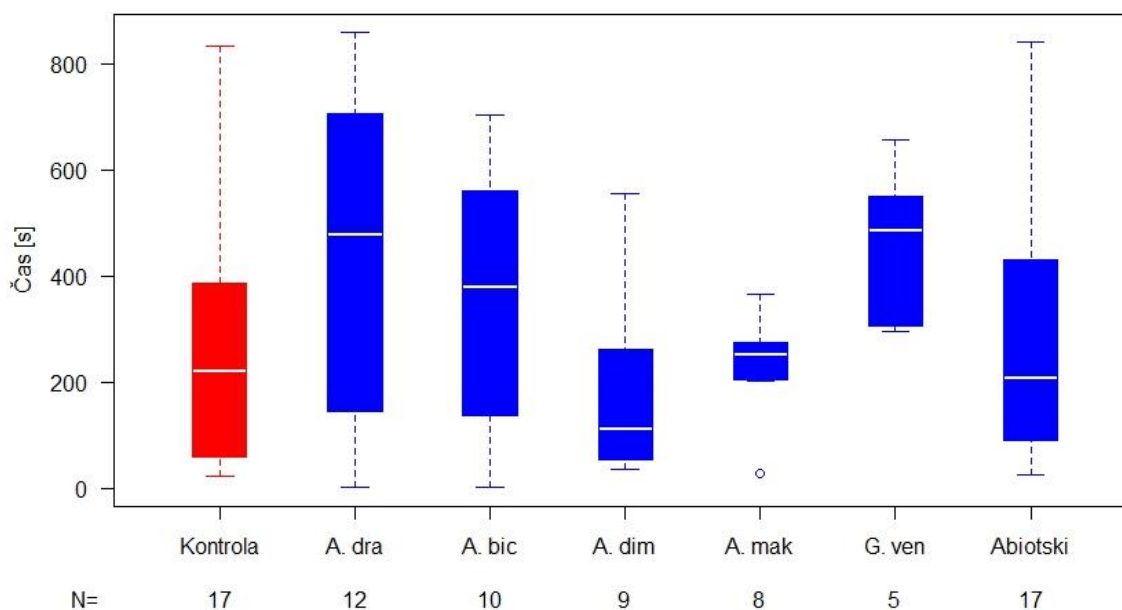
V vseh tretmajih so samci oddajali le pozivne napeve. V primerjavi s kontrolnim tretmajem, v katerem paru škržatkov tipa *A. 'Dragonja'* nismo predvajali šuma, je bilo ob predvajanju šuma število samcev, ki so oddajali pozivne napeve, statistično značilno nižje (preglednica 5, slika 11). Le ko smo samcem predvajali duet iste vrste in abiotski šum, se število pojočih samcev ni razlikovalo od kontrole. Najnižjo aktivnost smo zabeležili ob predvajanju napeva vrste *G. ventralis*. Latenca oglašanja je bila zelo variabilna in se med tretmaji ni statistično značilno razlikovala (slika 12).

Preglednica 5: Primerjava aktivnost samcev tipa *A. 'Dragonja'* v prisotnosti šuma v primerjavi s kontrolnim poskusom. Prikazane so P vrednosti v primerjavi s kontrolno skupino (enostranski Fisherjev test). Vrednosti, ki se statistično značilno razlikujejo od kontrole, so prikazane v poševnem tisku. N –število samcev vključenih v analizo.

	Šum					
	A. dra	A. bic	A. mak	A. dim	G. ven	Abiotski
Samci, ki so pel	0,125	0,013	0,005	0,025	0,0002	1
Kontrola N = 19	N = 18	N = 19	N = 18	N = 17	N = 18	N = 19
Samci, ki so iskali	0,029	0,005	0,005	0,002	0,0002	1
Kontrola N = 19	N = 18	N = 19	N = 18	N = 17	N = 18	N = 19
Samci, ki so našli samico	0,005	0,002	0,0006	0,0006	0,00005	0,405
Kontrola N = 19	N = 18	N = 19	N = 18	N = 17	N = 18	N = 19
Samci, ki so peli in našli samico	0,130	0,535	1	0,104	0,411	0,601
Kontrola N = 17	N = 12	N = 10	N = 8	N = 9	N = 5	N = 17

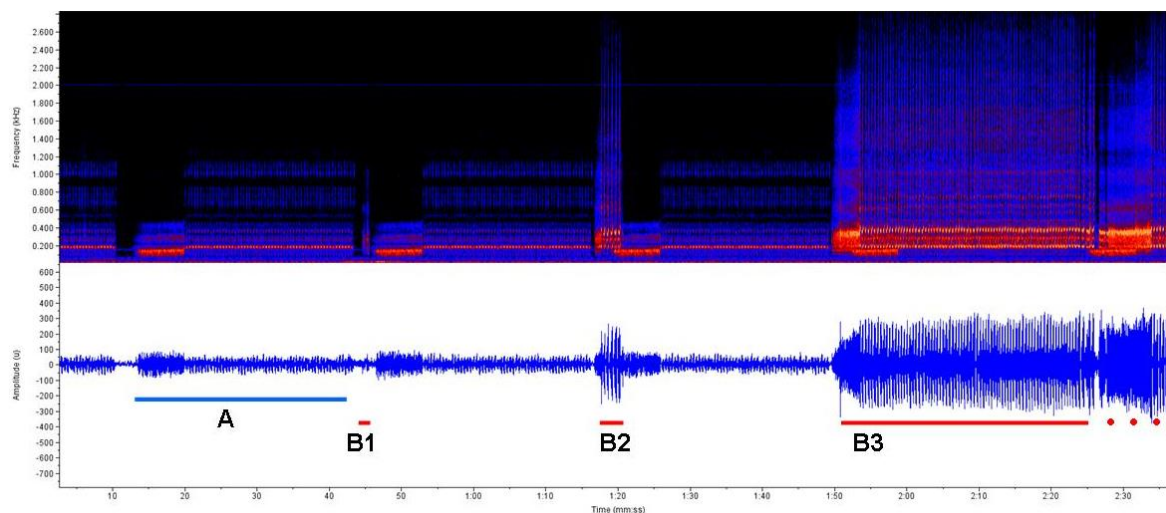


Slika 11: Delež samcev tipa *A. 'Dragonja'*, ki so oddajali pozivne napeve. Zvezdice označujejo statistično značilne razlike med kontrolo (brez šuma) in tretmaji v katerih smo predvajali šum. Enostranski Fisherjev test, * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$. N = število samcev vključenih v analizo.



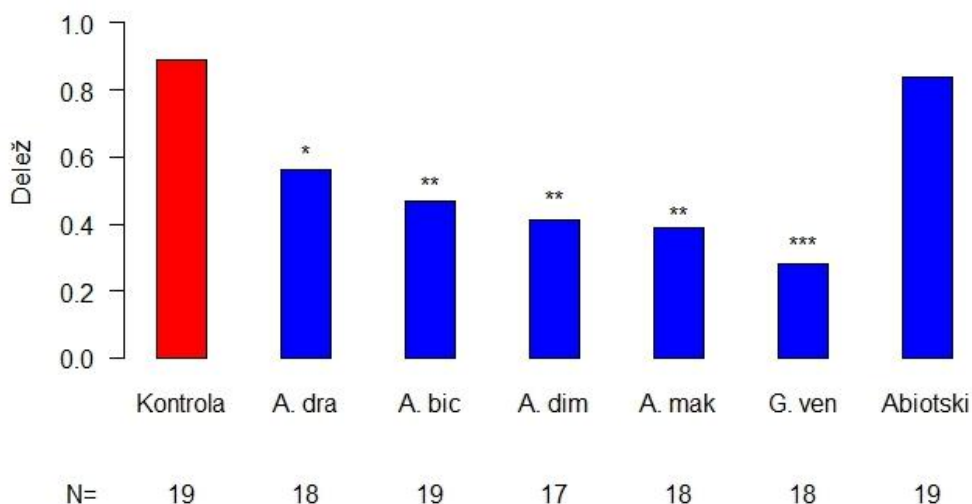
Slika 12: Latenca oglašanja samcev tipa *A. 'Dragonja'*. Okvir z ročaji prikazuje mediano (bela črta), 25-75% interkvartilni razpon (škatla), najnižjo in najvišjo vrednost znotraj 1,5 interkvartilnega razpona (ročaji) in osamelec (krog). Med posameznimi tretmaji ni statistično značilnih razlik. N = število samcev vključenih v analizo.

Samci so pogosto začeli z oglašanjem med premorom v predvajanju šuma (slika 13). Šum je oddajanje prekinil in samci so ponovno pričeli z oddajanjem pozivnega napeva v naslednjem premoru. Po nekajkratnih poskusih z začetkom petja v premoru, so samci nadaljevali z oglašanjem kljub šumu.



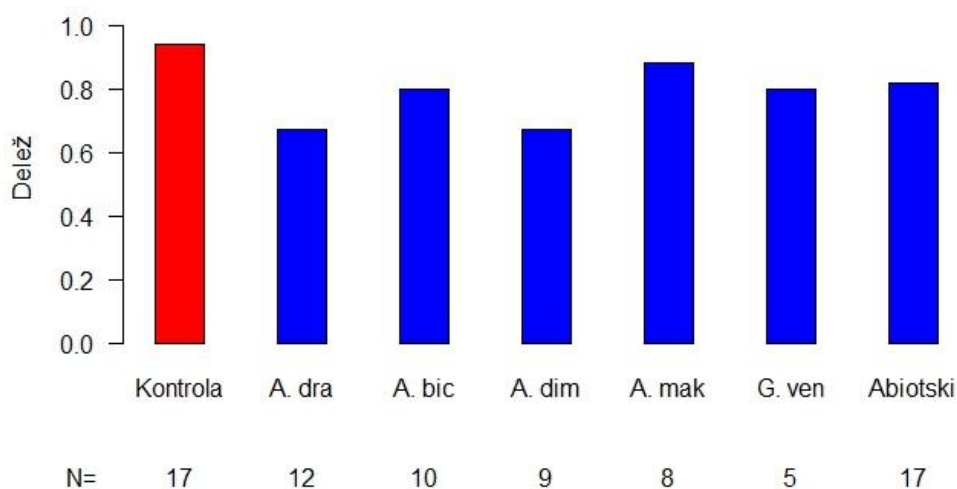
Slika 13: Zgoraj spektrogram, spodaj oscilogram izseka vibracijskega zapisa iz poskusa, kjer je bil par tipa A. *'Dragonja'* izpostavljen šumu (duet iste vrste). A- ena enota šuma, ki smo jo predvajali v zanki s premorom 2.1 s. B1- prvi signal živega samca, ki je umeščen v tišino. B2- drugi poskus petja, ki se prav tako pojavi v premoru, B3 – tretji poskus oddajanja pozivnega napeva, ki se nadaljuje tudi, ko se pojavi šum.

Tako kot v kontrolnem tretmaju, so tudi v ostalih tretmajih začeli z iskanjem samice le samci, ki so pred tem oddajali pozivni napev in vzpostavili duet s samico. Število samcev, ki so iskali samico, je bilo v vseh tretmajih razen ob predvajanju abiotskega šuma statistično značilno nižje kot v kontrolnem tretmaju (preglednica 5, slika 14). Najmanjšo značilno razliko smo zabeležili ob predvajanju dueta *A. 'Dragonja'*, najvišjo pa ob predvajanju dueta vrste *G. ventralis*.



