

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND, ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

Veljo Runnel

VÕSARITSIKA *PHOLIDOPTERA GRISEOAPTERA*
LAULUELEMENTIDE MUUTLIKKUS

Magistritöö

Juhendaja: Prof. Toomas Tammaru
Zooloogia õppetool

Tartu 2010

SISUKORD

1. Sissejuhatus.....	3
1.1 Kommunikatsioon loomariigis	3
1.2 Akustiline kommunikatsioon ja käitumine	4
1.3 Akustiline suhtlemine sihktiivalistel.....	6
2. Töö eesmärk.....	11
3. Materjal ja metoodika	12
3.1 Uurimisobjekt - võsaritsikas <i>Pholidoptera griseoptera</i>	12
3.2 Helisalvestus, metoodika ja seadmed	13
3.3 Uuritavad parameetrid, nende analüüsi meetodid.....	16
4. Tulemused	20
5. Arutelu.....	26
6. Kokkuvõte.....	30
7. Summary: The variation of song characteristics in bush-cricket <i>Pholidoptera griseoptera</i> DeGeer.....	32
8. Tänuavaldused.....	33
9. Kasutatud kirjandus	33
10. Lisad	41

1. Sissejuhatus

1.1 Kommunikatsioon loomariigis

Suhtlemises kasutatavate signaalide puhul räägime signaali **saatjast** ning **vastuvõtjast**. Signaali saatja vajab vahendeid, et signaal tekitada. Signaali vastuvõtja vajab vahendeid, et signaali tajuda. Signaali vastuvõtt võib toimuda kuulmise, nägemise, haistmise (keemilisel) või kompimise teel. Tihtipeale on protseduur jagatud mitmeks etapiks ning erinevates etappides kasutatakse erinevaid modaalsusi või esitatakse erineva modaalsusega signaalid samaaegselt. Näiteks häälitsevad mitmed hirvlased konkurendiga kohtudes, demonstreerivad sarvestiku suurust ning teatud tingimustel järgneb sellele võitlus (Fričová et al 2007). Ka paradiisilindlastel kasutavad partneri peibutamisel samaaegselt nii häälitusi kui värvikireva sulestiku näitamist. Distantilt suhtlemiseks kasutatakse sageli akustilisi signaale, nende levimisomaduste ning valgusoludest sõltumatuse tõttu. Viimane asjaolu soodustab öist häälitsemist, et hoiduda röövlomadele saagiks langemisest. Haistmise teel levitatavad signaalid on tihtipeale kasulikud signaali pikemaajaseks toimimiseks – lõhnanäärmete eritised hirvlastel (Johansson ja Liberg 1996), väljaheidetega levitatavad lõhnasignaalid imetajatel (Roper ja Shepherdson 1986), lõhnarajad sipelgatel (Vander Meer ja Alonso 1998).

Suhtlemisel saadetakse signaal välja eesmärgiga, et vastuvõtja sellele mingil moel reageeriks. On võimalik ka olukord, kus signaalile reageerib vastuvõtja, kellele see signaal polnud mõeldud. Siia alla kuuluvad mitmed kiskja-saaklooma interaktsioonid, kus ei saa rääkida suhtlemisest, vaid pigem info ärakasutamisest kolmanda osapoole poolt – *eavesdropping* (Myrberg 1981). Heli tekitajatel on omakorda kujunenud välja mitmed kohastumused, mis vähendavad häälitsemise tõttu saagiks langemise tõenäosust. Suur osa loomade kommunikatsiooni uurimisest keskendub siiski olukorrale, kus nii signaali saatja kui ka vastuvõtja saavad suhtlusest kasu.

Kommunikatsioonil on mitmeid eesmärke ning need võivad teostuda mitmel tasandil. Kommunikatsiooni üks võimalikke eesmärke on energia kokkuhoid. Seda näeme näiteks juhtudel, kus isased üksteisest „mõõtu võtavad” kas laulu, häälituste, teatud kehaosade

eksponeerimisega (sarved, lakk, hambad). Neil juhtudel on sageli tulemuseks võitluse vältimine, mis lõppkokkuvõttes hoiab kokku ressursi, vähendab tugevama isendi juhusliku vigastuse võimalusi jne (Owings ja Morton 1998). Samamoodi võib energia kokkuhoiuks lugeda vastassugupoole leidmiseks väljasaadetavaid signaale. Nõnda hoitakse kokku aega ja energiat partneri leidmisel. Ritsikate laul on kindlaks akustiliseks signaaliks selle kohta, kust partnerit leida ning milline on partneri väärtus.

Kommunikatsiooni kõige ilmsem eesmärk on infovahetus ning see realiseerub põhiliselt liigikaaslaste vahelises suhtluses. Täpsustades väljasaadetava informatsiooni iseloomu, võime eristada (Bradbury ja Vehrenkamp 1998) edastatava teabe liiki:

- 1) teave saatja identiteedi kohta – liik, sugu, gruppi kuuluvus, individuaalsus,
- 2) teave staatuse ja seisundi kohta – domineerimine, agressioon, hirm,
- 3) teave järgneva tegevuse kohta – põgenemine, puhastamine, paaritumine,
- 4) teave keskkonna kohta – vaenlane, ressurss.

1.2 Akustiline kommunikatsioon ja käitumine

Heli tekitavad organid võivad arengulooliselt olla väga mitmesugused. Tähendust kandvate helide tekitamiseks kasutatakse nii jäsemeid, spetsiaalseid heliorganeid kui ka kehakatteid ja nende jätkeid (Bradbury ja Vehrenkamp 1998). Imetajatel, lindudel ja konnadel tekitatakse heli enamasti õhuvoolu abil. Selleks on vajalik suhteliselt võimsa hingamiseliundi olemasolu. Putukatel tekitatakse heli sagedamini ühe kehaosa teise vastu hõõrumisel ning tekkinud heli võimendamisel spetsiaalsete struktuuride abil.

Helide vastuvõtmisel on kaks põhimõtteliselt erinevat moodust. Ühel puhul „pommitavad” õhuosakesed peenikest karva, mis seejärel võnkuma hakkab ning teate signaalist looma kesknärvisüsteemi viib. Selline meetod nõuab heliallikale väga lähedal olemist ning helile reageerivad meelekarvakesed on väga väikesed. Selline elund on näiteks kärbeste tundlal paiknev arista. Teisel puhul osaleb meeleelundi töös membraan, mille eri poolte rõhkude erinevused annavad teada helisignaalist (Bradbury ja Vehrenkamp 1998). Tavaliselt on tegemist tümpanaalmembraaniga, millel erinevatel pooltel on erinev õhurõhk. Nõnda kuulevad enamasti putukatest.

Akustiline kommunikatsioon on suhtlemise üks aspekt, sageli seotuna keerukamasse

väljenduste ja motivatsiooniliste toimingute kompleksi. Vaadeldes looma erinevates suhtlusolukordades, võime leida teatud kindlaid käitumismustreid, millega tihti kaasnevad ka kindlad hääliitsused. Selliste mustrite liigitamine aitab jällegi kategoriseerida ka häälitsemise põhjuseid. Suhtlemiskonteksti liigitamine sõltub olulisel määral sellest, kui sotsiaalne on liik, kuivõrd arenenud on tal suhtluskanalit kontrolliv meeleorgan või kuivõrd algelise või arenenud organismiga üldse tegemist on.

Näiteks kärplastel leiavad vokaalse (liigisisese) kommunikatsiooni juhtumid aset järgmises kontekstis (Wong et al 1999):

- sõbralikud sotsiaalsed kontaktid
- üllatus
- ärevus
- alistumine
- hirm
- hoiatus (kaitse)
- ähvardus
- domineerimine
- võitlus
- seksuaalne käitumine
- hädahääliitus (vastsündinud, noored loomad, emased)
- ema kutsung poegadele.

Nagu näha, on suur osa kärplaste hääliitsustest seotud grupi hierarhiaga ning suhete reguleerimisega. Sigimisega seotud hääliitsused on seotud ühest küljest partneriga, teisest küljest järglastega. Sarnast käitumismustrite jaotust näeme ka teiste imetajate juures. Nõnda mitmekesise vokaalse repertuaari võimalikkus on seotud vokaalse aparraadi keerukusega ning kõrgelt arenenud käitumuslike kohanemismehhanismidega.

On proovitud leida seost käitumise motivatsiooni ning hääliitsuste füüsikaliste struktuurielementide vahel (Owings ja Morton 1998). Selle teooria motivatsiooniliseks põhialuseks on hääliitsuste sõltuvus ühest küljest hirmust / hirmu puudumisest ja teisest küljest agressioonist / agressiooni puudumisest. Hääliitsuste struktuuris muutuvad helide sagedusriba (kas kitsas või lai) ja kõrgus (kas madal või kõrge heli). Selgrootute akustilist kommunikatsiooni on sellesse teoriasse keeruline sobitada, sest nende võime tekitatavate hääliitsuste struktuuri muuta on tunduvalt väiksem kui imetajatel ja lindudel. Sageli piirdub see

vaid ajalise aspekti kontrollimisega, helikõrgus ja sagedusriba on ette määratud heli tekitava organi ehitusega. Neuroloogilistes uurimistöodes on leitud (Hennig et al 2004), et sihktiivaliste puhul piirdub akustilise informatsiooni töötlus põhiliselt ajalise aspektiga. Sageli on nende kuulumisvahemik palju väiksem, kui tekitatav heli.

Rääkides sugulisest valikust ja akustilisest kommunikatsioonist, võib leida arvukalt näiteid selle kohta, kuidas helide iseloom mõjutab sugulist käitumist ja partneri valikut. Imetajatel võib see olla seotud konkreetsete suguhormoonide tasemega. Selle väljendusi võib täheldada isegi inimesel. Näiteks on leitud, et meeste hääle helikõrgus korreleerub isendite vahel testosterooni tasemega – mida madalam hää, seda kõrgem testosterooni tase (Dabbs ja Mallinger 1999). Traditsioonilise eluviisiga Tanzaania küttidel-korilastel seostub aga meeste madalam hää otseselt reproduktiivse eduga – neil on rohkem järeltulijaid (Apella et al 2007). Samas ei leitud küttide-korilaste puhul seost mehe madala hääle ja tema järeltulijate suremuse vahel (ehk madalama häälega meeste poolt edasi antud genotüübil ei olnud eelist ellujäämise seisukohast).

Liikidevaheline akustiline kommunikatsioon väljendub näiteks kiskja-saaklooma suhetes. Saakloom võib häälitsemisega püüda kiskjat segadusse ajada või desorienteerida. Mõnikord on häälitsemisel sealjuures markeeriv funktsioon mõnele teisele kaitsemehhanismidele – näiteks teatud karuslastel esinev häälitsemine signaliseerib nahkhiirtele, et tegemist on halvamaitseliste liblikatega ning nad loobuvad selliste liblikate püüdmisest (Hristov ja Conner 2005).

1.3 Akustiline suhtlemine sihktiivalistel

Putukate hulgas on sihktiivalised (*Orthoptera*) üheks tuntumaks ja paremini uuritud rühmaks, kus kasutatakse akustilist kommunikatsiooni. Sihktiivaliste (*Orthoptera*) puhul on akustiline kommunikatsioon seotud ainult sigimiskäitumisega – paarilise leidmisega ja konkurentide omavahelise võistlemisega (Desutter-Grandcolas 2002). Ritsiklaste ja kilklaste heliorgan asub tiibadel, tirtsud kasutavad heli tekitamiseks jalgu ja tiibu. Tekitatavate helide omaduste ja struktuuri kirjeldamisel kasutatakse mõnevõrra erinevaid termineid, kuid kirjelduse aluseks on reeglina helide ajaline rühmitumine. Läbivalt räägitakse sihktiivaliste

(*Orthoptera*) puhul laulust, mis on liigisiselt püsiv ning kindlate ajaliste ja helisageduslike omadustega vastassoole suunatud (v.a. võistluslaul) helide jada.