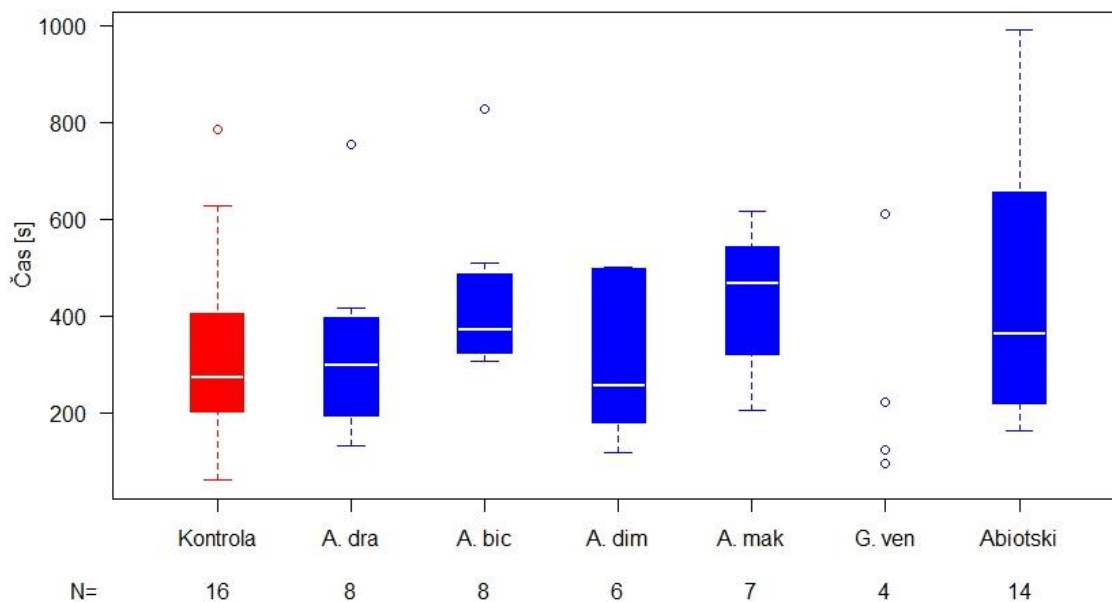
Slika 14: Delež samcev tipa *A. 'Dragonja'*, ki so iskali samico. Zvezdice označujejo statistično značilne razlike med kontrolo (brez šuma) in tretmaji v prisotnosti šuma. Enostranski Fisherjev test, * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$. N = število samcev vključenih v analizo.

Ob upoštevanju zgolj samcev, ki so oddajali pozivne napeve, se v primerjavi s kontrolo, število samcev, ki so našli živo samico, ob predvajanju šuma ni statistično značilno razlikovalo (preglednica 5, slika 15).



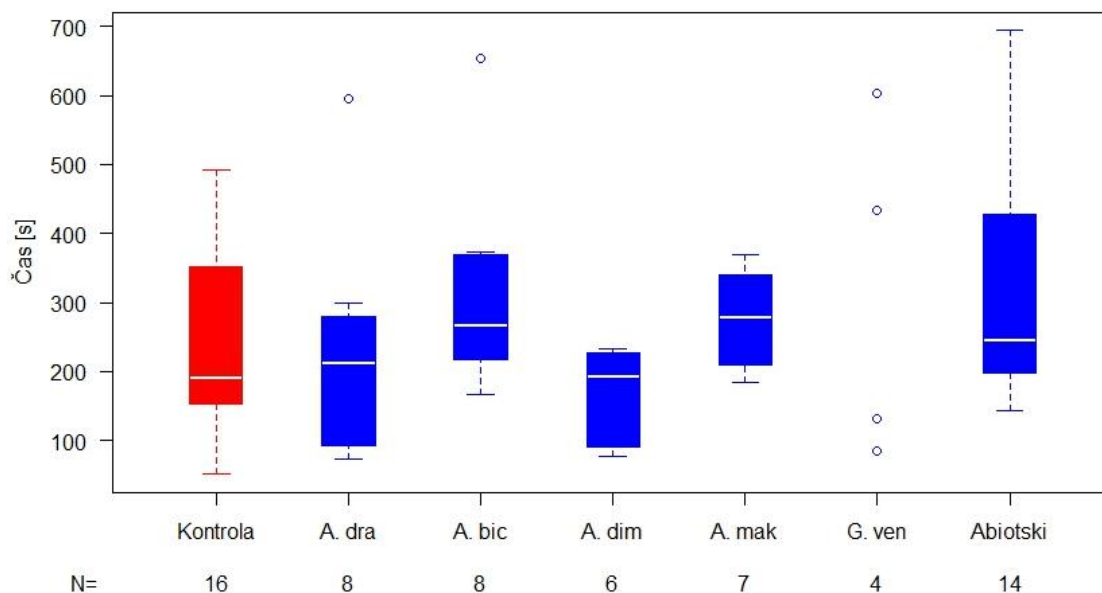
Slika 15: Delež pojočih samcev tipa *A. 'Dragonja'*, ki so našli samico. Med posameznimi tretmaji in kontrolo (brez šuma) ni statistično značilnih razlik. N = število samcev vključenih v analizo.

Čas, ki so ga samci potrebovali za to, da so našli samice, je bil zelo variabilen (slika 16). Najhitrejši samci so samico našli prej kot v 100 s, najpočasnejši pa so potrebovali več kot 1000 s. Med tretmaji ni bilo statistično značilni razlik v času iskanja, po vsej verjetnosti tako zaradi visoke variabilnosti, kot zaradi relativno nizkega števila samcev, ki so našli samico.

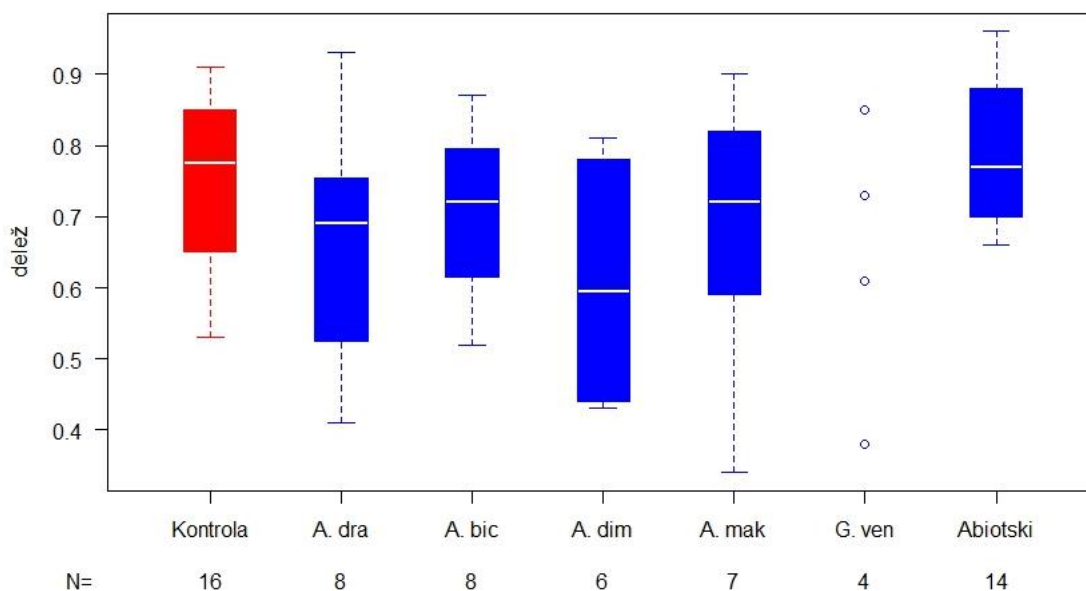


Slika 16: Čas, ki so ga samci tipa *A. 'Dragonja'* potrebovali, da so našli samico. Okvir z ročaji prikazuje mediano (bela črta), 25-75 % interkvartilni razpon (škatla), najnižjo in najvišjo vrednost znotraj 1,5 interkvartilnega razpona (ročaji) in osamelce (krogi). V primeru, ko je bil $N < 5$, so prikazani surovi podatki. Med posameznimi tretmaji ni statistično značilnih razlik.

Tudi trajanje petja med iskanjem (slika 17) ter delež petja med iskanjem (slika 18) se med tretmaji nista statistično značilno razlikovala. V vseh tretmajih so v povprečju samci med iskanjem velik delež časa (60-80 %) porabili za oddajanje pozivnih napevov.

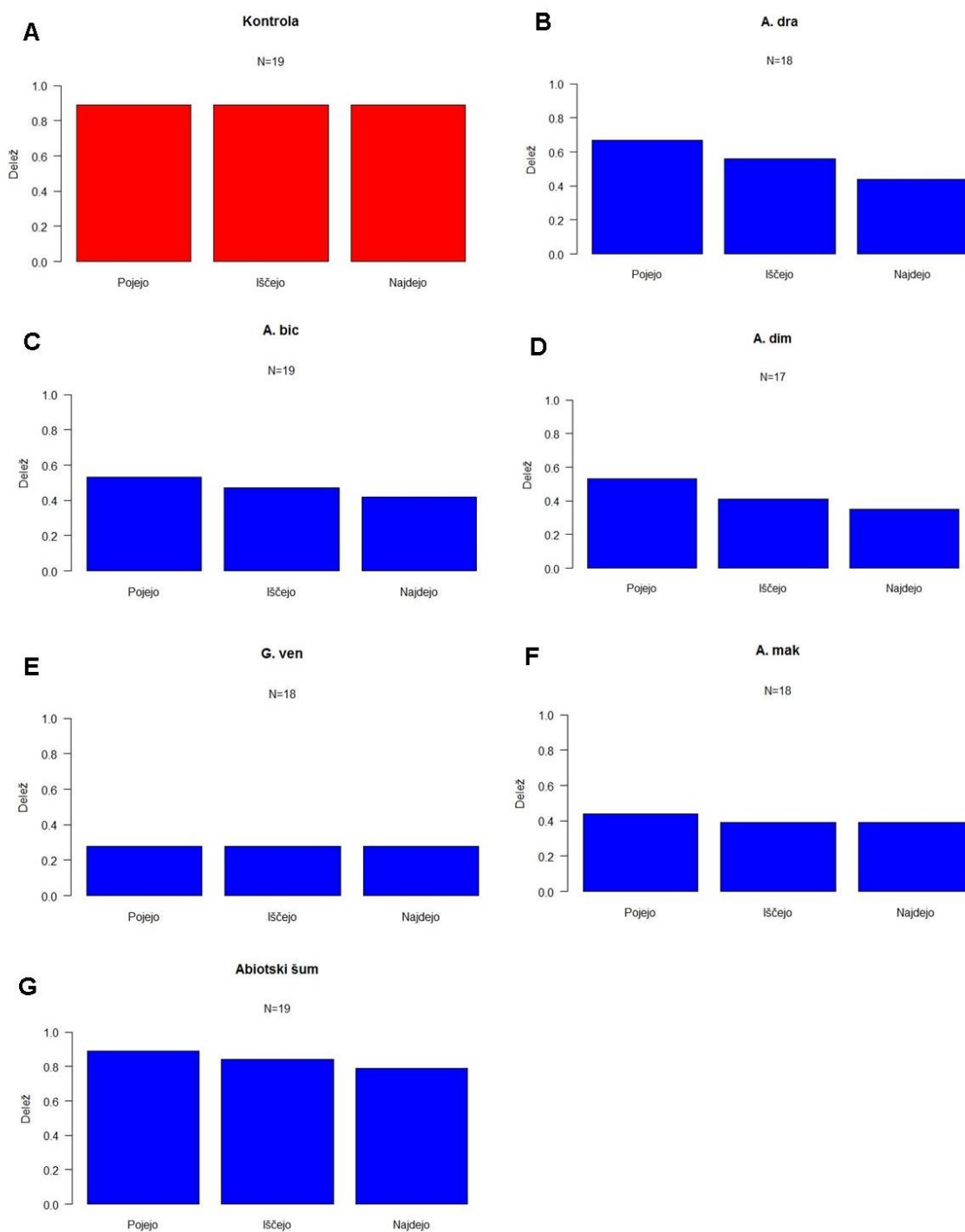


Slika 17: Skupni čas petja samcev tipa *A. 'Dragonja'* med iskanjem žive. Okvir z ročaji prikazuje mediano (bela črta), 25-75 % interkvartilni razpon (škatla), najnižjo in najvišjo vrednost znotraj 1,5 interkvartilnega razpona (ročaji) in osamelce (krogi). V primeru, ko je bil $N < 5$, so prikazani surovi podatki. Med posameznimi tretmaji ni statistično značilnih razlik.



Slika 18: Delež petja samcev tipa *A. 'Dragonja'* med iskanjem žive samice. Okvir z ročaji prikazuje mediano (bela črta), 25-75 % interkvartilni razpon (škatla), najnižjo in najvišjo vrednost znotraj 1,5 interkvartilnega razpona (ročaji). V primeru, ko je bil $N < 5$, so prikazani surovi podatki. Med posameznimi tretmaji ni statistično značilnih razlik.

Vzeti skupaj rezultati kažejo, da se na nivoju aktivnosti samcev vpliv šuma kaže predvsem na deležu pojočih in iščočih samcev in manj v sposobnosti lokalizacije samice v prisotnosti šuma (slika 19). Znotraj posameznega tretmaja ni statistično značilnih razlik med številom samcev, ki so oglašali, iskali in našli samico. Čeprav smo iz posnetkov lahko ugotovili, da so v vseh primerih, ko so se živi samci oglašali, samice le-tem tudi odgovarjale, v naših poskusih nismo mogli določiti, kakšno je bilo razmerje med oddanimi pulzi v pozivnem napevu in odgovori žive samice. Samice tipa A. '*Dragonja*' odgovarjajo samcem s kratkimi odzivnimi napevi (100-140 ms) v intervalu med čirikom in pulzem v pozivnem napevu (Derlink, 2014) in vibracijski signali samice so bili pogosto prekriti s šumom ter tudi naključnimi vibracijskimi signali, ki nastanejo ob premikanjem samca po rastlini, ko le-ta išče samico.

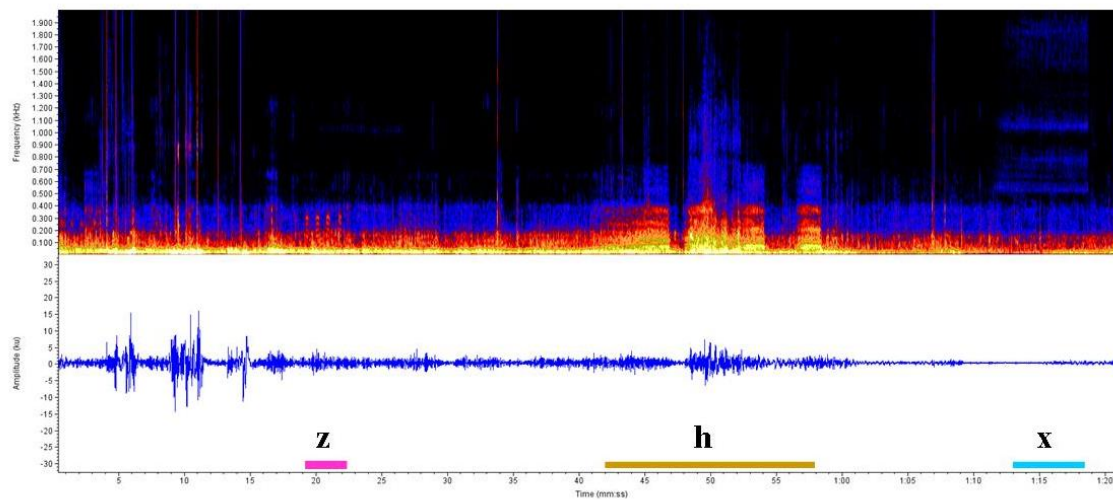


Slika 19: Prikaz aktivnosti samcev tipa *A. 'Dragonja'* (petje, iskalno vedenje, uspešnosti lokaliziranja samice) v posameznih tretmajih. Med posameznimi aktivnostmi v določenemu tretmaju ni statistično značilnih razlik.

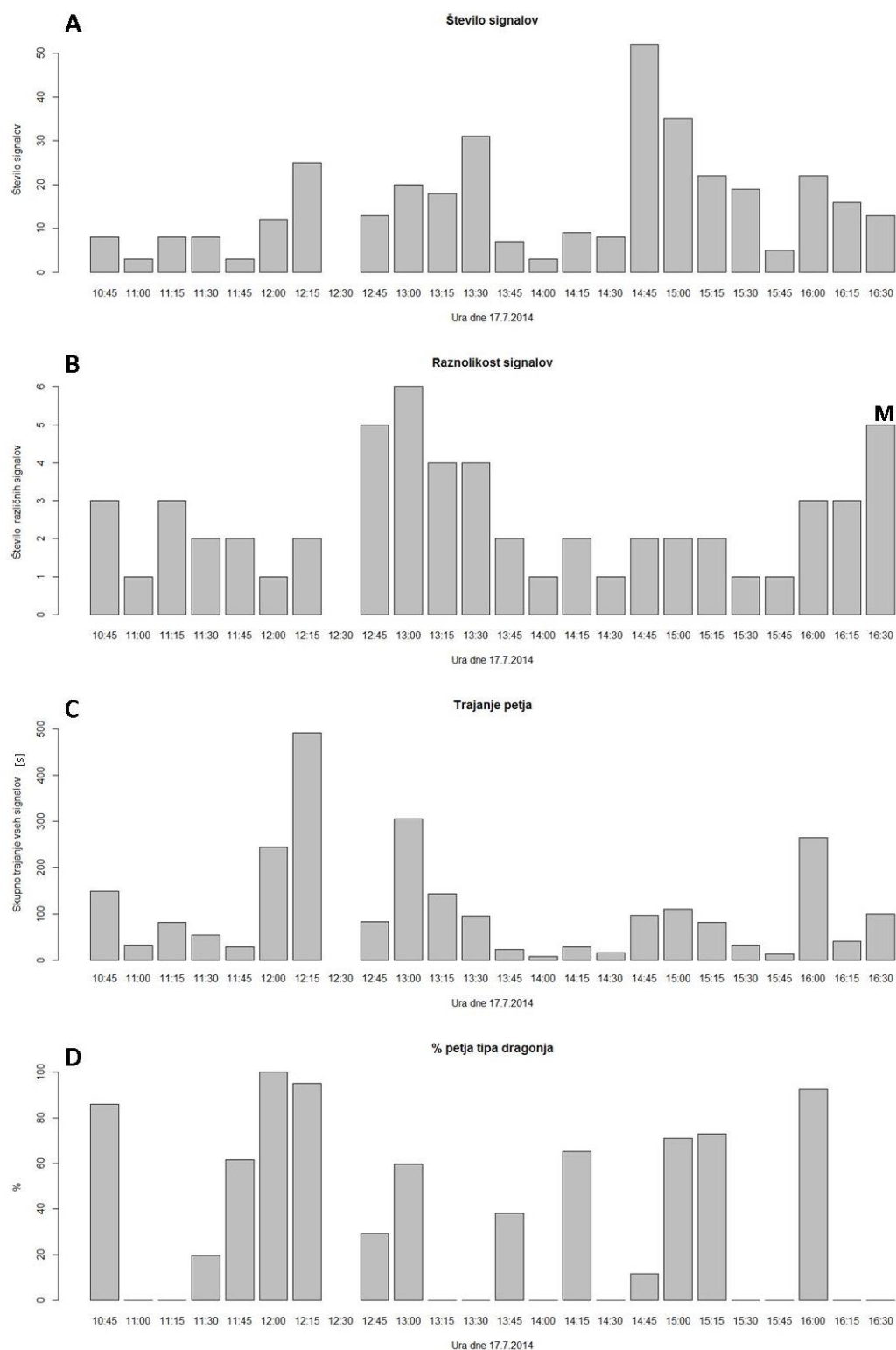
3.2 VIBRACIJSKA ZVOČNA KRAJINA TRAVNIKA

Nivo okoljskega šuma v naravnem okolju je bil visok (slika 20). Najvišje intenzitete okoljskega šuma smo zabeležili pri frekvencah nižjih od 50 Hz in večina registriranega okoljskega šuma v vibracijskem kanalu se je nahajala frekvenčnem območju do 500 Hz. Tekom dvodnevnega snemanja vibracijskih signalov smo na rastlini zabeležili 18 različnih signalov, ki smo jih lahko povezali z vibracijskimi signali namenjenimi sporazumevanju. Prvi dan smo zabeležili 11 različnih, drugi snemalni dan pa 14 različnih signalov. Sedem signalov smo registrirali v obeh dneh, od tega sta dva pripadala škržatkom iz rodu *Aphrodes*. Z gotovostjo lahko potrdimo le prisotnost vrste *A. makarovi* in tipa *A. 'Dragonja'*, medtem ko so nam signali drugih vrst nepoznani. Prav tako iz vibracijske slike ne moremo razbrati števila prisotnih osebkov iste vrste.

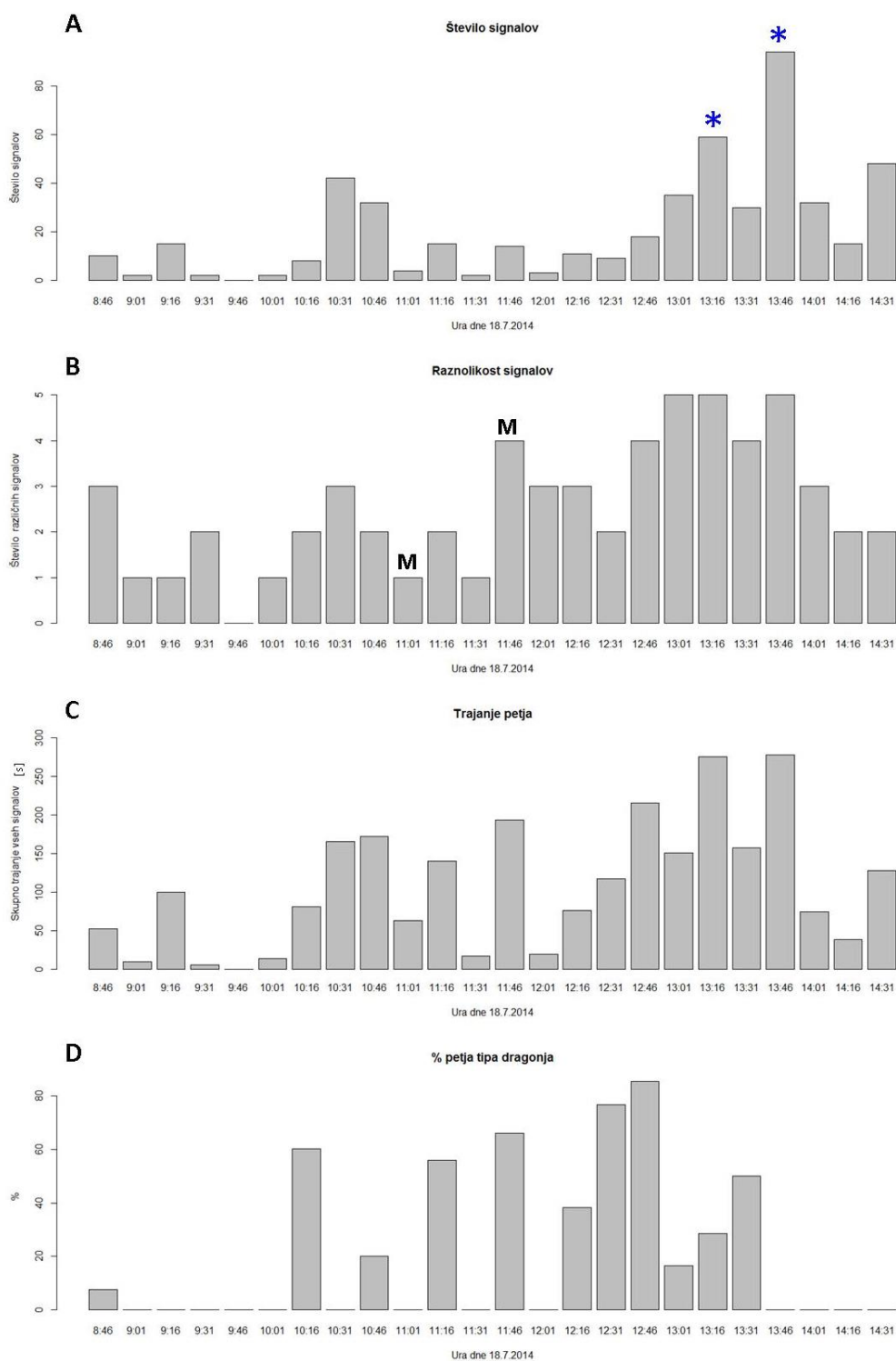
Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov kaže, da sta tako število kot tudi raznolikost registriranih signalov večja v opoldanskem in popoldanskem času (sliki 21, 22). V 15 minutnem časovnem intervalu smo v povprečju zabeležili največ 94, najmanj 0, signalov (mediana = 12,5). Največji skupni čas oglašanja v takem intervalu je znašal 492 s, najmanjši pa 0 s (mediana = 81 s). V enem 15 minutnem intervalu smo zabeležili največ 6 različnih signalov (mediana = 2). Prvi dan smo ponetke razdelili na 24 intervalov (po 15 min), drugi dan pa v 28 intervalov (po 15 min). Medtem ko smo pozivni napev vrste *A. makarovi* registrirali le v treh časovnih intervalih, smo pozivni napev samcev tipa *A. 'Dragonja'* registrirali v polovici snemalnih intervalov. Napeve vrste *A. makarovi* in tipa *A. 'Dragonja'* smo zabeležili tudi v istem intervalu. Aktivnost samcev tipa *A. 'Dragonja'* je bila visoka in v intervalu v katerem so se oglašali, delež njihovih pozivnih napevov predstavlja večino oglašanja v tem obdobju (sliki 21D, 22D).