Näiteks kilgilistel (*Grylloidea*) võib eristada kolme tüüpi laulu – kutselaul, paaritumislaul ja võistluslaul (Desutter-Grandcolas 1996). Kutselaul (*call, advertisement call, calling song*) on eemalt emase ligimeelitamiseks lauldav laul, seda esitatakse enamasti emast nägemata. Paaritumislaul (*courtship song*) esitatakse emase juuresolekul ja see eelneb enamasti paaritumisele. Võistluslaul (*rivalry song*) esitatakse rivaalitsevate isaste poolt ning sellega kaasneb sageli ka võitlus. Häälitsevad ainult isased. Ka ritsikaliste ja tirtsulate hulgas on häälitsevaks pooleks harilikult isased ning emased järgivad paarilise otsingul isase häält. Mõningates rühmades häälitsevad ka emased vastuseks isase laulule. Isaste ja emaste duetis laulmist esineb näiteks ritsiklastel alamsugukonnas *Phaneropterinae* (Heller ja Helversen 1986; Stumpner ja Meyer 2001; Forrest et al 2006).

Kuulmismeelt kasutavad mitmed sihktiivalised kiskjate avastamiseks ning muudavad seejärel oma käitumist, et nende eest pääseda. Kuuldes nahkhiirte poolt tekitatud ultraheli, muudavad lendavad ritsikad oma lennutrajektoori (Schulze ja Schul 2001) või katkestavad laulvad isased oma laulu (ter Hofstede ja Fullard 2008).

Sihktiivaliste laulu liigispetsiifilisust väljendavad kolm üldparameetrit – helitugevus (intensiivsus), helikõrgus ning ajaline kestvus ja struktureeritus. Nende parameetrite väärtused, modaalsused ning kombinatsioonid on aluseks oma liigi vastassoo esindaja äratundmisele ning sigimiskäitumise algatamisele (Korsunovskaya 2008; Robinson ja Hall 2002 - ülevaade). Sigimiskäitumine ei ole siiski alati määratud ainult laulu edastamise ja vastuvõtmisega. Võimalik on ka lisasignaali edastamine kompamise, nägemise, substraadi vibreerimise teel, lisaks on mitmetel sihktiivalistel sotsiaalne hierarhia, mis omakorda mõjutab sigimiskäitumist. Näiteks tajuvad hariliku lauluritsika (*Tettigonia cantans*) isased taimevart pidi leviva vibratsiooni teel teiste isaste laulu (Keuper ja Kühne 1983). Kilkidel eelneb paaritumisele alati tunnaldega kompamine (Balakrishnan ja Pollack 1997), ka soridel on kirjeldatud tundlakontakti, mis järgneb signaali abil isase leidmisele ja eelneb paaritumisele (Howard ja Hill 2006). Kilkidel mängib sigimiskäitumises olulist rolli ka isaste omavaheline võitlus ning emane kopuleerub suurema tõenäosusega isasega, kes on võitluse võitnud (Savage et al 2005). Samas korreleerub võitluse võitmine positiivselt isase suurusega.

Laulu tugevus (*amplitude, loudness, intensity*). Laulu tugevus üksinda ei saa olla

määrav liigiomase laulu tuvastamisel, pigem laulu erinevate osade suhteline tugevus või laulu tugevus antud biotoobi tavalist helifooni arvestades. Teatud sagedusega helikomponendi suhteliselt suurem intensiivsus võib pidurdada liigiomase sageduse tajumist emasel. Rohutirtsul liigist *Chorthippus biguttulus*, kellel ka emased häälitsevad ning isased sellele reageerivad, pidurdas liiga tugev signaal isaste pööramisreaktsiooni emase suunas (Helversen ja Helversen 1997).

Laulu helikõrgus (*frequency, wavelength spectrum*). Suur osa sihktiivalistest häälitseb nii kuuldavas helispektris kui ka ultrahelispektris. Kilklaste laul on reeglina kuuldavas spektriosas ning dominantne sagedus jääb 3 ja 5 kHz vahele (Otte 1992), mõne erandiga rühmast *Eneopterinae*, mille dominantsagedus jääb 12 ja 16 kHz vahele (Robillard ja Desutter-Grandcolas 2004). Ritsiklaste laul on enamasti nii kuuldavas spektriosas kui ka üsna kõrgel ultrahelispektris, jäädes vahemikku 4-90 Khz (Bradbury ja Vehrenkamp 1998). Tirtsulastel on sageli helikõrguses kaks tippu, üks kuuldavas spektriosas, teine ultrahelispektris (Meyer ja Elsner 1996). On leitud, et helikõrgusel on vähene roll rolli liigiomase laulu tuvastamisel emaste poolt (Schul ja Weber 1998). Mõnel liigil, nagu ritsikal *Conocephalus brevipennis*, reageerib emane fonotaksisega isegi sünteetilisele helile, mille helisagedus kattub küll sama liigi isase poolt tekitatava laulu spektriga ning mille intensiivsus jaotub samadesse spektriosadesse, kuid laulu rütm ei vasta liigiomasele rütmile (Guerra ja Morris 2002).

Laulu tempo ja rütm (*temporal pattern*). Sihktiivalistel on liigiomase laulu äratundmisel väga oluline signaali ajaline struktureeritus – laulu elementide pikkus, rühmitumine elemendigruppidesse, elementide sagedus ajaühiku kohta jne. Rühmas tervikuna on laulude mitmekesisus tohutult suur. Ka äratundmismehhanismid võivad toetuda erinevatele laulu tunnustele ning tunnuste tasemetele. Kui ühel liigil võib oluline olla just laulu kõige väiksema osa pikkus või sagedus ajaühikus, siis teisele võib määrav olla hoopis laulu elementide omavaheline suhe. Näiteks on liigiomase laulu äratundmisel ritsiklaste sugukonnas *Phaneropteridae* oluline silbi ja silpide vaheliste pauside pikkus ja ning silpide arv sirtsatuses (Dobler et al 1994). Sugulasliikide *Tettigonia viridissima* ja *T. cantans* emastele on laulu eristamisel oluliseks laulu põhielemendi rütm – kas see on ühe elemendi ühetaoline kordumine või esineb sarnane element paarikaupa kordudes. Mõlema liigi emased eelistavad valiku korral enda liigi laulu, kuid *T. cantans* emastele sobib valiku puudumisel ka teise liigi laul (Schul ja Weber 1998). Kuigi need liigid erinevad ka laulu helisagedusliku komponendi poolest, siis

sellega manipuleerimine laulu atraktiivsust ei muutnud. Mõned liigid muudavad oma laulu struktuuri, kui seda hakkab segama mõni teine heli. Katsetingimustes on selline käitumine näidatud ritsikal *Platypleis albopunctata*, kellega samal ajal laulis ritsikas *Metrioptera roeselii* (Latimer 2008). Laulu ajalist aspekti mõjutavad ka keskkonnategurid, kõige enam temperatuur (Walker 1975). Ritsika *Pholidoptera transsylvanica* puhul on silbi pikkus pöördvõrdelises seoses temperatuurist – mida kõrgem temperatuur, seda lühem silp (Orci 2002). Esineb ka sirtsatuste sageduse kiirenemist temperatuuri tõusul (Bar-Ilan et al 1969; Stiedl et al 1994) või silpide arvu muutust sirtsatuses (Latimer 1981). Emaste valikueelistused ja isaste laulu sõltuvus temperatuurist kovarieeruvad – kui isaste laulu parameetrid muutuvad koos temperatuuriga, siis emased eelistavad just antud temperatuurile omaste parameetritega laulu (ülevaade Doherty ja Hoy 1985) – *temperature coupling*. Nõndasamuti kui laulu parameetrid hübriidiseeruvatel liikidel on hübriididel vahepealsete väärtustega, eelistavad ka hübriidsed emased vahepealse väärtusega laule (Doherty ja Hoy 1985) – *genetic coupling*.

Ühest küljest saame rääkida liigiomasest laulust, lauluelementide erinevusest liikide vahel ja liigi äratundmisest, teisest küljest laulu muutlikkusest liigi sees, isenditevahelisest konkurentsist ning sugulisest valikust. Sugulise valiku puhul peab emane kõigepealt kindlaks tegema, kas on tegemist sama liigi esindajaga, sest teise liigi isasele lähenemine on üleliigne ressursikulu ning see ei vii reproduktiivse eduni. Teinud liigi kindlaks, peab emane otsustama, milline isane (valikuvõimaluse korral) on paaritumiseks kõige sobivam. Emase valikut võib sealjuures hoopiski suunata otsese kasu saamise tõenäosus. Paljudel sihktiivalistel annab isane paaritumisel üle spermatofoori, millel on toitaineterikas söödav osa – spermatofüülaks. Mida suurem on spermatofüülaks, seda kasulikum on paaritumine emasele energeetiliselt. On leitud, et emased ritsikad liigist *Poecilimon zimmeri* eelistavad suuremaid isaseid (Gerlind et al 2008). Isaste kaal ja spermatofoori suurus on omavahel korrelatsioonis. Kuna isaste esmane hindamine emaste poolt toimub kutselaulu põhjal, distantsilt, siis võiks oletada, et isaste kaal on seotud mingi laulu parameetriga. Traditsiooniliselt mõõdetavate laulu parameetrite ja isaste suuruse puhul seda seost siiski leitud ei ole (Verburgt ja Ferguson 2010).

Kõige lihtsam valikuprintsiip on laulu tugevus. Emased sorid liigist *Scapteriscus acleticus* eelistavad lennata kõige valjemalt kõlava isase laulu juurde (Walker ja Forrest 1989). Kui tegemist on kahe samal kaugusel oleva isasega, siis on tegemist sellise isendi eelistamisega, kes laulabki tugevamalt. Samas võib see ka tähendada, et üks isane on lihtsalt lähemal ning

tema laul kostub tugevamini.

Laulu liigisisest muutlikkust uurides saame küsida kahesuguseid küsimusi. Esiteks kirjeldavaid – millised laulu parameetrid on muutlikud. Teiseks põhjuslikke – mis põhjustab muutlikkust ning kuidas see seostub sigimisedukusega. Mitte alati ei sõltu sigimisedukus otseselt emase-isase interaktsioonist ja isase laulu mõjust emasele. Näiteks võib laul mõjutada isaste paiknemist ning seeläbi kättesaadavust emasele. Võrreldes omavahel normaalse kuulmisega ja kurdistatud ritsikaid liigist *Panacanthus pallicornis* (Chamorro et al 2007), ilmneb kuuljate putukate suurem üksteisevaheline kaugus. Selle eesmärgiks võib olla anda emasele parem võimalus eristada individuaalseid lauljaid ning teha adekvaatsem otsus sigimispartneri sobivuseks. Isased rohutirtsud liigist *Omocestus viridulus* laulavad seda lühemalt ja sagedamini, mida rohkem isaseid koos on (Eiriksson 1992). Kuna sel liigil häälitseb emane isastele vastu, siis kohastumuslikust küljest suureneb lühema laulu korral tõenäosus, et isane kuuleb ka emase vastust (laulmise ajal see liik ei kuule teiste rohutirtsude häälitsemist). Sama liigi laulu liigiomased tunnused on seotud väiksemate struktuuriüksuste – silpide – pikkusega (refereerinud Eiriksson 1992).

Kui suur osa töid keskendub sellele, millised laulu aspektid on olulised sugulisel valikul, siis palju vähem leiame artikleid laulu ja keskkonna vastastikustest suhetest. Mõneti on see arusaadav, sest muutujate hulk on suur ning nende omavaheliste seoste otsimine keeruline. Keskkonna mõjus laulu kujunemisele võib eristada kolme tegurit: 1) keskkonna akustilised omadused, 2) akustiliselt orienteeritud kiskjad ja parasiidid ning 3) teiste liikide poolt edastatud signaalide maskeeriv mõju (Gerhardt ja Huber 2002). Sihktiivaliste puhul on kõige vähem tõendeid keskkonna akustiliste omaduste ja laulu seotuse kohta (Gerhardt ja Huber 2002). Küll aga on selliseid seoseid leitud lindudel (Gish ja Morton 1981; Slabbekoorn ja Smith 2002). Kui keskkonnas häälitsevad teised liigid, kelle signaali akustilised parameetrid osaliselt kattuvad, siis on näidatud, et üks liikidest lakkab laulmast või looduses otsib konkurentsivaba koha või aja (Römer et al 1989). Troopilises vihmametsas, kus sihktiivaliste liigiline ning akustiline mitmekesisus on suur, uuriti laulu omaduste sõltuvust laulmiskoha kõrgusest (Diwakar ja Balakrishnan 2007). Eri liikide laulmiskohad vihmametsas asusid küll eri kõrgustel, kuid akustiliselt selget kihistust ei ilmnenu – sageli laulsid ühel kõrgusel mitu sarnase dominantse helikõrgusega liiki.