Slika 20: Nefiltriran 80 sekundni odsek terenskega posnetka. Na posnetku so prisotni signali z, h in x. Signalov ni mogoče videti na oscilogramih (spodaj), vendar jih je mogoče prepoznati na spektrogramih (zgoraj).

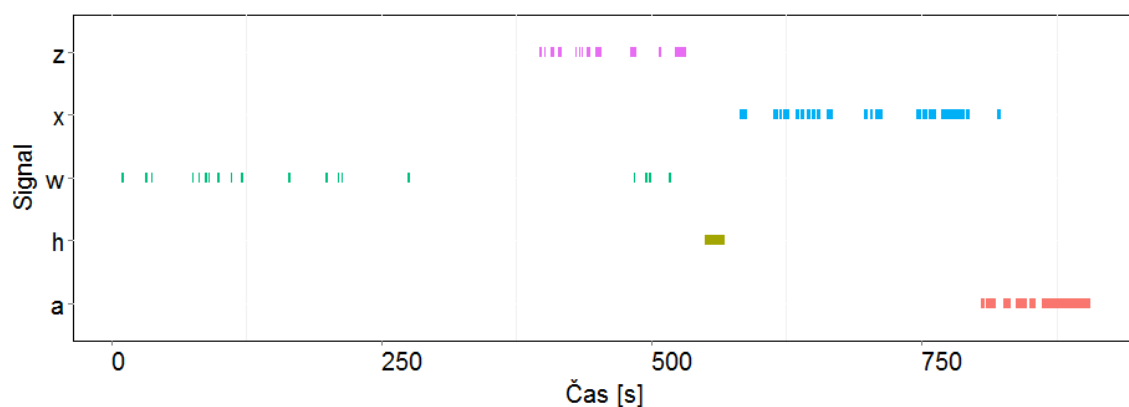


Slika 21: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov na travniku dne 17. 7. 2014. Stolpci predstavljajo 15 minutne intervale. A - skupno število registriranih signalov, B – število različnih signalov, C – skupna dolžina registriranih signalov, D – delež pozivnih napevov tipa A. 'Dragonja' v skupni dolžini oglašanja. M označuje interval, kjer smo zabeležili signal vrste A. *makarovi*. Za interval med 12:30 in 12:45 nimamo podatkov zaradi tehničnih težav med snemanjem.

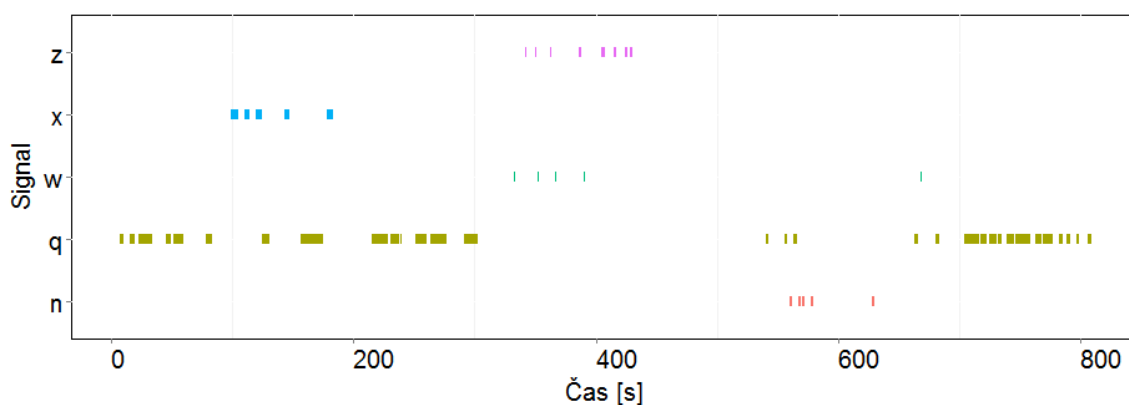


Slika 22: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov na travniku dne 18. 7. 2014. Stolpci predstavljajo 15 minutne intervale. A - skupno število registriranih signalov, B – število različnih signalov, C – skupna dolžina registriranih signalov, D – delež pozivnih napevov tipa A. 'Dragonja' v skupni dolžini oglašanja. M označuje intervala, kjer smo zabeležili signal vrste A. *makarovi*. S snemanjem smo pričeli ob 7:46, vendar do 8:46 nismo posneli nobenega vibracijskega signala. * - označujeta intervala, ki sta podrobneje predstavljena v slikah 23 in 24.

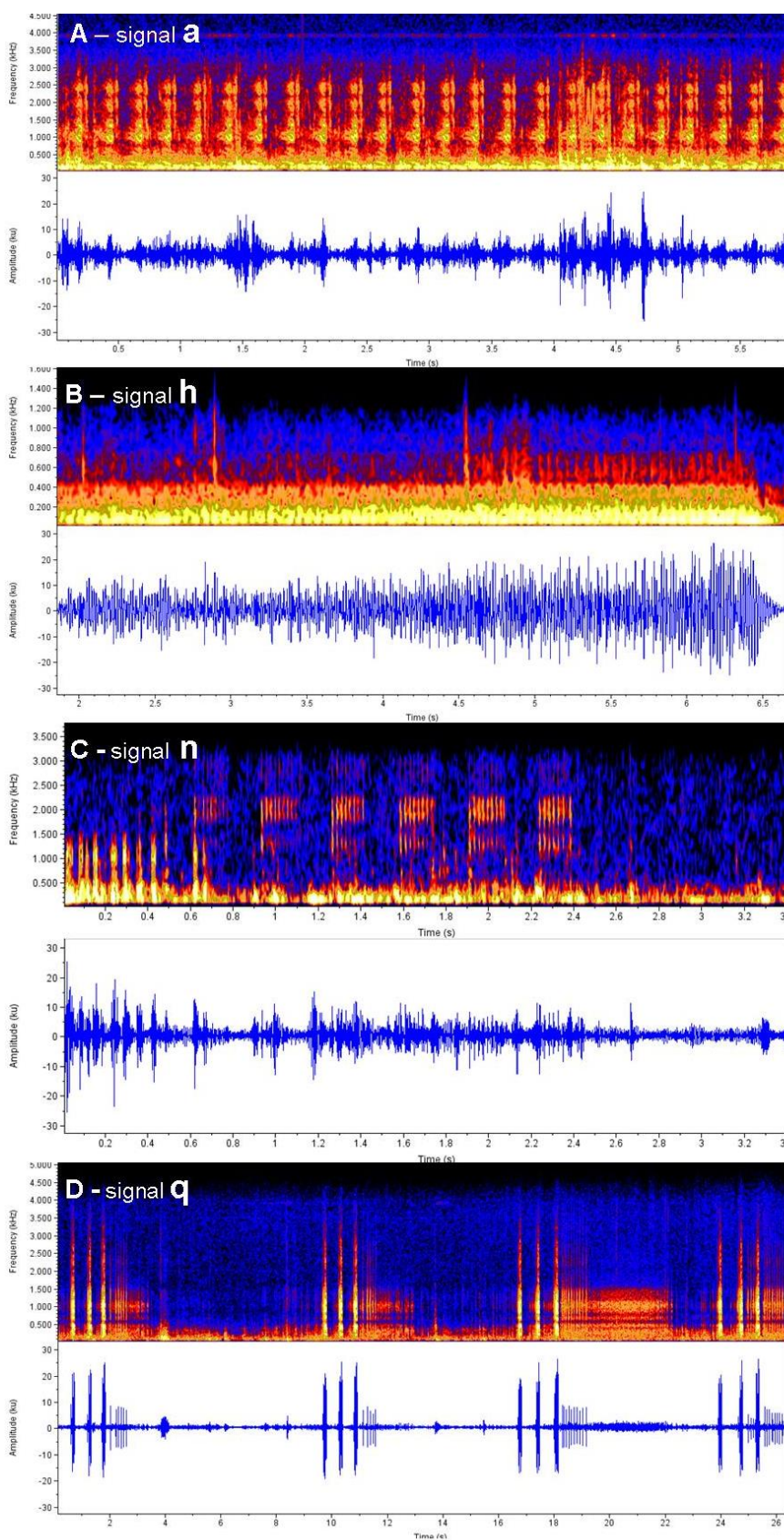
V dveh 15 minutnih intervalih z dne 18. 7. 2014, v katerih je bila velika pestrost oglašanja (oz. se je v vsakem intervalu oglašalo pet različnih vrst), smo opravili natančnejšo analizo razporeditve signalov v tem časovnem oknu (slike 23, 24, 25). Med intervaloma je bilo 15 minut razlike in skupno se je v njima oglašalo sedem vrst in od teh so se trije tipi signalov pojavljali v obeh časovnih oknih. V enem od intervalov smo zabeležili tudi pozivne napeve tipa A. '*Dragonja*' (sliki 23, 25) Rezultati kažejo, da se signali različnih vrst ne prekrivajo, temveč se izmenjujejo.



Slika 23: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov na travniku dne 18. 7. 2014. Časovnica obsega 15 minutni interval (13:16-13:31), v katerem se je pojavljalo 5 različnih signalov. Signal označen z a pripada tipu A. '*Dragonja*'.