Elementide varieeruvuse alusel saab isendisiseselt rääkida staatilistest ja dünaamilistest

elementidest. On leitud, et väikseima ühiku – silbi (pulsi) sagedus ja signaali helikõrgus on suhteliselt vähevarieeruvad ning signaali (sirtsatuse) pikkus ja laulu sagedus varieeruvad rohkem (Gerhardt ja Huber 2002). Lauluelementide isendisisesed variatsioonikoefitsiendid 11 sihktiivalise liigi põhjal olid: helikõrguse põhisagedusel kuni 3%, pulsi sagedusel 1-7%, laulu sagedusel (*call rate*) 7-35% (viidatud avaldamata andmetele Gerhardt ja Huber 2002). Samas on signaali pikkuse varieeruvus isenditi väga erinev, ulatudes 1 kuni 30%.

Küsimus sihktiivaliste lauluelementide muutlikkuse kohta laiemas plaanis on, kas see teenib pigem evolutsioonilist eesmärki ümbritsevast helikeskkonnast eraldumiseks, või on eesmärgiks anda emasele võimalus leida laulu põhjal kõige sobivam partner sigimiseks.

Kuna sihktiivaliste akustilise kommunikatsiooni ja ka sigimiskäitumise mitmekesisus on väga suur, siis üldistuste tegemiseks oleks vaja rohkem teada erinevate liikide laulu elementide muutlikkuse kohta. Isegi neil liikidel, kelle kohta on tehtud küllalt põhjanevaid eksperimentaalseid uurimusi, oleks võrdlusmaterjaliks hea teada uuritud lauluelementide üldist muutlikkust nii isendite vahel kui ka isendite sees.

Kuigi sihktiivaliste liigiline mitmekesisus on suur, leiame teadustöodes korduvaid liikide ja perekondade nimesid. See raskendab mõnevõrra laiemal skaalal üldistuste tegemist ning võib tendentslikult esile tuua akustilise kommunikatsiooni mustreid, mis tegelikult on iseloomulikud ühele väikesele grupile. Näiteks leiame suhteliselt palju fonotaksise eksperimente perekonna *Tettigonia* liikidega, rohutirtsudest on palju käsitletud liiki *Chorthippus biguttulus*. Ka uuritava laulu tüübi kohalt esineb mõningane ühekülgsus – põhiliselt on tööd kutselaulu kohta. Võistlus- ning paaritumislaulu analüüsitakse harva, kuigi mitmetes rühmades on sigimiskäitumine just nende erivate laulutüüpidega markeeritud ning eraldi vaadeldav.

2. Töö eesmärk

Töö eesmärgiks on võsaritsika *Pholidoptera griseoptera* laulu tunnuselementide varieeruvuse kirjeldamine ning seoste otsimine tunnuselementide varieeruvuse, temperatuuri ning sama liigi laulu signaalide tiheduse vahel. Liigiomase laulu tuvastamine võib tugineda neile lauluelementidele, mille varieeruvus nii isendite vahel kui ka ühe isendi piires on väike,

suurema varieeruvusega elemendid võivad seevastu olla informatsiooniks isase kvaliteedi hindamisel.

Lauluelementide analüüsitakse nii nende kestvuse, helisageduse kui intensiivsuse osas. Selgitatakse välja, millised on staatilised ja dünaamilised elemendid ning kas tunnuselementide muutlikkuses on ka omavahelist korreleerumist. Tuuakse sisse võsaritsika koorislaulmist kirjeldav näitaja ning seda kasutatakse liigi lauluelementide muutlikkuse analüüsis.

3. Materjal ja metoodika

3.1 Uurimisobjekt - võsaritsikas *Pholidoptera griseoptera*

Võsaritsikas *Pholidoptera griseoptera* DeGeer (Lisa 1) on lennuvõimetu sihktiivaline, kes asustab metsaservasid, lagendikke, hekke (Diekötter et al 2005), parke, aedasid, põõsastikke, teepeenraid (Karjalainen, 2009), Eestis kõige sagedamini põldmarjapuhmaid (Albrecht, 1963). Ta ei roni puude otsa ega liigu ka taimestikuta maa peal, eelistab olla taimestiku varjus või lehtedel (Karjalainen, 2009). *P. griseoptera* on ainuke liik oma perekonnast, kes elab Põhja-Euroopa lauskmaadel (Ragge, Reynolds, 1998). Teised selle perekonna liigid esinevad mägedes.

Eestis on võsaritsikat leitud Lääne-Eestist, Saaremaalt, Hiiumaalt ja Põhja-Eestist kuni Lahemaani (Albrecht, 1963; autori vaatlus- ja kuulamisandmed). Lääne-Eestis on teda leitud kuni 30 km kauguselt sisemaalt, üksikute populatsioonidena, Põhja-Eestist ainult rannikulähedastel aladel (autori andmed). Võsaritsika levik sõltub lävendtemperatuuri ületavate päevade summast (Hartley ja Warne 1973), seetõttu võib oletada, et just mereäärsete piirkondade pehmem kliima määrab tema levikut Eestis.

Laulavad ainult isased loomad striduleerimise teel. Võsaritsikal, nagu enamusel teistelgi ritsikalistel, koosneb stridulatsiooniparaat vasakul tiival asuvast sirisoonest ehk poognast ning paremal tiival asuvast siriliistust ning peeglist – vibreerivast membraanist (Lisa 2 ja 3).

Neil esineb kahte liiki laulu (Jones 1966) – enamasti kolmest silbist (*syllable*, *echeme*) koosnevate sirtsatuste (*chirp*) jada (kutselaul) ning kuni 4 sekundi pikkune paljudest silpidest

koosneb striduleerimine (võistluslaul). Esimest liiki laulu esitavad isased kas üksinda või teiste isastega kooris lauldes. Käesolevas töös on uuritud esimest liiki laulu. See koosneb 40-120 ms pikkustest sirtsatustest, mis omakorda jaotuvad kolmeks või mõnikord neljaks osasignaali - silbiks (Joonis 1). Üks silp vastab ühele stridulatsioonitsüklile – tiibade avanemisele ja sulgemisele. Tiibade avanemisel tekib samuti heli, kuid antud liigil on see võrreldes tiibade sulgemise heliga väga nõrk ning ei ole mõnikord välitingimustes tehtud lindistuse ostsillogrammil isegi tuvastatav. Tiibade avanemisel tekkivat silpi nimetatakse ka avanemise poolsilbiks (*opening hemisyllabe* – Orci 2002). Käesolevas töös käsitletakse silbina ainult tiibade sulgemisel tekkivat ostsillogrammil selgelt tuvastatavat signaali.

3.2 Helisalvestus, metoodika ja seadmed

Sihktiivaliste laulu uurimine ei ole võimalik ilma tehniliste abivahenditeta. Enamasti on vaja laulu analüüsiks see eelnevalt salvestada. Kuna sihktiivaliste laulu helikõrgus ulatub ultrahelispektrisse, siis selle salvestamisel on oluline nii salvestusseadme kui mikrofonide võime reageerida kõrgetele helisagedustele. Siiski on suur osa uurimistöid tehtud seadmetega, mis on mõeldud kas inimehääle või muusikainstrumentide salvestamiseks ja piirduvad enamasti vaid inimkõrvale kuuldava sagedusvahemikuga või on isegi optimeeritud veel väiksemale vahemikule.

Väga paljudes teadusajakirjadeski avaldatud sihktiivaliste akustilist kommunikatsiooni käsitlevates töödes on kasutatud seadmeid, mis reageerivad inimese kuulmispiirkonnas olevale helide vahemikule, ehk siis kuni 20 kHz. Paljude ritsikate laul on aga väga laia spektrivahemikuga, ulatudes kuni 90 kHz. Just see, et helispekter on lai, võimaldabki laulu rütmiliste omaduste uurimist, vaatamata seadmete piiratusel. Laulu rütmi saab enamasti samamoodi lugeda nii laulu 10 kHz sagedusalalt kui 40 kHz sagedusalalt, kui sihktiivalise laul nii kõrgele ulatub. Lisaks mikrofonidele piirab salvestatava ja taasesitatava heli kõrgust ka seadme diskreetimissagedus (*sampling rate*). See peaks olema kaks korda suurem kui meie poolt soovitatav kõige kõrgem salvestatav/esitatav heli. Heli taasesitamiseks mõeldud laiatarbeseadmetel on diskreetimissagedus tavaliselt 44 kHz, s.t. salvestaja suudab maksimaalselt 22 kHz heli salvestada. Joonisel 1 toodud hariliku lauluritsika salvestise spektrogrammilt on näha, et laulu kõrgema sagedusspektriga osa lõpeb ära järsult. See ongi tingitud salvestaja diskreetimissageduse piirangust.

Kasutatavad seadmed seavad piirangud peale ka eksperimentaalsetele uurimistele, kus isenditele esitatakse naturaalselt või sünteesitud laulu ning vaadeldakse nende reageeringut. Sel juhul tuleb arvestada taasesitusel kasutatava seadme sageduskarakteristikuid. Suurem osa laiatarbehelitehnikat piirdub taasesitusel jällegi inimkõrvale kuuldava sagedusvahemikuga, mõnikord väiksemaga. Üheks piiravaks faktoriks on eespool nimetatud diskreetimissagedus, aga ka kõlarite enda ehituslikud eripärad piiravad nende tekitatavate helide diapasooni.

Maailmas on mitmeid teadusasutusi ja ettevõtteid, kus töötatakse välja ja toodetakse spetsiaalselt loomade kommunikatsiooni uurimiseks sobivaid seadmeid ning tarkvara. Näiteks võib tuua Cornell Lab of Ornithology Ameerika Ühendriikides ja Avisoft Bioacoustics Saksamaal. Samas saab edukalt kasutada ka muusika salvestamiseks mõeldud seadmeid ning töötlemistarkvara, arvestades nende piiranguid ning jättes võimaluse selle jaoks, et meie poolt uuritava laulu või häälsuse tunnuselemendi mõõdud võivad osaliselt seadmete vaatluspiirkonnast väljas olla.

Eksperimentaalsete uurimuste võimalused on viimaste aastakümnetega tohutult laienenud. Tarkvaraliselt on võimalik sünteesida kas täielikult digitaalsel teel saadud või salvestatud helidega kombineeritud tehissignaale ning neid katseloomadele kuulamiseks esitada (Helvesen ja Helversen 1997; Schul 1998). See annab vabad käed katsetingimuste loomiseks ning võimaluse muuta just selliseid parameetreid, mis meid huvitavad, olgu siis heli ajalises või helikõrguse aspektist. Siiski ei saa saadud tulemusi alati üksüheselt looduslikesse tingimustesse üle kanda. Loomad võivad reageerida ka sünteesitud superstiimulitele, millel looduses vastet ei ole.

Töös kasutati aastatel 2000, 2002, 2009 ja 2010 Eestis Harju, Lääne, Pärnu, Rapla ja Saare maakonnas (Lisa 4) tehtud helisalvestisi. Kasutati digitaalset helisalvestit HHB Portadat PDR1000 ja Fostex FR 2LE. Salvestiga PortaDAT salvestatud helid samplimissagedusega 44,1 kHz konverteeriti helikaardi Soundblaster Live digitaalsisendi abil (SPDIF) wav helifailideks. Fostex FR 2LE salvestiga salvestatud helide samplimissagedus oli 44,1 kHz, failid salvestati aparadi poolt otse lindistamisel wav-formaati, 24 bitise sügavusega.

Mikrofonidest kasutati Audio Technica 4041 (lindistavate helide vahemik 20-20000 Hz,) ja Audio Technica AT835ST (sagedusvahemik 40-20000 Hz). Ritsiklaste laul ulatub enamasti ka ultrahelialasse, mis antud lindistustehnikaga ei salvestunud. Samas on paljud varasemad uuringute helisalvestised tehtud analoogilises sagedusvahemikus ning pakuvad sobivat

võrdlusmaterjali. Lisaks sellele on nii kuuldavas sagedusalas kui ultraheli sagedusalas tekitatavad helid sünkroonsed ning signaali ajalist kestvust saab mõõta mõlema helikõrgusvahemiku alusel.