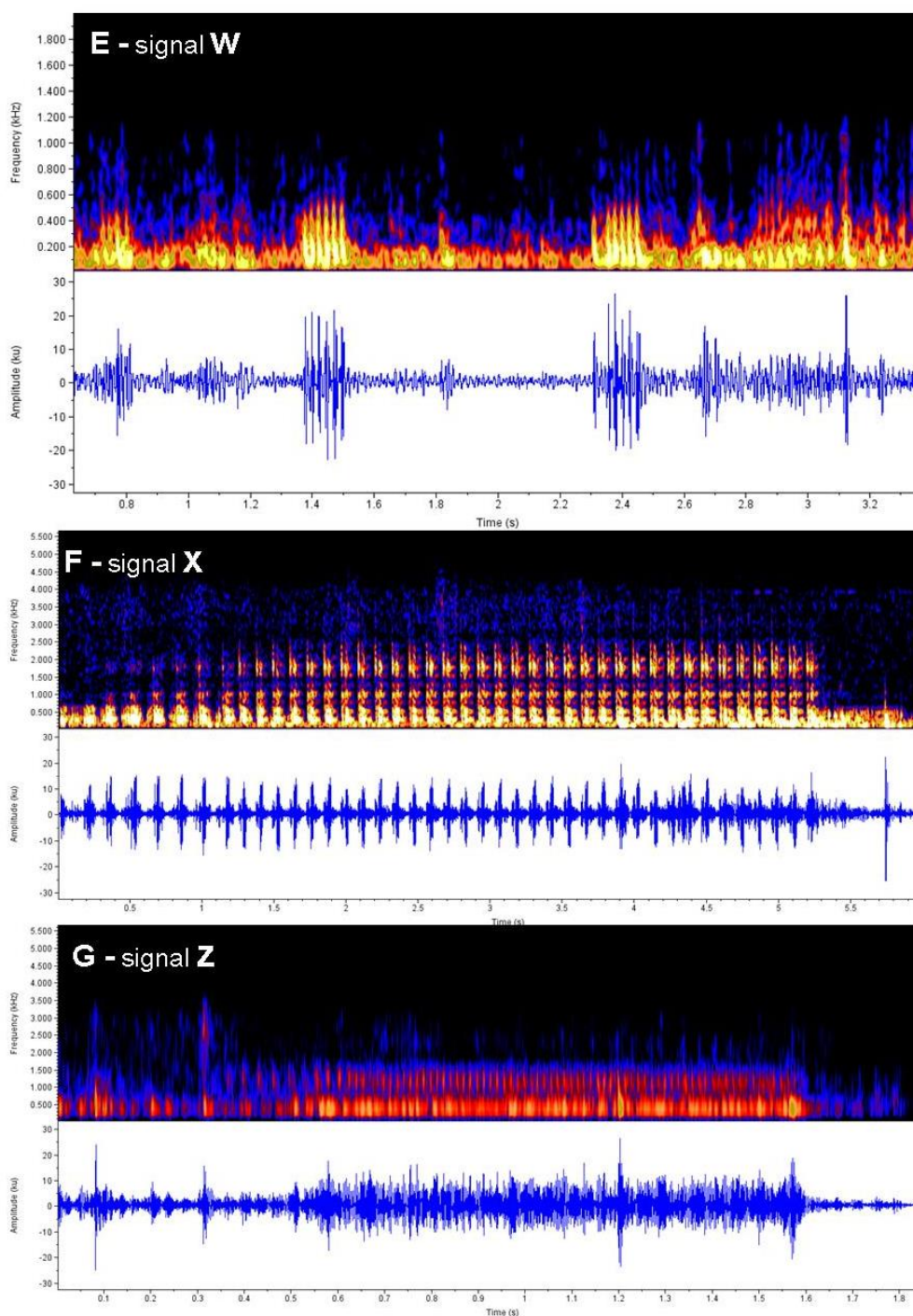


Slika 24: Časovna dinamika pojavljanja vibracijskih signalov na travniku dne 18. 7. 2014. Časovnica obsega 15 minutni interval (13:46-14:01), v katerem se je pojavljalo 5 različnih signalov.



Se nadaljuje

Nadaljevanje slike 25: Vibracijski signali registrirani na travniku.



Slika 25: Vibracijski signali registrirani na travniku in katerih časovna dinamika pojavljanja je prikazana na slikah 23 in 24. Spektrogrami (zgoraj) in oscilogrami (spodaj). A – pozivni napev tipa *A. 'Dragonja'*. Signali prikazani v B-G pripadajo nepoznanim vrstam. Pasovni filtri, ki smo jih uporabili pri prikazanih signalih: A, D, F: 100-3000 Hz; B, E: 50-1000 Hz; C: 100-4000 Hz; D: 50-4000 Hz; G: 300-3000 Hz.

Frekvenčna struktura teh sedmih registriranih vibracijskih signalov kaže, da se tako dominantne frekvence, kot frekvenčni obseg signalov v večini primerov prekrivajo (slika 25, preglednica 6). Izjema je signal h, ki ima izjemno nizko dominantno frekvenco in katerega frekvenčni pas se razteza le do 1000 Hz. Glede na frekvenčni obseg mu je podoben signal w, le da je njegova dominantna frekvenca višja. Tako kot pozivni napev tipa A. '*Dragonja*' (signal a), imajo tudi signali n, q, x in z širokopasovne frekvenčne karakteristike. Dominantne frekvence teh petih signalov se nahajajo v frekvenčnem pasu pod 500 Hz, hkrati pa so pri njih izraziti tudi posamezni pasovi višjih frekvenc s subdominantnimi vrhovi (preglednica 6). Pri tipu A. '*Dragonja*' ter signalih n, q in z se subdominantni vrh nahaja v območju 950-1110 Hz, medtem ko se pri signalu x ta vrh nahaja višje, okoli 1750 Hz.

Preglednica 6: Frekvenčne karakteristike vibracijskih signalov registriranih na travniku in prikazanih v slikah 23, 24, in 25. Signal a je pozivni napev tipa A. '*Dragonja*'.

Signal	Dominantna frekvenca (Hz)	Frekvenčni pas (Hz)	Subdominantni vrh (Hz)
a	170-320	100-2550	950
h	60	20-1000	-
n	129-193	60-3000	1110
q	450	70-4000	1110
w	140	20-1000	-
x	270	90-3000	1750
z	260-330	200-1500	980

4 RAZPRAVA

4.1 VPLIV ŠUMA NA SPOLNO VEDENJE SAMCEV

Rezultati so pokazali, da ima pri samcih tipa *A. 'Dragonja'* biotski šum negativen vpliv predvsem na proženje petja in iskalnega vedenja in manj na ostale izmerjene parametre spolnega vedenja. Čeprav smo v poskusih lahko zanesljivo določali le samčeve vedenjske parametre, so nam poskusi, v katerih smo uporabili žive pare, omogočili, da lahko ocenimo celovit vpliv šuma na možnost, da samec najde samico, saj v komunikacijskem sistemu, ki temelji na duetu, šum vpliva tako na samca, kot na samico, saj oba oddajata in sprejemata signale partnerja.

Največji vpliv biotskega šuma smo zabeležili ob predvajanju vibracijskega signala vrste *G. ventralis*, medtem ko predvajanje abiotskega šuma ni imelo vpliva na vedenje samcev tipa *A. 'Dragonja'*. Višji vpliv napeva vrste *G. ventralis* je mogoče posledica drugačne strukture napeva, v kateri se amplituda tekom napeva manj spreminja kot med pozivnimi napevi v rodu *Aphrodes*. Opažanje, da so samci pogosto pričeli z oddajanjem v premoru med predvajanjem šuma, se ujema z rezultati snemanja na terenu, kjer so se vibracijski signali izmenjevali. Samci tipa *A. 'Dragonja'* so pokazali tudi visok nivo plastičnosti v njihovem vedenju, saj je kljub skoraj neprekinjenemu predvajanju vibracijskih signalov drugih vrst, razen v primeru napeva vrste *G. ventralis*, 44-53% samcev oddajalo pozivne napeve in večina teh samcev je živo samico tudi našla enako hitro kot v odsotnosti šuma. Ker pozivni napevi živega samca niso prekinili predvajanje dueta, je možno, da so živi samci predvajane signale interpretirali kot oddaljeno sporazumevanje, v katerem drugi samec ni zaznal njihovega pozivnega napeva in so nato te signale ignorirali. Razmerje signal-šum ima pomembno vlogo. Vedenjski odziv samcev stenice vrste *N. viridula* na predvajan vibracijski pozivni napev samice je bil nižji, če je bilo razmerje signal-šum nižje (de Groot in sod., 2010). Odziv samcev, ki so oddajali pozivne napeve in iskali samico tudi v prisotnosti signalov drugih vrst bi lahko pripisali njihovi višji trenutni motivaciji. Samice tipa *A. 'Dragonja'* se ne oglašajo spontano in samci morajo s pozivnim napevom vzbuditi vsak odzivni napev samice. Kljub temu, da nimamo podatka o deležu odgovorov samic, dejstvo, da so bili samci v prisotnosti signalov drugih vrst enako uspešni pri lokalizaciji žive samice, kaže, da se v prisotnosti biotskega šuma odzivnost samic ni znižala na nivo, ki bi preprečeval uspešno komunikacijo med partnerjema. Medtem ko so v poskusih, v katerih so samicam tipa *A. 'Dragonja'* predvajali pozivne napeve samcev, le-te odgovorile na 70-80% dvojic v pozivu (Derlink, 2014), so poskusi z živimi pari pokazali, da samci uspešno najdejo samico tudi v primeru, ko je delež odzivov nižji od 10% (Derlink M., neobjavljeni rezultati). Potrebno je poudariti, da smo v naši poskusih amplitudo predvajanega šuma nastavili glede na amplitudo pozivnih napevov samcev, ki je pri škržatkih praviloma višja kot amplituda odzivnih napevov samice (de Groot in sod., 2012).

To je razvidno tudi iz naših poskusov, v katerih je bil vibracijski odgovor živih samic večinoma povsem skrit v šumu.

Samci tipa *A. 'Dragonja'* v uporabljajo »let/skok-klic-hoja« strategijo, da najdejo rastlino, na kateri se nahaja samica. Težava, s katero se pri tej strategiji srečujejo samci, je zaznavanje odziva samice, saj je prisotnost in pozicija spolno zrele, deviške samice v okolju nepredvidljiva. Za majhne žuželke, ki živijo na rastlinah in se sporazumevajo z vibracijskimi signali, je iskanje partnerja v prisotnosti šuma v okolju zahtevna naloga ne-le zaradi zaznavanja in prepoznavanja signalov, temveč tudi zaradi lokalizacije vira vibracij (Virant-Doberlet in sod., 2006; Legendre in sod., 2012; Polajnar in sod., 2014). Pri ravnokrilcih so za sporazumevanje z zračnim zvokom predpostavili, da predvidljiva časovna usklajenost med pozivnim napevom samca in odzivnim napevom samice omogoča zanesljivo sporazumevanje v okolju z visokim nivojem abiotskega in biotskega šuma (Heller in von Helversen, 1986; Robinson in sod., 1986). Duet škržatkov tipa *A. 'Dragonja'* je kompleksen in po svoji osnovni strukturi podoben duetu pri vrsti *A. bicincta* (Derlink 2014; Derlink in sod., 2014). Tudi pri slednji pozivni napev sestavlja nespecifičen uvodni del, kateremu sledi vrstno-specifičen del sestavljen iz ponavljajočih se dvojic čirikov in pulzov in samica se s kratkimi odgovori oglašča v intervalu med ponavljajočimi se čiriki. Pri tej vrsti so pokazali, da je vrstno-specifična struktura dueta izjemno pomembna pri prepoznavanju in lokalizaciji samice (Derlink in sod., 2014). V duetu tipa *A. 'Dragonja'* se odgovor samice pojavi v predvidljivem časovnem oknu 40-50 ms po zaključeni dvojici (Derlink, 2014) in možno je, da je pozornost samca omejena le na to obdobje.

Rezultati potrjujejo, da so tudi signali lastne vrste vir biotskega šuma, ki negativno vpliva na paritveno vedenje. Medtem ko je pri samcih škržatka *G. nigrifrons* predvajanje pozivnih napevov lastne vrste statistično značilno inhibiralo oddajanje pozivnih napevov (Hunt in Morton, 2001), pri samcih tipa *A. 'Dragonja'* predvajanje dueta ni signifikantno znižalo števila pojočih samcev. Razlog za to je lahko nižja amplituda predvajanih napevov v naših poskusih, saj so samcem vrste *G. nigrifrons* predvajali signale enakih intenzitet, kot so jih oddajali živi samci v poskusu. V nasprotju z našimi pričakovanji samci niso oddajali rivalnih signalov, ko smo jim predvajali duet lastne vrste. Rivalne signale s katerimi samci razdirajo duet tekmeča so opisali pri škržatkih vrst *S. titanus* (Mazzoni in sod., 2009a, b), *Tylopelta gibbera* (Legendre in sod., 2012) in *Ennya chrysur* (Miranda, 2006) ter ozkosorodni vrsti *A. makrovi* (Kuhelj, 2015). Možno je, da samci niso oddajali rivalnih signalov, ker jim je živa samica odgovarjala, medtem ko je v predvajanem duetu 'samica' odgovarjala le 'tekmeču'. Podatka, ali je samica odgovarjala tudi samcu v predvajanem duetu, nimamo.