Lindistused on tehtud loomulikes tingimustes, putukate loomulikus laulmiskohas ilma neid teisaldamata. Kui ritsikas laulis ühe koha peal, oli mikrofoni kinnitatud statiivile ning suunatud ritsika poole. Kui ritsikas liikus laulmise ajal, hoiti mikrofoni käes ning suunati seda ritsika poole vastavalt tema liikumise suunale. Välitöödel tehtud tähelepanekute põhjal võib öelda, et ühe koha peal laulsid ritsikad pigem pimedas. Lindistuste tegemisel on püütud lindistamistegevuse mõju ritsikatele minimeerida. Samuti on püütud vältida keskkonnamüra (tuul, lehtede sahin, sõidukite müra), et signaal oleks selgemini tõlgendatav. Siiski ei olnud see alati võimalik. Analüüsiks võetud lõigud on pikemast lindistusest valitud nii, et lõik algaks ühtlases tempos lauluga (mis näitab, et putukas on aktiivses laulufaasis). Laulu ajaliste ja intensiivsusparameetrite hindamiseks kasutati programmi Cool Edit Pro 2.0, helikõrguse hindamiseks programmi Sigview 2.2.0. Signaalide algus ja lõpppunktide hindamisel spektrogrammi järgi kasutati järgmisi seadeid: windowing function: Blackmann-Harris, resolution: 128 bands, logarithmic energy plot range 120 dB. Signaalide tugevuse leidmiseks kasutati programmis leiduvat statistilise analüüsi moodulit, iga impulsi juures võeti näit Maximum Sample Value. Kuna kõigi lindistuste puhul oli tegemist stereolindistustega, siis mõõtmisel kasutati ainult vasakut kanalit. Stereosignaali kasutati kuulamise teel konkurentsi iseloomustava näitaja saamiseks. Kui lindistatava signaaliga kattus madalama sagedusega heli (autode müra, mikrofoni hoidmisest tulenevad helid, linnulaul, inimeste hääled), filtreeriti madalamad sagedused välja. Selleks kasutati programmi Cool Edit Pro funktsiooni Scientific filters, high pass. Filtreeritav vahemik oli enamasti 0-250 Hz, linnulaulu puhul kuni 5000 Hz. Võsaritsika laulu helikõrgus algab sageduselt ca 7000 Hz, nii ei mõjutanud selline filtreerimine analüüsitava signaali.

Kokku kasutati uurimuses 34 isendi lindistusi. Analüüsitava ühikute – sirtsatuste – koguarv oli 880. Originaalsalvestused olid erineva pikkusega, kuid analüüsiks valiti sellised lõigud, kus mõõdetava isendi laul oleks selgesti eristatav taustal laulvate isendite laulust. Kuna võsaritsikad liiguvad lauldes, siis mõnes lindistuses lähenesid lindistuse jooksul isendid üksteisele sedavõrd, et signaalide eristamine osutus hiljem võimatuks. Samuti jäid välja mitmed lindistused, kus helipildis läheduses asetsev teine ritsikaliik – *Tettigonia cantans* –

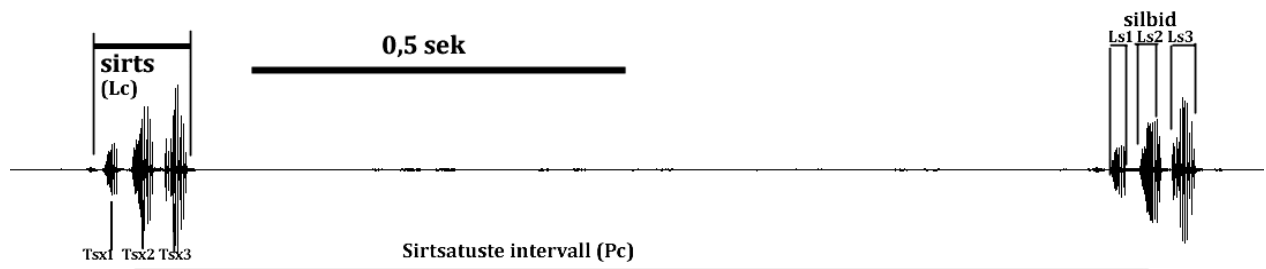
maskeeris oma lauluga osa uuritava ritsika helikõrgusest. Osa selliseid lindistusi leidis siiski kasutamist laulu rütmilise struktuuri analüüsiks.

Lõppkokkuvõttes valiti välja lõigud, milles oli vähemalt 20-30 sirtsatust või mis olid vähemalt 30 sekundi pikkused. Arvesse võeti siiski ka mõned lindistused, kus üksikute sirtsatuste arv oli 10-20. Need olid aeglase tempoga laulvad isendid ning nende lindistuste pikkus oli 60-90 sekundit. Kuna sirtsatuste rütm oli erinevatel isenditel erinev, siis võrreldavate lõikude pikkused tulid erinevad. Välisoludes saadud lindistuste eripärad (lindistust segavad faktorid – tuules liikuv taimestik, tuule mõju mikrofonile, ebakindel lindistusasend, putukate liikumine raskesti ligipääsetavasse kohta jne) tingisid võrreldavate lõikude suhtelise lühiajalisuse.

3.3 Uuritavad parameetrid, nende analüüsi meetodid

Salvestiste fonogrammide ja spektrogrammide võeti järgnevad mõõdud:

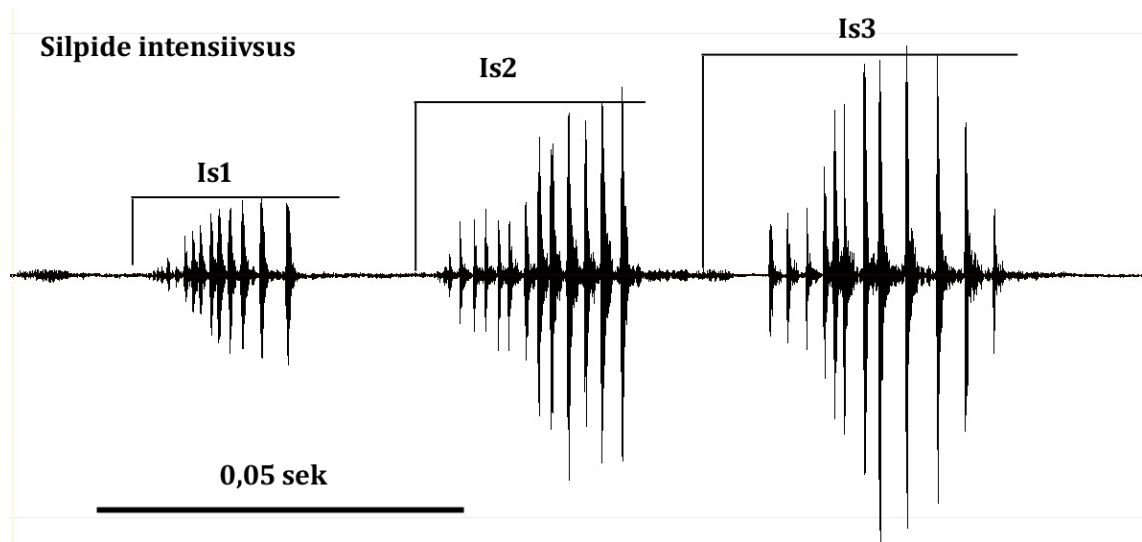
1. **Silbi asukoht ajaskaalal (T_s).** Mõõdeti silbi kõige tugevama osa järgi, kasutades helitöötlusprogrammi vastavat mõõtmismoodulit, kuna paljudel juhtudel oli visuaalselt raske hinnata, millisel hetkel silp algas (joonis 1).



Joonis 1 Võsaritsika laulu põhielemendid ja nende tähised tekstis. Üks sirtsatus koosneb kolmest silbist. Sirtsatuse pikkus L_c , kahe järjestikuse sirtsatuse intervall P_c , silpide pikkus L_{s1} , L_{s2} , L_{s3} , silpide maksimaalse intensiivsuse koht ajateljel T_{sx1} , T_{sx2} , T_{sx3} .

2. **Silpide intensiivsus (I_s).** (Joonis 2) Seda näitajat saab kasutada ainult ühes sirtsatuses olevate silpide omavaheliste intensiivsuse suhte saamiseks (vt tagapool) ning selle suhtarvu statistiliseks analüüsiks. Väritingimustes on raske hoida kontrolli all putuka

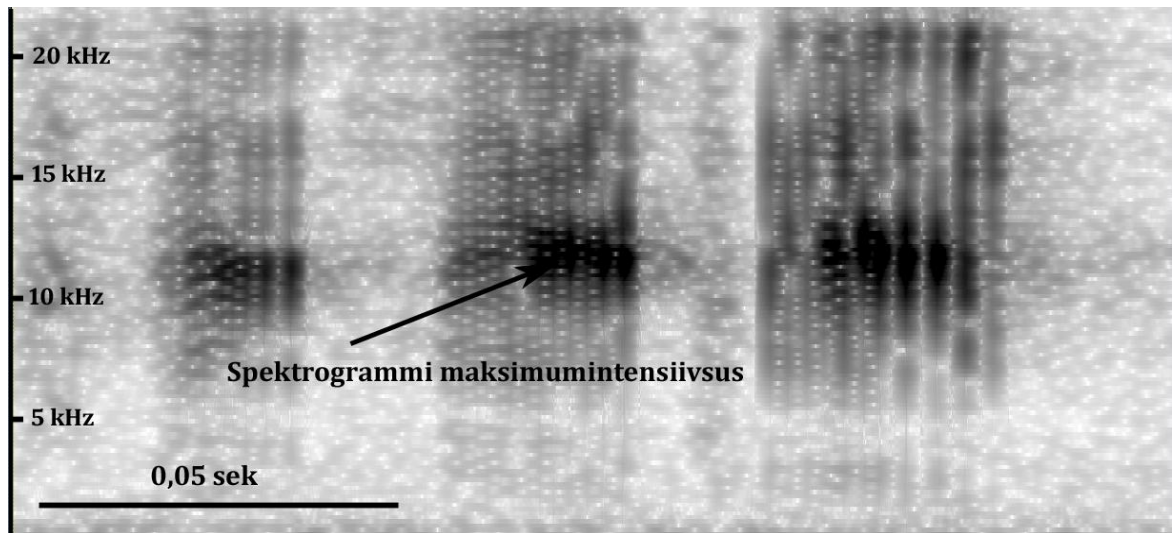
kaugust mikrofonist (putuka piiramatu liikumisvabadus, taimestiku piirav toime) ja signaali summutavaid lisafaktoreid (taimestik), seetõttu ei saa signaalide intensiivsust erinevate lindistuste vahel võrrelda. Küll aga saab kasutada silpide omavahelise intensiivsuse suhte võrdlust. Ühe sirtsatuse piires järgnevad silbid üksteisele väga lühikese ajavahemiku järel (mõõdetav kümnetes millisekundites) ning selle aja jooksul on vähetõenäoline putuka liikumisest tulenev intensiivsuse muutus.



Joonis 2 Üks sirtsatus, mis koosneb kolmest silbist. Silpide intensiivsuse tähised: Is1, Is2, Is3

3. **Silpide pikkus (L_s).** See näitaja mõõdeti sonogrammi järgi, hinnates visuaalselt impulsi algus- ja lõpukohta graafikul (joonis 1).
4. **Sirtsatuse pikkus (L_c).** See näitaja mõõdeti sonogrammi järgi, hinnates sirtsatuse esimese silbi alguskohta ning viimase silbi lõpukohta graafikul (joonis 1).
5. **Sirtsatuste intervall (P_c).** See näitaja mõõdeti iga sirtsatuse teise silbi alguskohast kuni järgmise sirtsatuse alguskohani (joonis 1). Teine silp valiti seetõttu, et selle algushetk oli sonogrammidel kõige selgemalt tuvastatav. Intervalli saab arvutada ka T_s kaudu. Kuna silbi maksimaalne intensiivsus ei lange alati kindlale silbi kindlale osale, siis T_s kaudu arvutatav intervall ei pruugi olla sama, mis P_c.