V nasprotju z našimi predvidevanji se je ob predvajanju dueta iste vrste signifikantno zmanjšalo tudi število samcev, ki so iskali samico. Satelitsko vedenje (tiho približevanje

samici, ki se oglašata v duetu z drugim samcem) so opisali pri škržatku vrste *Scaphoideus titanus* (Mazzoni in sod., 2009a, b) in pri vrsti *A. makarovi* (Kuhelj, 2015) in pri obeh vrstah se je ta alternativna vedenjska taktika izkazala za zelo uspešno. Čeprav smo predvidevali, da bodo samci iskali vir predvajanega dueta ne glede na to ali bodo oddajali pozivne napeve, so iskali le samci, ki so se tudi oglašali. Razlogov za neizraženo satelitsko vedenje pri samcih tipa *A. 'Dragonja'* je lahko več. Nizko amplitudo predvajanega dueta bi samci lahko interpretirali kot oddaljen duet pri katerem iskanje samice zaradi oddaljenosti ni primerna alternativna taktika. Ta razlaga je manj verjetna, saj je bila amplituda predvajanega dueta dovolj visoka, da je le-ta vsaj začasno inhibiral oddajanje pozivnih napevov in tudi odgovori samic v predvajanem duetu so bili na posnetku jasno prepoznavni. Samci bi iz zaznanega dueta mogoče lahko tudi razbrali, da pozivni napev samca in odzivni napev samice prihajata iz istega vira, kar bi ustrezalo situaciji, da je drugi samec že našel samico. Možno je tudi, da struktura dueta in način iskanja samice pri tipu *A. 'Dragonja'* ne omogoča uspešnega izražanja satelitskega vedenja. Pri obeh vrstah škržatkov pri katerih so opisali satelitsko vedenje, se samci med oddajanjem pozivnega napeva ne premikajo in hodijo po rastlini šele, ko se napev konča (Mazzoni in sod., 2009a, b; Kuhelj in sod., 2015; Kuhelj, 2015) in odseki hoje med dvema pozivoma trajajo več sekund. V nasprotju s tem so pri samcih tipa *A. 'Dragonja'* posamezni premiki kratki. Brez natančne analize ni možno razbrati, ali se samci premikajo medtem, ko oddajajo pulz in/ali čirik ali v intervalih med dvojicami v pozivnem napevu. Pri vrsti *A. makarovi* so pokazali, da je natančna časovna usklajenost samca in samice v duetu izjemno pomembna za prepoznavanje in lokalizacijo samice (Kuhelj, 2015). Možno je, da samec tipa *A. 'Dragonja'* ne prepozna odgovora samice, če le-ta ni neposredno povezan z njegovim pozivnim napevom.

Naši rezultati kažejo, da čeprav je verjetnost, da se samec in samica tipa *A. 'Dragonja'* v prisotnosti biotskega šuma najmeta, signifikantno nižja, znižan uspeh ni posledica zmanjšane sposobnosti lokalizacije vira v prisotnosti šuma. Na osnovi naših in drugih do sedaj znanih vedenjskih rezultatov (Polajnar in sod., 2014; Kuhelj, 2015) ne moremo sklepati o nevronalnih procesih, ki so osnova lokalizacije vira. Predvidevamo lahko le, da senzorične nevronalne prilagoditve omogočajo samcem, da ob nizkem razmerju vibracijski signal samice/šum zaznajo odzive samic

Naši rezultati kažejo, da je vpliv abiotskega šuma na sporazumevanje škržatkov tipa *A. 'Dragonja'* zanemarljiv, kar se ujema z rezultati snemanja v naravi, kjer so bili pozivni napevi samcev na oscilogramu povsem skriti v okoljskem šumu. Ti rezultati se razlikujejo od podatkov v literaturi (McNett in sod., 2010; Tishechkin 2007; 2013). Razlog za to, je lahko nizka amplituda predvajanega šuma v naših poskusih. McNett in sodelavci (2010) so škržatkom predvajali šum vetra, ki je bil po amplitudi enak ali višji od amplitude pozivnih napevov. Tudi frekvenčna struktura pozivnega napeva tipa *A. 'Dragonja'* se razlikuje od frekvenčne strukture poziva grbastega škržatka vrste *E. binotata* 'Ptelea'. Frekvenčni obseg

poziva pri slednjih se v celoti nahaja pod 500 Hz, medtem ko je v pozivnem napevu tipa A. 'Dragonja' poleg dominantne frekvence v območju 200-300 Hz močno izražen tudi frekvenčni pas območju 800-1400 Hz, kjer je amplituda abiotskega šuma že nizka (Cocroft in Rodríguez, 2005).

4.2 VIBRACIJSKA ZVOČNA KRAJINA TRAVNIKA

Tishechkin (2007; 2011; 2013) je edini, ki je bolj sistematično registriral biotski šum v naravi, vendar je bil njegov pristop tak, da je nabral škržatke ter jih nato postavil na rastlino, na kateri je registriral vibracijske signale, vendar v objavah ne navaja, koliko časa je nato registriral vibracijsko zvočno krajino. V nekaterih primerih je tudi odstranil rastline v okolici (Tishechkin, 2011). Pri naših meritvah nismo manipulirali okolja v katerem smo registrirali vibracijske signale, meritve so zvezno potekale več ur in živali so se v okolju naključno premikale.

Glavno komponento okoljskega šuma so predstavljale frekvence nižje od 50 Hz, ki bile vedno prisotne in so verjetno posledica abiotskih faktorjev. Vendar je bilo v posameznih 15-minutnih intervalih lahko tudi več kot polovico tega časa prekritih z vibracijskimi signali namenjeni sporazumevanju. Pogosto smo tudi registrirali naključne vibracijske signale, ki so bili posledica premikanja po rastlini ter tudi utripanja s krili. Slednji naključni signali so imeli visoko amplitudo tudi v primeru, ko žuželke niso pristale na rastlini.

Amplituda večine registriranih vibracijskih signalov, ki smo jim pripisali pomen v sporazumevanju, je bila nižja od amplitude splošnega abiotskega okoljskega šuma. Ker na rastlinah amplituda vibracijskega signala ni predvidljivo odvisna od razdalje na kateri se nahaja oddajnik (Michelsen in sod., 1982), iz relativne amplitude signalov ne moremo oceniti, kje na rastlini so se nahajale žuželke, katerih signale smo posneli. Možno je, da so se osebkii nahajali tudi na sosednjih rastlinah, saj se vibracijski signali med rastlinami prenašajo tudi preko prekrizanih listov in stebel ter po zemlji in preko korenin (Čokl in Virant-Doberlet, 2003; Tishechkin 2011, 2013) ter celo preko zraka (Eriksson in sod., 2011). Iz naših rezultatov lahko sklepamo, da vibracijska zvočna krajina ni omejena le na posamezno rastlino.

Najvišjo aktivnost smo registrirali v sredini dneva, kar potencialno lahko nakazuje vpliv temperature na oglašanje. McNett in sod. (2010) so pokazali, da so samci vrste *E. binotata* v naravi večino pozivnih napevov oddali zjutraj in zvečer, ko je jakost vetra najnižja, vendar iz njihovih terenskih rezultatov ne moremo neposredno sklepati o vzročni povezavi, saj je oglašanje v teh delih dneva lahko povezano tudi s svetlobo in/ali temperaturo. Iz literature je tudi poznano, da se nekateri škržatki oglašajo predvsem ponoči (Virant-Doberlet in Žežlina, 2007; Mazzoni in sod., 2009a), vendar tega obdobja v naših meritvah

nismo zajeli. Vrstna pestrost v vibracijski zvočni krajini na travniku, ki smo jo zabeležili zgolj v dveh dneh, je primerljiva z združbami ravnokrilcev v tropskih in subtropskih gozdovih (Diwakar in Balakrishnan 2007a, b; Schmidt in sod., 2013). Glavna razlika med registriranim biotskim šumom v teh raziskavah in našem delu je ta, da samci murnov in kobilic oddajajo pozivne napeve neprestano, saj privabljajo tihe samice, medtem ko so vibracijski pozivni napevi posamezni krajši signali. Taki signali tudi omogočajo, da se signali posameznih oddajnikov v okolju izmenjujejo. Tako časovno delitev vibracijskega kanala so poleg nas opisali tudi drugi (Cocroft in Rodríguez, 2005; Tishechkin, 2011; 2013). Potrebno je omeniti, da dejanska stopnja časovnega prekrivanja napevov ravnokrilcev ni znana, saj so v napevih čiriki pogosto ločeni z daljšimi premori in se kljub načelnemu prekrivanju napevov čiriki posameznih vrst lahko izmenjujejo (Schmidt in Balakrishnan, 2015).

4.3 PREDLOGI ZA NADALJNJE RAZISKAVE

Naši rezultati nakazujejo na potencialno pomembno vlogo vrstno-specifična strukture dueta škržatkov tipa *A. 'Dragonja'* pri spolni komunikaciji v prisotnosti biotskega šuma. Tako kot pri sorodni vrsti *A. bicincta* je struktura dueta kompleksna, saj se elementi v pozivnem napevu samca in odziv samice zelo hitro izmenjavajo. Z nadaljnjimi raziskavami bi bilo potrebno pridobiti podatke o vplivu dolžine odzivnega napeva ter vplivu časovne koordinacije med elementi v pozivnem napevu samca in odzivnim napevom samice na prepoznavanje in lokalizacijo samice. Z dodatnimi raziskavami bi bilo potrebno bolj natančno tudi določiti vpliv biotskega šuma na oglašanje samic.

Naši rezultati kažejo, da je vibracijska zvočna krajina kompleksna in pestra, ter da po vsej verjetnosti ni omejena le na posamezno rastlino. Za bolj natančno ocenitev kompleksnosti vibracijske zvočne krajine, bi bilo potrebno registracijo razširiti na 24-urna snemanja ter tudi med seboj primerjati različne habitate.

5 SKLEPI

Glede na zastavljene hipoteze lahko rezultate magistrskega dela povzamemo v naslednjih sklepih:

1. Biotski šum negativno vpliva na paritveno vedenje samcev škržatkov tipa *Aphrodes 'Dragonja'*.
2. Vpliv biotskega šuma se izraža predvsem na nivoju proženja petja in iskalnega vedenja in manj pri ostalih izmerjenih parametrih spolnega vedenja.
3. V prisotnosti biotskega šuma večina samcev, ki išče samico, le-to tudi najde enako hitro kot v odsotnosti šuma.
4. Biotski šum predstavljajo tudi signali drugih pripadnikov lastne vrste.
5. V danih poskusnih pogojih samci škržatkov tipa *A. 'Dragonja'* niso izrazili rivalnega vedenja.
6. Predvajanje abiotskega šuma ni imelo vpliva na vedenje samcev škržatkov tipa *A. 'Dragonja'*.
7. Nivo splošnega okoljskega šuma v naravnem okolju je bil visok. Najvišje intenzitete okoljskega šuma se nahajajo frekvencah nižjih od 50 Hz.
8. Vibracijska zvočna krajina je kompleksna in pestra, ter po vsej verjetnosti ni omejena le na posamezno rastlino.
9. Vibracijski signali različnih vrst se ne prekrivajo, temveč izmenjujejo.

6 POVZETEK

Mehanski signali, ki se prenašajo preko podlage, so najbolj razširjena oblika sporazumevanja z zvokom, vendar je ta tip sporazumevanja hkrati še vedno najslabše raziskan in razumljen način komunikacije. Dolgo spregledana temeljna značilnost komunikacije je, da se v naravi vsako sporazumevanje odvija v komunikacijskem omrežju, to je v skupini osebkov, ki se nahajajo v dosegu oddanih signalov in ne-le v paru oddajnik-prejemnik. Tak pogled v osnovi spreminja naše razumevanje osnovnih principov komunikacije. Pomemben element komunikacijskega omrežja so tudi naključni prejemniki (prejemniki drugih vrst, ki živijo v istem okolju) in za katere signali oddajnika ne predstavljajo prave informacije temveč le biotski šum. Pri sporazumevanju znotraj vrste je kot šum definiran vsak signal (iste ali drugih vrst), ki ovira zaznavanje signalov ter prenos relevantne informacije. Če omrežje temelji na spolnih signalih povezanih s prepoznavanjem in iskanjem partnerja, lahko adaptacija teh signalov na določeno biotsko krajino (biotski šum in nezaželeni prejemniki) v končni fazi vodi do speciacije.

Za razumevanje selekcijskih pritiskov omrežja na komunikacijski sistem je potrebno vir teh pritiskov kot tudi njihov pomen v evoluciji signalov in vedenjskih strategij oddajnikov ter prejemnikov določiti v razmerah, ki odsevajo naravno okolje. Raziskav o vplivu ekološke selekcije na vibracijsko komunikacijo je izjemno malo, predvsem zaradi še vedno prevladujočega prepričanja, da je vibracijska komunikacija le redka in izključno privatna oblika sporazumevanja omejena zgolj na kratke razdalje.

V pričujočem magistrskem delu smo testirali hipotezo, da ima biotski šum v vibracijskem komunikacijskem kanalu negativen vpliv na to, da se partnerja v okolju prepoznata in najdeta. Kot modelno vrsto smo uporabili škržatke tipa *Aphrodes 'Dragonja'*. Vrsta še ni uradno opisana, vendar vedenjske, morfološke in molekularne raziskave kažejo, da ti škržatki predstavljajo novo, mlado vrsto, ki se je razvila nedavno. Osebki tipa *A. 'Dragonja'* so v Sloveniji splošno razširjeni in se v naravi pojavljajo na istih lokacijah kot še tri vrste tega rodu.

V laboratorijskih poskusih s predvajanjem posnetih signalov smo določali vpliv biotskega šuma na oglašanje in vedenje samcev tipa *A. 'Dragonja'*. Kot primeri biotskega šuma so nam služili vibracijski signali vrst s katerimi škržatki tipa *A. 'Dragonja'* živijo sintopično (*A. makarovi*, *A. bicincta*, *A. diminuta*, *Graphocraerus ventralis*) ter tudi posnetek dueta lastne vrste. Škržatkom smo predvajali tudi posnetek abiotskega okoljskega šuma. Na rastlino smo postavili živega samca in živo samico ter primerjali zabeležene vedenjske parametre samcev v prisotnosti in odsotnosti šuma. Medtem ko predvajanje abiotskega šuma ni imelo vpliva na vedenje samcev, je imel največji negativen vpliv napev vrste *G. ventralis*. V splošnem se je vpliv biotskega šuma izražal predvsem na nivoju proženja petja in iskalnega vedenja in manj pri ostalih izmerjenih parametrih spolnega vedenja. Večina

samcev, ki je iskala samico, jo je tudi našla enako hitro kot v odsotnosti šuma. Tudi ob predvajanju dueta lastne vrste je statistično značilno manj samcev iskalo živo samico. Samci tipa *A. 'Dragonja'* niso oddajali rivalnih signalov in niso izkazali satelitskega vedenja (tiho približevanje samici, ki se oglašča v duetu z drugim samcem).

Na terenu smo s prenosnim laserskim vibrometrom tudi posneli vibracijsko zvočno krajino travnika, na katerem živijo tudi škržatki iz rodu *Aphrodes*. Želeli smo opisati naravno vibracijsko okolje škržatkov tipa *A. 'Dragonja'* in določiti ali oddajniki različnih vrst koordinirajo oddajanje vibracijskih signalov. Nivo splošnega okoljskega šuma v naravnem okolju je bil visok. Ker so bili vibracijski signali, namenjeni sporazumevanju, na oscilogramu, ki prikazuje spremembo amplitude v času, v večini primerov popolnoma skriti v šumu, smo za pregled posnetkov uporabili spektrogram, ki prikazuje spremembo frekvence v času. Najvišje intenzitete okoljskega šuma smo zabeležili pri frekvencah nižjih od 50 Hz.

V dveh snemalnih dneh smo registrirali 18 različnih vibracijskih signalov, ki smo jih lahko povezali z vibracijskimi signali namenjenimi sporazumevanju. Večina registriranih signalov pripada nepoznanim vrstam. Sedem signalov smo registrirali v obeh dneh, med drugim tudi pozivne napeve vrste *A. makarovi* in tipa *A. 'Dragonja'*. Število in raznolikost signalov je bila največja v opoldanskem in popoldanskem času. V 15-minutnem intervalu smo zabeležili največ šest različnih signalov in signali različnih vrst se niso prekrivali, temveč so se izmenjevali. Dominantne frekvence večine registriranih vibracijskih signalov so se nahajale v območju od 100-500 Hz, medtem ko se je subdominantni vrh nahajal v območju med 950-1110 Hz.

Vzeti skupaj naši rezultati kažejo, da je vibracijska zvočna krajina kompleksna in pestra, ter da po vsej verjetnosti ni omejena le na posamezno rastlino. Vibracijski signali različnih oddajnikov se ne prekrivajo, temveč izmenjujejo. Biotski šum ima negativen vpliv predvsem na proženje oddajanja pozivnih napevov in iskalnega vedenja in manj na sam nivo oglašanja ter na sposobnost lokalizacije samice.

7 VIRI

- Amézquita A., Flechas S. V., Lima A. P., Gasser H., Hödl W. Acoustic interference and recognition space within a complex assemblage of dendrobatid frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108, 41: 17058-17063
- Bailey W. J. 2003. Insect duets: underlying mechanisms and their evolution. *Physiological Entomology*, 28, 3: 157–174
- Barber J. R., Crooks K. R., Fristrup K. M. 2010. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 3: 180-189
- 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, Springer: 228-279
- Barth F. G. 2002. Spider senses – technical perfection and biology. *Zoology*, 105: 271–285
- Bee M. A., Micheyl C. 2008. 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
- Bluemel J. K., Derlink M., Pavlovič P., Russo I. M., King R. A., Corbett E., Sherrard-Smith E., Wilson M. R., Stewart A. J. A., Symondson W. O. C., Virant-Doberlet M. 2014. Integrating vibrational signals, mitochondrial DNA and morphology for species determination in the genus *Aphrodes* (Hemiptera: Cicadellidae). *Systematic Entomology*, 39, 2: 304-324
- Bradbur J. W., Vehrencamp S. L. 2011. *Principles of Animal Communication*. 2nd ed., Sunderland, Sinauer Associates: 697 str.
- Brownell P. H., Van Hemmen J. L. 2001. Vibration 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: 135-209
- Calabrese J. M., Fagan W. F. 2004. Lost in time, lonely, and single: reproductive asynchrony and the Allee effect. *American Naturalist*, 164, 1: 25-37
- Casas J., Bacher S., Tautz J., Meyhöfer R., Pierre D. 1998. Leaf vibrations and air movements in a leafminer–parasitoid system. *Biological Control*, 11, 2: 147–153
- Chiykowski, L. N. 1970. Notes on the biology of the leafhopper *Aphrodes bicincta* (Homoptera: Cicadellidae) in the Ottawa area. *Canadian Entomologist*, 102: 750-758
- Claridge M. F. 1985. Acoustic signals in the Homoptera: behavior, taxonomy and evolution. *Annual Review of Entomology*, 30: 297-317
- Cocroft R. B. 1999. 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. 2003. The Social Environment of an Aggregating, Ant-Attended Treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Vanduzeeia arquata*). *Journal of Insect Behavior*, 16, 1: 79-95
- Cocroft R. B., Gogala M., Hill P. S. M., Wessel A. 2014. Fostering research progress in a rapidly growing field. V: *Studying Vibrational Communication*. R.B Cocroft, M. Gogala, P.S.M. Hill in A. Wessel (ur.), Heidelberg, Springer-Verlag: 3-12
- Cocroft R. B., Rodríguez, R. L. 2005. The behavioral ecology of insect vibrational communication. *Bioscience*, 55, 4: 323–334
- Cocroft B. R., Shugart H. J., Konrad K. T., Tibb 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: 695-705
- Connell J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, 122, 5: 661-696.
- Čokl A. 2008. Stink bug interaction with host plants during communication. *Journal of Insect Physiology*, 54: 1113–1124
- Čokl A., Virant-Doberlet M. 2003. Communication with substrate-born signals in small plant-dwelling insect. *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., Zorović M. 2006. Sense organs involved in the vibratory communication of bugs. V: *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. S. Drosopoulos in M. F. Claridge (ur.), Boca Raton, Florida: Taylor & Francis: 71-81
- 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
- de Groot M., Čokl A., Virant-Doberlet M. 2010. Effects of heterospecific and conspecific vibrational signal overlap and signal-to-noise ratio on male responsiveness in *Nezara viridula* (L.). *Journal of Experimental Biology*, 213: 3213–3222
- de Groot M., Čokl A., Virant-Doberlet M. 2011. Species identity cues: possibilities for errors during vibrational communication on plant stems. *Behavioral Ecology*, 22, 6: 1209-1217
- de Groot M., Derlink, M., Pavlovčič, P., Prešern, J., Čokl, A., Virant-Doberlet, M. 2012. Duetting behaviour in the leafhopper *Aphrodes makarovi* (Hemiptera: Cicadellidae). *Journal of Insect Behavior*, 25, 5: 419–440
- De Luca, P. A., Cocroft, R. B. 2011. The influence of age on male mate-searching behaviour in thornbug treehoppers. *Ethology*, 117, 5: 440–450

- 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, 2: 191–206
- Derlink M. 2014. Vibracijski signali, reproduktivna izolacija in nastanek vrst v rodu *Aphrodes* (Cicadellidae). Doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, 113 str.
- Derlink, M., Pavlovčič, P., Stewart, A., Virant-Doberlet, M. 2014. Mate recognition in duetting species: the role of male and female vibrational signals. *Animal Behaviour*, 90: 181–193
- Devetak D., Amon T. 1997. Substrate vibration sensitivity of the leg scolopidial organs in the green lacewing, *Chrysoperla carnea*. *Journal of Insect Physiology*, 43, 5: 433–437
- Dietrich C. H. 2004. Phylogeny of the leafhopper subfamily Evacanthinae with a review of Neotropical species and notes on related groups (Hemiptera: Membracoidea: Cicadellidae). *Systematic Entomology*, 29: 455–487
- Diwakar S., Balakrishnan R. 2007a. The assemblage of acoustically communicating crickets of a tropical evergreen forest in southern India: Call diversity and diel calling patterns. *Bioacoustics*, 16: 113–135
- Diwakar S., Balakrishnan R. 2007b. Vertical stratification in an acoustically communicating Ensiferan assemblage of a tropical evergreen forest in Southern India. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 4: 479–486
- Elias D. O., Mason A. C., Maddison W. P., Hoy R. R. 2003. Seismic signals in a courting male jumping spider (Araneae: Salticidae). *Journal of Experimental Biology*, 206: 4029–4039
- Endler J. A. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 340: 215–225
- Eriksson A., Anfora G., Lucchi A., Virant-Doberlet M., Mazzoni V. 2011. Inter-plant vibrational communication in a leafhopper insect. *PLoS ONE*, 6, 5: e19692.
- Field L. H., Matheson T. 1998. Chordotonal organs of insects. *Advances in Insect Physiology*, 27: 1–230
- Forrest T.G. 1994. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*, 34: 644–654
- Gerhardt H. C., Huber F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans*. Chicago, The University of Chicago Press, 531 str.
- Gogala M. 2006. Vibratory signals produced by heteroptera – pentatomorpha and Cimicomorpha. V: *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. S. Drosopoulos in M. F. Claridge (ur.), Boca Raton, Florida: Taylor & Francis: 275–296
- Gogala M., Riede K. 1995. Time sharing of song activity by cicadas in Temengor forest reserve, Hulu Perak and in Sabah, Malaysia. *Malayan Nature Journal*, 48: 297–305

- Gordon D. S., Uetz G. W. 2012. Environmental interference: impact of acoustic noise on seismic communication and mating success. *Behavioral Ecology*, 23: 707-714
- Greenfield M. D. 2002. *Signalers and Recivers: Mechanisms and Evolution of Arthropod Communication*. New York, Oxford University Press: 414 str.
- Gröning J., Hochkirch A. 2008. Reproductive interference between animal species. *Quarterly Review of Biology*, 83, 3: 257-282
- Hamilton K. G. A. 1983. Introduced and native leafhoppers common to the old and new worlds (Rhynchota: Homoptera: Cicadellidae). *Canadian Entomologist*, 115, 5: 473-51
- Heller K. G., von Helversen D. 1986. Acoustic communication in phaneropterid bushcrickets: species-specific delay of female stridulatory response and matching male sensory time window. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 18: 189-198
- Hill, P. S. M. 2009. How do animals use substrate-borne vibrations as an information source? *Naturwissenschaften*, 96, 12: 1355-1371
- Hoskin J. C., Higgie M. 2010. Speciation via species interactions: the divergence of mating traits within species. *Ecology Letters*, 13: 409-420
- 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
- Hunt, R. E., Nault, L. R. 1991. Roles of interplant movement, acoustic communication, and phototaxis in mate-location behavior of the leafhopper *Graminella nigrifrons*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 5: 315-320
- Ichikawa T. 1982. Density-related changes in male-male competitive behavior in the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (STAL) (Homoptera : Delphacidae). *Applied Entomology and Zoology*, 17, 4: 439-452
- Jain M., Diwakar S., Bahuleyan J., Deb R., Balakrishnan R. 2014. A rain forest dusk chorus: cacophony or sounds of silence?. *Evolutionary Ecology*, 28, 1: 1-22
- Kirchner W. H. 1997. Acoustical communication in social insect. V: *Orientation and Communication in Arthropods*. Lehrer M. (ur.), Basel, Birkhäuser Verlag: 273-301
- Kostarakos K., Hartbauer M., Römer H. 2008. Matched filters, mate choice and the evolution of sexually selected traits. *PLoS ONE*, 3, 8: e3005.
- Kuhelj A. 2015. Spolni tekmeči v strategiji sporazumevanja zelene smrdljivke (Pentatomidae) in škržatkov iz rodu *Aphrodes* (Cicadellidae). Doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, 131 str.
- Kuhelj A., de Groot M., Pajk F., Simčič T., Virant-Doberlet M. 2015. Energetic cost of vibrational signaling in a leafhopper. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 5: 815-828
- Lazzari C. R., Manrique G., Schilman P. E. 2006. Vibrational communication in Triatominae (Heteroptera). V: *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. S. Drosopoulos in M. F. Claridge (ur.), Boca Raton, Florida: Taylor & Francis: 297-304