6. **Laulu helikõrgus (Fr).** Ka see näitaja mõõdeti iga sirtsatuse teise silbi järgi, kuna antud silp oli kõige stabiilsema kestva tugevusega (joonis 3).



Joonis 3 Signaali sagedusmaksimum spektrogrammil

7. **Konkurents (K).** Hindamaks koos laulvate isaste arvu mõju võsaritsikate laulule, toodi sisse uudne näitaja, mis iseloomustab lindistuspaias kuuldavate võsaritsika sirtsatuste tihedust ning kaudselt ka seal laulvate isendite hulka. Näitaja on saadud sonogrammilt visuaalselt signaale kokku lugedes, hinnates seda paralleelselt kuulamise abil. Saadud numbrid on küll üsna jäme üldistus, kuna nõrkade signaalide kokkulangemisel ei ole võimalik eristada, kas on tegemist ühe või kahe signaaliga. Kaheldava signaali puhul jäeti signaal pigem lugemata. Selle näitaja varieeruvus erinevates laulmiskohtades on küllalt suur ning sisulise poole pealt kirjeldab ilmekalt antud kohas laulvate ritsikate tihedust. Laulvate ritsikate kokkulugemine eeldaks lugemiskohas ringiliikumist ja ritsikate häirimist, see omakorda võib viia osade ritsikate laulu katkestamiseni ning tekitada olukorra, kus loetakse vähem isendeid, kui tegelikult laulis. Arvesse võttes välitingimustes arvukusandmete saamise komplitseeritust ning alternatiivsete meetodite puudusi, on antud viisil saadud näitaja küllalt hea kirjeldusvõimega. Näitaja nimetus –

konkurents – on tinglik ning ei see ei peegelda ritsikate sigimiskäitumise konkurentsi mõiste kõiki aspekte. Ühe lindistuse puhul jäeti see faktor arvutamata, kuna taustal kõlasid valdavalt võsaritsika võistluslaulud.

Tuletatud parameetrid

Mõõdetud parameetrite põhjal leiti suhtelised parameetrid, mis võiks laulu kirjeldada paremini, kui üksikud parameetrid.

Silpide suhteline intensiivsus (SI) $Is1/Is2$

Eelnevalt mõõdetud silpide intensiivsuse põhjal (joon 5) mõõdeti suhteline intensiivsus – silpide intensiivsuse suhe üksteisesse. Kuna esimene silp on selgelt järgnevatest nõrgem, kasutati suhtarvu saamisel esimese ja teise silbi mõõdetud intensiivsusi.

Silpide osakaal sirtsatuses (SO) $Ls1+Ls2+Ls3 / Lc$

See näitaja hindab sisuliselt sirtsatuse terviklikkust. Ta näitab pauside osakaalu sirtsatuses.

2010. aastal tehtud lindistuste juures on mõõdetud ka keskkonna temperatuuri. Temperatuur mõõdeti laulvast ritsikast kuni 2 m kauguselt maapinnal. Mõõtmiseks kasutati termohüromeetrit logerit Comet R3120.

Nõnda leiti põhilised võsaritsika laulu iseloomustavad näitajad, mille puhul võiks eeldada muutlikkust isendite vahel ja isendite sees. Nende näitajate muutlikkuse ning keskkonnafaktoritest sõltuvuse leidmine võimaldab hinnata lauluelementide rolli sugulisel valikul. Mõõdetud parameetrite kohta leiti üldised kirjeldavad statistilised näitajad – keskmised, standardhälbed, maksimumid ja miinimumid. Laulu parameetrite varieeruvust isendite sees ning isendite vahel võrreldi variatsioonikoefitsiendi abil. Hinnati ka laulu parameetrite omavahelist sõltuvust ning sõltuvust konkurentsikoefitsiendist ning temperatuurist. Seda tehti Pearsoni korrelatsioonikordaja abil. Statistiliste arvutuste tegemiseks kasutati programmi Statistica 7 ning MS Office Excel 2007.

Käesolevas töös on viidatud ka terraariumis peetud võsaritsikate vaatlustele. Terraariumis peetud võsaritsikate kogum koosnes neljast isasest ja ühest emasest isendist, keda toideti erinevate taimede ning helbelise kalatoiduga. Ritsikad püüti vastsetena Pärnu maakonnast ning peale seda kestusid nad veel 1-2 korda, enne kui suguküpsuse saavutasid.

4. Tulemused

Võsaritsika laulu põhielement – sirtsatus – koosneb üksikutest silpidest. Käesolevas uurimuses mõõdetud 880 sirtsatusest olid vaid kaks neljasilbilised, teised kõik kolmesilbilised. Neljasilbiliste sirtsatuste osakaal on seega vaid 0,23 %.

Lauluelementide kirjeldavaid statistikuid ning elementide isenditevahelist varieeruvust esitab tabel 1.

Tabel 1 *P. griseoptera* lauluelementide keskmised, varieeruvus isendite vahel.

	<i>Isendeid</i>	<i>Keskmine± standardhälve</i>	<i>Miimum</i>	<i>Maksimum</i>	<i>CV %</i>
Helikõrgus (Hz)	29	11654 ±1192	9456	14993	10,2
Sirtsatuse pikkus (s)	34	0,08±0,03	0,04	0,19	34,4
2. silbi pikkus (s)	34	0,02±0,007	0,01	0,04	32,7
Sirtsatuste intervall (s)	34	1,89±1,71	0,70	9,83	90,7
Silpide (1.ja 2.) intensiivsuse suhe	29	0,54±0,10	0,28	0,74	18,9
Silpide osakaal sirtsatuses	34	0,67±0,04	0,58	0,76	6,1

Tunnuselementidest oli kõige suurem varieeruvus sirtsatuse intervallil (CV=90,7 %). Ka sirtsatuse pikkuse varieeruvus isendite vahel oli märkimisväärne (CV=34,4 %). Väikese isenditevahelise varieeruvusega oli silpide osakaal sirtsatuses (CV=6,1 %) ning laulu helikõrgus (CV=10,9 %).

Vaadeldes laulu tunnuselementide isenditesisest varieeruvust (tabel 2), torkab silma, et kõige suurem on see sirtsatuste intervallil (keskmine CV=26,3%) ning kõige väiksem sirtsatuse pikkusel (keskmine CV=2,7%). Helisageduse muutlikkuses näeme suuri kõikumisi – kõige väiksema varieeruvusega isendil oli CV 1,7%, kõige suurema varieeruvusega isendil 20,4% (keskmine CV=8,3%).

Tabel 2 *P. griseoptera* lauluelementide isendisene varieeruvus CV (%).

<i>Isend</i>	<i>Helikõrgus</i>	<i>Sirtsatuse pikkus</i>	<i>Teise silbi pikkus</i>	<i>Sirtsatuste intervall</i>	<i>Silpide intensiivsuse suhtarv</i>	<i>Silpide osakaal sirtsatuses</i>
1	20,4	2,2	5,3	27,9	13,7	2,6
2	4,3	3,0	7,1	24,3	15,6	2,2
3	6,6	2,4	7,8	21,3	19,5	3,9
4	3,2	1,7	5,4	15,9	12,2	2,6
5	1,7	4,0	7,0	22,2	15,9	3,6
6	6,4	3,7	8,1	47,0	21,7	6,7
7	3,5	1,5	6,7	11,7	20,4	3,5
8	7,2	4,0	6,6	52,4	23,0	3,8
9	20,0	3,3	6,1	29,7	26,8	4,0
10	2,6	1,8	5,4	14,3	14,7	2,9
11		2,1	9,2	24,2		7,1
12		3,6	6,3	20,0		4,2
13	8,1	2,3	6,0	16,4	21,1	3,5
14		3,0	5,3	50,6		3,4
15		2,0	5,3	24,0		6,2
16	16,8	2,9	7,1	34,8	27,0	4,5
17	2,1	2,2	5,4	18,1	23,0	3,1
18	14,7	1,9	9,7	15,8	14,8	4,5
19	13,2	2,6	8,9	40,1	22,4	6,6
20	10,3	6,0	13,9	23,8	33,4	6,6
21	3,4	6,3	10,6	24,4	17,3	4,0
22	14,8	1,8	7,7	13,0	19,4	5,9
23	9,8	2,4	5,8	18,9	19,9	3,8
24	12,4	2,3	8,1	34,2	23,5	4,6
25	9,2	2,4	4,1	43,6	22,1	4,5
26		1,9	7,2	52,6		4,8
27	4,6	2,8	7,3	43,6	18,7	4,4
28	18,7	3,1	8,8	9,8	26,4	6,5
29	4,0	2,1	4,9	39,6	17,9	3,4
30	4,9	2,3	5,3	14,1	21,5	5,7
31	2,2	3,3	8,0	16,4	12,2	3,5

<i>Isend</i>	<i>Helikõrgus</i>	<i>Sirtsatuse pikkus</i>	<i>Teise silbi pikkus</i>	<i>Sirtsatuste intervall</i>	<i>Silpide intensiivsuse suhtarv</i>	<i>Silpide osakaal sirtsatuses</i>
32	7,6	2,5	7,5	24,4	11,9	5,6
33	1,3	3,1	6,8	14,6	8,6	3,9
34	5,9	1,8	10,3	12,1	18,8	4,7
<i>Keskmine</i>	8,3	2,8	7,2	26,3	19,4	4,4

Otsides tunnuselementide omavahelist korrelatsiooni (tabel 3), leiti oluline seos vaid sirtsatuse pikkuse ning 2. silbi pikkuse vahel vahel ($r = -0,97$, $p < 0,05$) ja ka helikõrguse ning silpide suhtelise pikkuse vahel ($r = -0,38$, $p = 0,044$).

Tabel 3 P. griseoptera lauluelementide omavaheline korrelatsioon.

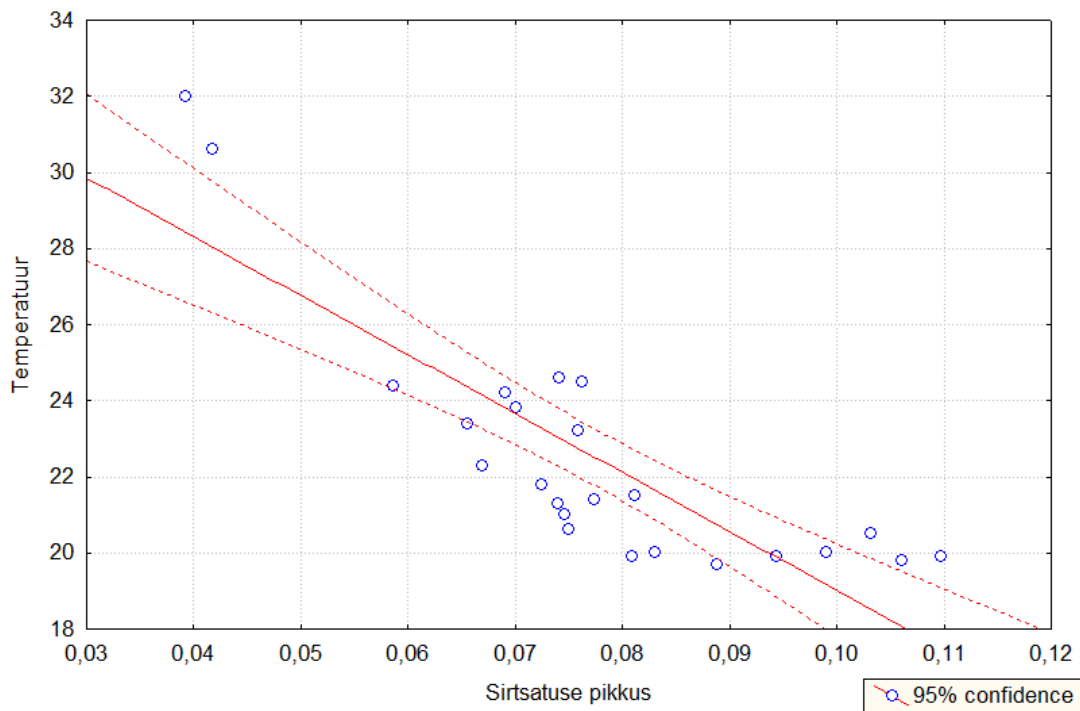
	<i>Intervall</i>	<i>Silpide intensiivsuse suhtarv</i>	<i>Silpide osakaal sirtsatuses</i>	<i>Sirtsatuse pikkus</i>	<i>Helikõrgus</i>	<i>Teise silbi pikkus</i>
<i>Intervall</i>		0,17 N=29 p=0,393	0,18 N=34 p=0,314	0,06 N=34 p=0,741	-0,12 N=29 p=0,552	0,05 N=34 p=0,770
<i>Silpide intensiivsuse suhtarv</i>	0,17 N=29 p=0,393		0,04 N=29 p=0,828	0,04 N=29 p=0,833	-0,19 N=29 p=0,321	0,09 N=29 p=0,631
<i>Silpide osakaal sirtsatuses</i>	0,18 N=34 p=0,314	0,04 N=29 p=0,828		-0,16 N=34 p=0,365	-0,38 N=29 p=0,044	0,01 N=34 p=0,960
<i>Sirtsatuse pikkus</i>	0,06 N=34 p=0,741	0,04 N=29 p=0,833	-0,16 N=34 P=0,365		-0,04 N=29 p=0,830	0,97 N=34 p=0,00
<i>Helikõrgus</i>	-0,12 N=29 p=0,552	-0,19 N=29 p=0,321	-0,38 N=29 p=0,044	-0,04 N=29 p=0,830		-0,06 N=29 p=0,761
<i>Teise silbi pikkus</i>	0,05 N=34 p=0,770	0,09 N=29 p=0,631	0,01 N=34 p=0,960	0,97 N=34 p=0,00	-0,06 N=29 p=0,761	