- Le Quesne W. J. 1965. The establishment of the relative status of sympatric forms, with special reference to cases among the Hemiptera. *Zoologische Beiträge*, 7: 117-128
- Legendre F., Marting P. R., Cocroft R. B. 2012. Competitive masking of vibrational signals during mate searching in a treehopper. *Animal Behaviour*, 83: 361-368
- Lewis L. A., Schneides S. S., Degrandi-Hoffman G. 2002. Factors influencing the selection of recipients by workers performing vibration signals in colonies of the honeybee, *Apis mellifera*. *Animal Behaviour*, 63: 361–367
- Lohrey A. K., Clark D. L., Gordon S. D., Uetz G. W., 2009. Antipredator responses of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) to sensory cues representing an avian predator. *Animal Behaviour*, 77: 813–821
- Markl H (1983) Vibrational communication. V: Huber H, Markl H (ur.) *Neuroethology and Behavioral Physiology*. Springer-Verlag, Berlin: 332–353
- Mazzoni V Lucchi A., Čokl A., Prešern J., Virant-Doberlet M. 2009a. Disruption of the reproductive behaviour of *Scaphoideus 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 *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae). *Bulletin of Entomological Research*, 99, 4: 401-413
- McConney M. E., Schaber C. F., Julian M. D., Barth F. G., Tsukruk V. V. 2007. Viscoelastic nanoscale properties of cuticle contribute to the high-pass properties of spider vibration receptor (*Cupiennius salei* Keys). *Journal of the Royal Society Interface*, 4: 1135–1143
- McNett G. D., Luan L. H., Cocroft R. B. 2010. Wind-induced noise alters signaller and receiver behaviour in vibrational communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 2043–2051
- McVean A., Field L. H. 1996. Communication by substratum vibration in New Zealand tree weta, *Hemideina femorata* (Stenopelmatidae: Orthoptera). *Journal of Zoology*, 239: 101-122
- 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., 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, 3: 313-332
- Miranda X. 2006. Substrate-borne signal repertoire and courtship jamming by adults of *Ennya chrysurus* (Hemiptera: Membracidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 99, 2: 374-386
- Nast J. 1972. *Palaearctic Auchenorrhyncha (Homoptera) an Annotated Check List*. Warsaw, Polish Scientific Publishers: 550 str.
- Nickel, H., Remane, R. 2002. Check list of the planthoppers and leafhoppers of Germany, with notes on food plants, diet width, life cycles, geographic range and

- conservation status (Hemiptera, Fulgoromorpha and Cicadomorpha). *Beiträge zur Zikadenkunde*, 5: 27–67
- Nieh J. C. 1998. The honey bee shaking signal: function and design of a modulatory communication signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42: 23–36
- Ossiannilsson F. 1949. Insect drummers. A study on the morphology and function of the sound-producing organ of Swedish Homoptera Auchenorrhyncha with notes on their sound production. *Opuscula Entomologica Supplementum*, X: 1–145
- Percy D. M., Day M. F. 2005. Observations of unusual acoustic behaviour in two Australian leafhoppers (Hemiptera; Cicadellidae). *Journal of Natural History*, 39, 38: 3407–3417
- 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., Eriksson A., Valerio M., Stacconi R., Lucchi A., Anfora G., Virant-Doberlet M., Mazzoni V. 2014. The process of pair formation mediated by substrate-borne vibrations in a small insect. *Behavioural Processes*, 107: 68–78
- 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. S. 1988. Selective attention in an insect auditory neuron. *The Journal of Neuroscience*, 8, 7: 2635–2639
- Popper A. N., Salmon M., Horch K. W. 2001. Acoustic detection and communication by decapod crustaceans. *Journal of Comparative Physiology A*, 187: 83–89
- Robinson D., Rheinlaender J., Hartley J. C. 1986. Temporal parameters of male-female sound communication in *Lepthopyes punctatissima*. *Physiological Entomology* 11: 317–323
- Rodriguez R. L., Barbosa F. 2014. Mutual behavioral adjustment in vibrational Duetting. V: *Studying Vibrational Communication*. R.B Cocroft, M. Gogala, P.S.M. Hill in A. Wessel (ur.), Heidelberg, Springer-Verlag: 147–170
- Römer H. 1993. Environmental and biological constraints for the evolution of long-range signalling and hearing in acoustic insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 340: 179–185
- Römer H., Bailey W., Dadour I. 1989. Insect hearing in the field. III. Masking by noise. *Journal of Comparative Physiology A*, 164: 609–620
- Römer H., Krusch M. 2000. A gain-control mechanism for processing of chorus sounds in the afferent auditory pathway of the bushcricket *Tettigonia viridissima* (Orthoptera; Tettigoniidae). *Journal of Comparative Psychology A*, 186: 181–191
- Rundle H. D., Nosil P. 2005. Ecological speciation. *Ecology Letters*, 8: 336–352
- 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

- Schmidt A. K. D., Balakrishnan R. 2015. Ecology of acoustic signalling and the problem of masking interference in insects. *Journal of Comparative Physiology A*, 201: 133–142
- Schmidt A. K.D., Riede K., Römer H. 2011. High background noise shapes selective auditory filters in a tropical cricket. *Journal of Experimental Biology*, 214: 1754-1762
- Schmidt A. K.D., Römer H. 2011. Solutions to the cocktail party problem in insects: selective filters, spatial release from masking and gain control in tropical crickets. *PLoS ONE*, 6, 12: e28593
- Schmidt A. K.D., Römer H., Riede K. 2013. Spectral niche segregation and community organization in a tropical cricket assemblage. *Behavioral Ecology*, 24: 470-480
- Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 4145: 27-39
- Shaw K. L. 1994. Re-evaluation of the absolute threshold and response mode of the most sensitive known »vibration« detector, the cockroach subgenual organ: a cochlea-like displacement threshold and a direct response to sound. *Journal of Neurobiology*, 25: 1167-1185
- Shuster S. M., Wade M. J. 2003. *Mating Systems and Mating Strategies*. Princeton, Princeton University Press: 553 str.
- Siegert M. E., Römer H., Hartbauer M. 2013. Maintaining acoustic communication at a cocktail party: heterospecific masking noise improves signal detection through frequency separation. *Journal of Experimental Biology*, 216: 4655-4665
- Stewart K. W., Zeigler D. D. 1984. The use of larval morphology and drumming in Plecoptera systematics, and further studies of drumming behavior. *Annales de Limnologie*, 20: 105-114
- Stumpner A., von Helversen D. 2001. Evolution and function of auditory systems in insects. *Naturwissenschaften*, 88: 159-170
- Sueur J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 379–394
- Swaddle J. P., Page L. C. 2007. High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: implications for noise pollution. *Animal Behaviour*, 74: 363-368
- Tishechkin, D.Yu. 1998. Acoustic signals and morphological characters of leafhoppers belonging to *Aphrodes bicinctus* group (Homoptera, Cicadellidae) from European Russia. *Entomological Review*, 78: 370-377
- Tishechkin, D.Yu. 2007. Background noises in vibratory communication channels of Homoptera (Cicadinea and Psyllinea). *Russian Entomological Journal*, 16, 1: 39-46
- Tishechkin, D.Yu. 2013. Vibrational background noise in herbaceous plants and its impact on acoustic communication of small Auchenorrhyncha and Psyllinea (Homoptera). *Entomological Review*, 93, 5: 548–558

- Tobias J. A., Planqué R., Cram D. L., Seddon N. Species interactions and the structure of complex communication networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 111, 3: 1020-1025
- Uhl G., Elias D. O. 2011. *Communication. V: Spider Behaviour Flexibility and Versatility.* Marie E. Herberstein (ur.). Cambridge, Cambridge University Press: 127-189
- Virant-Doberlet M., Mazzoni V., de Groot M., Polajnar J., Lucchi A. Symondson W. O. C., Čokl A. 2014. Vibrational communication networks: eavesdropping and biotic noise. *V: Studying Vibrational Communication.* R.B Cocroft, M. Gogala, P.S.M. Hill in A. Wessel (ur.), Heidelberg, Springer-Verlag: 93-124
- 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.* S. Drosopoulos in M. F. Claridge (ur.), Boca Raton, Florida: Taylor & Francis: 81–97
- Virant-Doberlet M., Žežlina I. 2007. Vibrational communication of *Metcalfa pruinosa* (Hemiptera: Fulgoroidea: Flatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 100, 1: 73-82
- Virant-Doberlet, M., Čokl A. 2004. Vibrational communication in insects. *Neotropical Entomology*, 33, 2: 121–134
- Warren J. 2015. Is wind-mediated passive leaf movement an effective form of herbivore defence?. *Plant Ecology and Evolution*, 148, 1: 52–56
- Wesener T., Köhler J., Fuchs S., van den Spiegel D. 2011. How to uncoil your partner—“mating songs” in giant pill-millipedes (Diplopoda: Sphaerotheriida). *Naturwissenschaften*, 98: 967–975
- Wessel A, Muhlethaler R., Hartung V., Kuštor in V., Gogala M. 2014. The tymbal: evolution of a complex vibration-producing organ in the Tymbalia (Hemiptera excl. Sternorrhyncha). *V: Studying Vibrational Communication.* R.B Cocroft, M. Gogala, P.S.M. Hill in A. Wessel (ur.), Heidelberg, Springer-Verlag: 395-444
- Wessel A. 2006. Stridulation in Coleoptera – an overview. *V: Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution.* S. Drosopoulos in M. F. Claridge (ur.), Boca Raton, Florida: Taylor & Francis: 397-404
- Wickman P. O., Rutowski R.L. 1999. The evolution of mating dispersion in insects. *Oikos*, 84, 3: 463-472
- Wilkins M. R., Seddon N., Safran R. J. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 3: 156-166
- Wollerman L., Woley R. H. 2002. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. *Animal Behaviour*, 63: 15–22
- Yack J. E., Smith M. L., Weatherhead P. J. 2001. Caterpillar talk: acoustically mediated territoriality in larval Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98, 20: 11371–113
- Yack J. E.. 2004. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technique*, 63: 315–337

Yamazaki K. 2011. Gone with the wind: trembling leaves may deter herbivory. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 738–747.

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

Na prvem mestu gre zahvala mentorici Meti Virant-Doberlet, za pomoč pri odkrivanju vibracijskega sveta škržatkov, za vse koristne nasvete in hitre odgovore.

Izjemna zahvala gre tudi Anki Kuhelj in Maji Derlink, ki sta mi olajšali delo s praktičnimi nasveti. Brez niju bi bili zvočna kartica, statistika in R dosti težji orehi. Hvala tudi za pomoč in družbo med lovom na živali in skrbi za škržatke ob poletnih ponedeljkih in petkih.

Hvala recenzentu prof. dr. Janku Božiču in predsedniku komisije prof. dr. Marku Kreftu za dobrodošle komentarje, ki so pripomogli k boljši obliki tega dela.

Seveda gre zahvala vsakemu najmanjšemu kamnu, ki je omogočal gradnjo črte oboka »tega mostu«. Naj bo to delo kamen za črto oboka naslednjega mostu.