2010. a. lindistustel mõõdeti ka laulmiskoha temperatuuri. Laulu tunnuselementidest oli temperatuuril oluline seos sirtsatuse pikkusega ($n=24$, $r=-0,84$, $p<0,001$) (joonis 4) ning üksiku silbi pikkusega ($r=0,83$, $p<0,001$).

Teistel tunnuselementidel olulist seost temperatuuriga ei leitud (tabel 4).

Tabel 4 *P. griseoptera* lauluelementide seos temperatuuriga (temperatuurivahemik 19-32 C).

	<i>Helikõrgus</i>	<i>Sirtsatuse pikkus</i>	<i>Teise silbi pikkus</i>	<i>Sirtsatuse intervall</i>	<i>Silpide intensiivsuse suhe</i>	<i>Silpide osakaal sirtsatuses</i>
Temperatuur	0,01	-0,84	-0,83	-0,04	-0,11	0,22
	N=19	N=24	N=24	N=24	N=19	N=24
	$p=0,959$	$p=0,000$	$p=0,000$	$p=0,843$	$p=0,660$	$p=0,305$



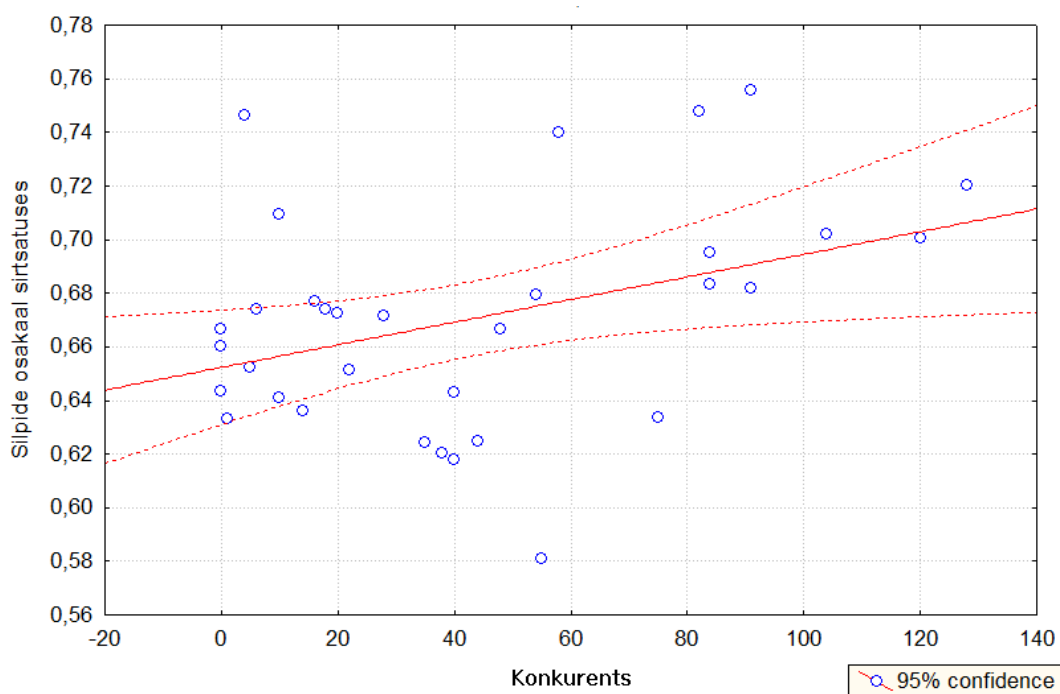
Joonis 4 *P. griseoptera* sirtsatuse pikkuse ja temperatuuri seos ($n=24$, $r=-0,84$, $p<0,001$).

Uuriti ka laulu tunnuselementide sõltuvust laulmiskohas kuuldavate teiste võsaritsikate poolt tekitatud signaalide üldfoonist ehk nn konkurentsifaktorist (tabel 5).

Tabel 5 *P. griseoptera* laulu tunnuselementide seos konkurentsifaktoriga.

	<i>Helikõrgus</i>	<i>Sirtsatuse pikkus</i>	<i>Sirtsatuse intervall</i>	<i>Silpide intensiivsuse suhe</i>	<i>Silpide osakaal sirtsatuses</i>
Konkurents	-0,20	0,30	-0,28	-0,35	0,38
	N=28	N=33	N=33	N=28	N=33
	p=0,298	p=0,086	p=0,119	p=0,070	p=0,029

Oluline seos tuvastati vaid ühe lauluelemendi – silpide suhtelise pikkuse – ja konkurentsifaktori vahel ($r=0,38$, $p=0,029$) (joonis 5).

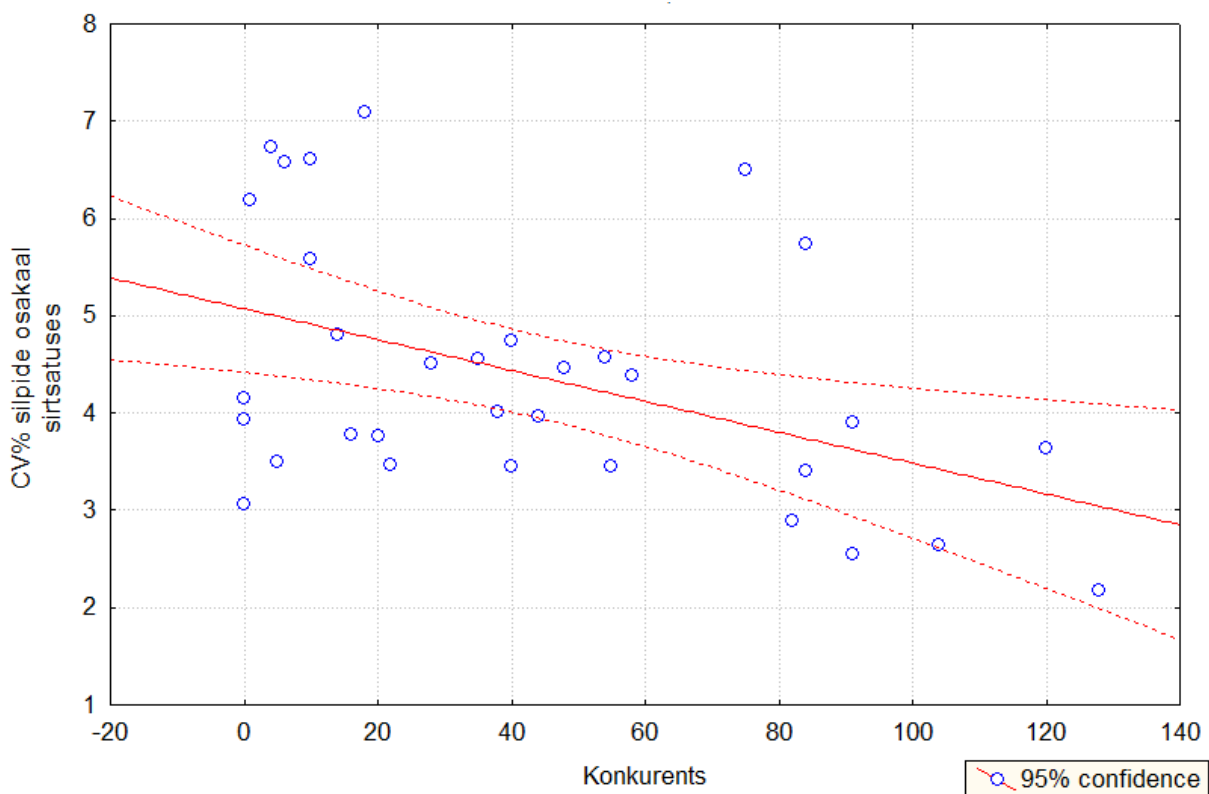


Joonis 5 *P. griseoptera* silpide osakaalu ja konkurentsifaktori omavaheline seos ($n=33$, $r=0,38$, $p=0,029$).

Uurides laulu tunnuselementide isendisisese varieeruvuse ja konkurentsifaktori seost (tabel 6), leiti viimase negatiivne korrelatsioon ühe lauluelemendiga. Korraga kuuldavate signaalide arvu suurenedes muutus silpide osakaalu suhtarvu varieeruvus väiksemaks ($r=-0,45$, $p=0,008$, joonis 6).

Tabel 6 *P. griseoptera* laulu tunnuselementide varieeruvuse ja konkurentsifaktori seos.

	<i>Helikõrgus</i>	<i>Sirtsatuse pikkus</i>	<i>Sirtsatuste intervall</i>	<i>Silpide intensiivsuse suhe</i>	<i>Silpide osakaal sirtsatuses</i>
Konkurents	-0,004	-0,16	-0,19	-0,22	-0,45
	N=28	N=33	N=33	N=28	N=33
	p=0,982	p=0,364	p=0,293	p=0,257	p=0,008



Joonis 6 *P. griseoptera* silpide osakaalu isendisese varieeruvuse ja konkurentsifaktori seos (n=33, r=-0,45, p=0,008).

5. Arutelu

Perekonna *Pholidoptera* Euroopas elavate liikide seas võib kutselaulu struktuuri alusel eristada mitut gruppi (Ragge ja Reynolds 1998; Orci 2002). *Pholidoptera griseoptera* koos liikidega *P. fallax*, *P. transsylvanica* ning *P. femorata* kuuluvad gruppi, mille lühike sirtsatus koosneb enamasti 2-5 silbist ning mida esitatakse varieeruva sagedusega (Ragge ja Reynolds 1998; Orci 2002). Liikidel *P. frivaldskyi* ja *P. littoralis* koosneb sirtsatus enam kui kümnest silbist (Orci 2002), liigil *P. aptera* on küll lühike sirtsatus, kuid seda esitatakse järjest 5-40 korda (Ragge ja Reynolds 1998). Kui *P. griseoptera* enamasti kolmesilbiliste sirtsatustega laulus on leitud teiste tööde järgi aeg-ajalt neljasilbilisi sirtsatusi (Jones 1966) ning isegi nende seeriaid, siis *P. transsylvanica* laulus esinevad alati vaid kolmesilbilised sirtsatused (Orci 2002). Neljasilbilised sirtsatused *P. griseoptera* laulus eelnevad tavaliselt pikemale võistluslaulule, viimane omakorda viib sageli ritsikate füüsilise võitluseni ja ühe isase taandumiseni (Jones 1966). Käesoleva uurimuse alusel ei saa siiski väita, nagu oleks neljasilbiliste sirtsatuste esinemine *P. griseoptera* laulus tavaline – esinemisprotsent oli ainult 0,023. Autori poolt terraariumis vaadeldud isased laulsid tüüpilist kolmesilbilist laulu ka omavahel tundlatega kontaktis olles, ilma et sellele oleks järgnenud võistluslaul. Ilma mahukama statistilise võrdluseta ei saa ka väita, nagu oleks neljasilbiliste sirtsatuste esinemine sellele liigile omasem kui teistele sama perekonna liikidele. Võib oletada, et kutselaulu (*calling song*) vaheldumisel võistluslauluga (*rivalry song*) esineb kutselaulu alguses või lõpus ka rohkemate silpidega sirtsatusi. Ilmselt annaks võistluslaulude helianalüüs lisainfot selle ritsikaperekonna liikide omavahelisele suhtele. Ei saa ka välistada, et eri piirkondade populatsioonid erinevadki kolmesilbiliste sirtsatuste suhtarvu poolest.

Eestis elava ritsika *Metrioptera brachyptera* laulu võib teatud möödustega samuti kolmesilbiliseks nimetada, kuid selles on tuvastatav ka neljas, nõrgem silp ning ka poolsilbid (Ragge, Reynolds 1998). Samas on väheusutav, et *P. griseoptera* emased võiks *M. brachyptera* laulu enda liigi omaks pidada. Liigil *M. brachyptera* ei esine isaste kooris laulmist, tavaliselt ei laula nad ka pimeduses ning sirtsatuste intervall, erinevalt liigist *P. griseoptera*, sõltub temperatuurist (Ragge ja Reynolds 1998). Võiks oletada, et *P. griseoptera* isaste suutlikkus interaktiivselt sirtsatuste intervalli muuta on liigi tuvastamisel emase poolt olulise tähendusega. Signaali jaotumine silpideks ei tundu olevat oluline isastele

võsaritsikatele laulu stimuleerimisel, sest laulu on suudetud manipuleerida ka kunstlikult loodud ühesilbiliste signaalidega või lihtsalt inimese poolt suuga tehtud häälotsusega (Jones 1966).

P. transsylvanica laulus on enamasti tuvastatav ka tiibade avanemisel kostuv poolsilp (Orci 2002), mida *P. griseoptera* laulu ostsillogrammil peaaegu üldse näha pole. Kui poolsilbi kuuldavus ehk intensiivsus on oluline liigikaaslase tuvastamiseks, siis võiks emasele ritsikale olla laulu tuvastamiseks oluline ka silpidevahelise intensiivsuse erinevus. Antud töös vaadeldigi esimese ja teise silbi vahelise intensiivsuse omavahelist suhet ning selle varieeruvust isendite siseselt ning isendite vaheliselt. *Pholidoptera griseoptera* laulus on juba pealiskaudsel ostsillogrammide vaatlemisel nähtav esimese silbi suhteliselt väiksem intensiivsus järgnevatega võrreldes. Esimese ja teise silbi intensiivsuse suhte variatsioonikoeffitsient ei olnud küll vaadeldud tunnustest kõige väiksem, kuid siiski suhteliselt väike (CV=16,6%) võrreldes näiteks sirtsatuse intervalli või pikkusega. Võimalik, et välitingimustes saadud lindistuselt signaali intensiivsuse mõõtmine on suurema mõõtmisveaga ning see mõjutab ka varieeruvuse määra. Esimese ja teise silbi intensiivsuse suhe oli tugevalt seotud lindistuskohas kuuldavate teiste sama liigi isendite häälotsuste sagedusega. Mida rohkem ajaühiku kohta taustal kuulda teiste isaste häälotsusi, seda vähem varieeruv see näitaja antud kohas laulval isendil oli.

Laulu helikõrgus on liigiomane tunnus, mille isenditevaheline varieeruvus on väike (Herhardt ja Huber 2002), kuid mitmetes uurimistöodes, kus kirjeldatakse liigi laulu omadusi, ei pöörata kahjuks tähelepanu helikõrgusele (Bridle ja Butlin 2002; Buzzetti et al 2006; Zuk et al 2008) ning seetõttu on raske teha üldistusi helikõrguse kui tunnuselemendi olulisuse kohta võrreldes teiste laulu parameetritega. Käesolevas töös selgus, et laulu helikõrgus oli nii isenditevaheliselt kui isenditesiseselt suhteliselt väikese varieeruvusega (CV on vastavalt 10,2 ja 8,27). Gerhardt ja Huber (2002) said 11 kilgi ja ritsikaliigi põhjal sihktiivaliste (*Orthoptera*) põhihelisageduse isenditesiseseks varieeruvuseks veelgi väiksema numbriga $\leq 3\%$. Käesolevas töös esitatud andmete põhjal selgub, et osadel isenditel on dominantse helikõrguse varieeruvus väga väike, osadel tunduvalt suurem (tabel 5). Suurema varieeruvusega isendite algandmeid vaadates on näha, et dominantne helisagedus kõigub paari kindla väärtuse ümber. Üks nendest väärtustest on valimi keskmise (11 654 Hz) lähedal, teine tavaliselt 14-15 kHz läheduses. See tähendab, et seal piirkonnas asub subdominantne helisagedus, mis teatud tingimustel ja teatud

isendite juures on tugevam kui dominantne helisagedus.

Ka dominantse helisageduse keskmine väärtus läheb vastuollu teiste tööde andmetega. Võsaritsika laulu domineerivaks helikõrguseks käesoleva töö andmeil on 11 654 Hz. Kirjanduses viidatakse dominantsele helikõrgusele 20 000 Hz (Heller ja Arlettaz 1994). Sellele vastuolule võib olla mitu seletust. Esiteks võib erinevus helikõrguste intensiivustes tekkida kasutatavate mikrofonide ja eelvõimendite erinevatest karakteristikutest. Mikrofonide tundlikkus mõnele spektriosale võib olla suurem või väiksem. Keskkond võib samuti mõjutada kõrgemate helide sumbumist (Keuper ja Kühne 1983; Römer ja Lewald 1992).

Käesolevas töös kasutatud lindistustes oli paljudel kordadel kuulda ka ritsika *Tettigonia cantans* laulu, mis oli mõnikord nii intensiivne, et võsaritsika signaali oli raske eristada. Kuna teiste liikide laul võib mõjutada ritsiklaste käitumist ja võimet oma liigi laulu kuulda (Greenfield 1988; Römer et al 1989), siis võib ka oletada, et *T. cantans* laul mõjutab ka võsaritsikaid. Seda oleks huvitav uurida võsaritsika levikuandmete valguses – Saaremaal ja Hiiumaal ei leidu harilikku lauluritsikat *T. cantans*, küll aga on kõikjal tavaline võsaritsikas. Hariliku lauluritsika dominantne helikõrgus on küllaltki laia spektriga, 8-12 kHz piires (Schul et al 1998). Sellesse vahemikku jääb ka võsaritsika laulu dominantne helikõrgus.

Käesoleva töö aluseks oli võsaritsika kutselaul ja kõik järeldused ning oletused on tehtud seda arvesse võttes. Võistluslaulu uurimine võib anda teisi tulemusi ning võistluslaulu kirjeldamisel ei saa ka kasutada samu parameetreid. Näiteks on kilkidel liigist *Teleogryllus oceanicus* kutselaulust erinev paaritumislaul ning viimane on suurema varieeruvusega kui kutselaul (Zuk et al 2007). Milline võiks olla Pholidoptera griseoptera võistluslaulu mõju teistele kooris laulvatele sama liigi isenditele, pole teada. Vaatluste põhjal (autori andmed) võib öelda, et võistluslaulus osalevad korraga kaks või rohkem isendit, teistel juhutudel võivad samaaegselt ühe koorikogumi piires osad isendid esitada võistluslaulu ning teised kutselaulu.

Pholidoptera griseoptera laulu tunnuselementide muutlikkuse kohta on varasemates töödes leitud, et temperatuur mõjutab sirtsatuse pikkust ja sirtsatuste sagedus suureneb (intervall väheneb), kui mitmed isased laulavad koos (Jones 1966). Statistilisi andmeid korrelatsioonide ja varieeruvuse määrade kohta selles töös kahjuks ei toodud. Sugulasliigil *P. transsylvanica* on leitud sirtsatuse pikkuse pöördvõrdeline seos temperatuuriga (Orci 2002). Käesoleva tööga sai temperatuuri seos võsaritsika sirtsatuse pikkusega ka statistilise kinnituse. Sirtsatuse intervalli ja temperatuuri vahel olulist seost ei ilmnenu. Sirtsatuse intervalli ja

isaste kooslaulmist uuriti käesolevas töös nn. konkurentsifaktori abil. Enne lõpliku andmevalimi saamist näitas väiksema valimiga tehtud analüüs seose olemasolu. Statistiline analüüs lõpliku andmekogumiga aga seose olemasolu ei kinnitanud. Samuti ei leitud seost intervalli varieerumise ja konkurentsifaktori vahel. See tundub mõnevõrra ootamatu, sest kirjanduse põhjal (Jones 1966; Ragge ja Reynolds 1998) on võsaritsikate laul kooris lauldes tugevalt omavahel kooskõlastatud, et üksikud sirtsatused ei langeks samale ajale. Üheks võimalikuks segavaks faktoriks võib jällegi olla hariliku lauluritsika *Tettigonia cantans* samaaegne laulmine, mis võib stimuleerida ka võsaritsika laulu või maskeerida oma liigikaaslaste laulu. Väritingimustes tehtud lindistuse alusel on aga selle kontrollimine raske, kuna keskkonnafaktorid ja lindistustingimused võivad olulisel määral mõjutada tulemust. Olulist valgust võiks heita probleemile laborikatsed, kus võsaritsikale esitatakse teise liigi laulu ning registreeritakse laulu rütmi muutus.

Võrreldes laulu tunnuselementide varieeruvust isendite vahel, torkab kohe silma suure varieeruvusega sirtsatuse intervall ($CV=90,7\%$). Kuna selle laulu parameetril ei ilmnenud olulist seost temperatuuriga ning seost korruga laulvate isastega samuti ei tõestatud, jäävad varieeruvuse võimalikud põhjused praegu ilma selge kirjelduseta. Isendisiseselt võib sirtsatuse intervall olla küllaltki stabiilne, mõnedel isenditel oli CV 10-12%, samas osadel isenditel väga korrapäratu sagedusega - CV kuni 52% (tabel 5).

Kui vaadata sirtsatuse koostisosade – silpide – osakaalu sirtsatuse pikkusest tervikuna, siis see on kõige stabiilsem parameeter isenditevahelist varieeruvust arvestades ($CV=6,1$, tabel 1). Isendisene varieeruvus oli sel parameetril veelgi väiksem (tabel 5). Selle järgi võiks arvata, et silpide ja pauside (avanemise poolsilpide) vahetõrge annab emasele infot laulu liigiomasuse kohta. Sama võiks väita ka eelnevalt vaadeldud signaali helikõrguse kohta. Need kaks tunnust näitavad isenditi ka omavahelist suhteliselt olulist korrelatsiooni. Lisaks sellele on silpide osakaalu varieeruvus isendisiseselt seda väiksem, mida rohkem on teiste isendite signaale taustal kuulda. S.t. koorislaulmine tugevdab indiviidi silpide suhtelise osakaalu stabiilsust. On oletatud, et koorislaulmine tõstab emaste isendite sigimisvalmidust või on sellele lausa eelduseks (kokkuvõtvalt Gerhardt ja Huber 2002). Kui antud tunnus koorislaulmise käigus eriti konkreetselt väljendub, siis võib-olla just selles peitub võti emase ettevalmistamisel paaritumiseks.

Töös leitud tugevad korrelatsioonid sirtsatuse pikkuse ja sirtsatuse teise silbi vahel

ning nende parameetrite paralleelselt tugevad korrelatsioonid temperatuurid seletuvad lihtsalt asjaoluga, et sirtsatus on silpide summa ning silpide varieeruvus avaldub ka sirtsatuse varieeruvuses.

Uuritud lauluelementidest võiks nimetada liigiomasteks, vähese varieeruvusega nii isendite vahel kui isendite sees kolme tunnust – silpide arvu, signaali dominantset helikõrgust ja silpide ning sirtsatuse pikkuste suhtarvu. Signaali dominantse helikõrguse vähene isenditevaheline varieeruvus on leidnud kinnitust mitmetes sihktiivaliste rühmades (Howard ja Hill 1991; Gerhardt ja Huber 2002). Silpide pikkuse suhtarvu varieeruvust ei ole teistes töödes vaadeldud. Nii silpide kui ka sirtsatuste pikkus eraldi võetuna on sihktiivalistel isendite vahel suure varieeruvusega (Gerhardt ja Huber 2002, Howard ja Hill 2006). Nagu ka käesolev töö näitas, sõltuvad mõlemad näitajad temperatuurist ja see võib ka seletada suure varieeruvuse. Mõnel sihktiivaliste liigil on tõestatud sirtsatuse pikkuse ja intervalli omavaheline korrelatsioon (Schatral ja Bailey 1991). *Pholidoptera griseoptera* kohta käesoleva uurimuse andmetel seda väita ei saa. Sirtsatuste intervalli võib aga antud liigi puhul pidada üheks sugulise valiku kriteeriumiks, selle varieeruvus oli silmatorkavalt suur. Kuna selle liigi isased laulavad kooris ning sünkroniseerivad laulu rütmi, on sugulisel valikul lisaks sirtsatuste intervallile ilmselt oluline ka isaste omavaheline interaktsioon laulmisel. Ka silpide omavahelise intensiivsuse suhtarv oma suhteliselt suure varieeruvusega võib sisaldada informatsiooni, mida emane saab isase hindamisel kasutada, kuid ka selle näitaja kohta puuduvad võrdlused teistest töödest.

6. Kokkuvõte

Käesolev töö uurib võsaritsika (*Pholidoptera griseoptera*) laulu iseloomulikke tunnuseid, mis kirjeldavad laulu helikõrgust, intensiivsust, ajalist kestvust ning struktuuri. Looduslikes tingimustes salvestatud laulu parameetrid mõõdeti ning leiti nende varieeruvus isenditevaheliselt ja isendite siseselt. Laulu tunnuselementide isenditevahelise ja –sisese varieeruvuse põhjal võis eristada väikese varieeruvusega elemente, mis võiks anda emasele informatsiooni liigi tuvastamiseks ning suure varieeruvusega elemente, mis võiks anda informatsiooni isase väärtuse hindamiseks.

Kuna isastel võsaritsikatel esineb kooskõlastatud kooris laulmine, siis pakkus erilist huvi lindistuskoha liigispetsiifilise helitausta seos fookuses oleva isendi laulu tunnuselementidega. Esmakordselt kasutati selle näitaja hindamiseks välitingimustes nn konkurentsifaktorit, mis on sisuliselt kõigi antud lindistuspaigas kuuldavate isaste võsaritsikate signaalide helijälg lindistuse fonogrammil. Lindistuste põhjal selle näitaja olulist ja tugevat seost ühegi laulu tunnuselemendiga siiski ei leitud. Nõrk seos oli vaid silpide osakaalu suhtega sirtsatusest. Võimaliku sekkuva faktorina võis tulemust mõjutada osades lindistuspaikades samaaegselt laulev teine ritsikaliik, kelle laulu helikõrgus kattub osaliselt võsaritsika omaga – *Tettigonia cantans*.

Ilmnes selge seos temperatuuri ja sirtsatuse pikkuse vahel. Temperatuuri tõustes muutus sirtsatus lühemaks. Samas ei leitud seost temperatuuriga ühelgi teisel uuritud parameetril, k.a. sirtsatuse intervallil.

7. Summary: The variation of song characteristics in bush-cricket *Pholidoptera griseoptera* DeGeer.

This study gives an overview of main song characteristics of bush-cricket *Pholidoptera griseoptera* and their variance. The song of *Pholidoptera griseoptera* was described in terms of sound frequency, intensity and temporal structure. The calling songs were recorded in natural settings, their characteristics were quantified and measures of their variation both within and between specimens were calculated. According to variation of characteristics their selection values for species and mate quality recognition were assessed.

P. griseoptera is a well-known chorusing bushcricket. Males synchronize their song to avoid overlapping with each other. To evaluate the possible impact of aggregating singing males to a focal specimen and its song properties, a new type of characteristic was used. The sample recording from each location was analyzed and all chirps from different specimens in the recording were counted. This kind of feature is easily obtained from recordings. However, the song properties did not show a clear correlation with this characteristic. In some recording localities a bush-cricket species with similar song frequency characteristics – *Tettigonia cantans* – could intervene with song response of *P. griseoptera*. Temperature has been shown to have an effect on song of many orthopterans. The length of chirp, which shortened as the temperature rose, was the only song property of *P. griseoptera* that showed correlation with temperature.

8. Tänuavaldused

Avaldan suurt tänu oma juhendajale professor Toomas Tammarule, kes lisaks erialasele nõule ka moraalselt toeks oli ning positiivse ellusuhtumisega nakatas. Tänan ka Kadri Põldmaad, kes aitas teha võsaritsika stridulatsioonielundist „stacking”-foto ning Jaan Luigi, kes lubas TÜ Zooloogiamuuseumi kogudest ühel isendil foto tegemiseks tiiva eemaldada.

9. Kasutatud kirjandus

Albrecht, Z., 1963. Eesti sihktiivalised. Tartu, 1963.

Balakrishnan, R., Pollack, G.S., 1997. Recognition of courtship song in the field cricket, *Teleogryllus oceanicus*. *Animal Behaviour* 51: 353–356.

Bar-Ilan, A. R., Shulov, A., Pener, M. P., 1969. The stridulation of sexually mature males of *Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.) in relation to temperature and some other factors. *Physiological Zoology* 42: 417-428.

Bradbury, J. W., Vehrenkamp, S. L., 1998. Principles of Animal Communication. Sunderland: Sinauer Associates.

Brooks, R., Hunt, J., Blows, M.W., Smith, M.J., Bussiere, L.F., Jennions, M.D., 2005. Experimental evidence for multivariate stabilizing sexual selection. *Evolution* 59 : 871-880.

Chamorro, J.R., Montealegre, F.Z., González R.O., 2007. Determinants of Male Spacing Behaviour in *Panacanthus pallicornis* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Ethology* 113: 1158-1172.

- Deily, J.A., Schul, J.S., 2004. Recognition of calls with exceptionally fast pulse rates: female phonotaxis in the genus *Neoconocephalus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Experimental Biology* 207: 3523–3529.
- Diekötter, T., Csencsics, D., Rothenbühler, C., Billeter, R. and Edwards, P.J., 2005. Movement and dispersal patterns in the bush cricket *Pholidoptera griseoaptera*: the role of developmental stage and sex. *Ecological Entomology* 30: 419-427.
- Diwakar, S., Balakrishnan, R., 2007. Vertical stratification in an acoustically communicating ensiferan assemblage of a tropical evergreen forest in southern India. *Journal of Tropical Ecology* 23: 479-486.
- Dobler, S., Heller K.-G., von Helversen O., 1994. Song pattern recognition and an auditory time window in the female bushcricket *Ancistrura nigrovittata* (Orthoptera: Phaneropteridae) *Journal of Comparative Physiology* 175:67-74.
- Doherty, J.A., Hoy R.R., 1985. The Auditory Behavior of Crickets: Some Views of Genetic Coupling, Song Recognition, and Predator Detection. *The Quarterly Review of Biology* 60: 457-472.
- Eiríksson, T., 1992. Density Dependent Song Duration in the Grasshopper *Omocestus viridulus*. *Behaviour* 122: 121-132.
- Feinberg, D., DeBruine, L. M., Jones, B. C., & Little, A. C., 2008. Correlated preferences for men's facial and vocal masculinity. *Evolution and Human Behavior* 29: 233–241.
- Forrest, T. G., Laojie, D.R., Cusick, D., 2006. Calling Songs, Duets, and Auditory Tuning in Two Cryptic Katydid (Tettigoniidae: Phaneropterinae: *Amblycorypha*). *Annals of the Entomological Society of America* 99: 978-987.

- Fričová B., Bartoš L., Bartošová J., Panamá J., Šustr P. & Jozífková E., 2007. Females presence and males agonistic encounters in fallow deer *Dama dama* during the rut. *Folia Zoologica* 56: 253–262.
- Gerhardt, H.C., Huber, F., 2002. Acoustic communication in insects and anurans; common problems and diverse solutions. University of Chicago Press, Chicago.
- Gish, S. L., Morton, E. S., 1981. Structural adaptations to local habitat acoustics in Carolina wren song. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 56: 74–84.
- Greenfield, M.D., 1988. Interspecific acoustic interactions among katydids (*Neoconocephalus*): inhibition-induced shifts in diel periodicity. *Animal Behaviour* 36: 684-695.
- Guerra, P. A., Morris, G. K., 2002. Calling communication in meadow katydids (*Orthoptera, Tettigoniidae*): female preferences for species specific wingstroke rates. *Behaviour* 139: 23-43.
- Heller, K.-G., Arlettaz, R., 1994. Is there a sex ratio bias in the bushcricket prey of the scops owl due to predation on calling males? *Journal of Orthoptera Research* 2: 41-42.
- Hartley, J. C., Warne A. C., 1973. The distribution of *Pholidoptera griseoaptera* (DeGeer) (*Orthoptera: Tettigoniidae*) in England and Wales related to accumulated temperatures. *Journal of Animal Ecology* 42: 531-537.
- Heller, K.-G., Helversen, D. von, 1986. Acoustic communication in phaneropterid bushcrickets: species-specific delay of female stridulatory response and matching male sensory time window. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 189-198.

- Helversen, D. von, Helversen, O. von, 1997. Recognition of sex in the acoustic communication of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). *The Journal of Comparative Physiology A* 180: 373-386
- Howard, D. R., Hill, P. S. M., 2006. Morphology and calling song characteristics in *Gryllotalpa major* Saussure (Orthoptera: Gryllotalpidae). *Journal of Orthoptera Research* 15: 53-57.
- Hristov, N.I., Conner, W.E., 2005. Sound strategy: acoustic aposematism in the bat-tiger moth arms race. *Naturwissenschaften* 92: 164–169.
- Johansson, A., Liberg, O., 1996. Functional aspects of marking behaviour by male roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Mammalogy* 77: 558–567.
- Jones, M. D. R., 1966. The acoustic behaviour of the bush cricket *Pholidoptera griseoptera*. *Journal of Experimental Biology* 45: 15-44.
- Karjalainen, S., 2009. Suomen heinäsiirakat ja hepokatit. Hämeenlinna.
- Keuper, A., Kühne, R., 1983. The acoustic behaviour of the bushcricket *Tettigonia cantans*. *Behavioral Processes* 8: 125-145.
- Korsunovskaya, O. S., 2008. Acoustic signals in katydids (Orthoptera, Tettigonidae). Communication I. *Entomological Review* 88: 1032-1050.
- Latimer, W., 1981. Variation in the song of the bush cricket *Platycleis albopunctata* (Orthoptera, Tettigoniidae). *Journal of Natural History* 15: 245-263.
- Latimer, W., 2008. Acoustic competition in bush crickets. *Ecological Entomology* 6: 35-45.

- Lehmann, G. U. C, Lehmann, A. W., 2008. Bushcricket song as a clue for spermatophore size? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 569–578.
- Meyer, J., Elsner, N., 1996. How well are frequency sensitivities of grasshopper ears tuned to species-specific song spectra? *The Journal of Experimental Biology* 199: 1631-1642.
- Myrberg, A. A., 1981. Sound communication and interception in fishes. In *Hearing and Sound Communication in Fishes* (ed. W. N. Tavolga, A. N. Popper and R. R. Fay), 395 - 426. New York: Springer-Verlag.
- Orci, K. M., 2001. A description of the song of *Pholidoptera transsylvanica* (Fischer-Waldheim, 1853) (*Orthoptera: Tettigoniidae*). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 47: 301-310.
- Orci, K. M., 2002. On the bioacoustics and morphology of some species-groups of *Orthoptera*. Ph.D Thesis, University of Debrecen Faculty of Science, Debrecen.
- Otte, D., 1992. Evolution of cricket songs. *Journal of Orthoptera Research* 1: 25-49.
- Owings, D. H., Morton, E. S., 1998. *Animal Vocal Communication: A New Approach*. Cambridge.
- Ragge, D. R., Reynolds, W. J., 1998. *The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe*. Harley Books, Colchester.
- Robillard, T., Desutter-Grandcolas, L., 2004. High-frequency calling in *Eneopterinae* crickets (*Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae*): an adaptive radiation revealed by phylogenetic analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 577–584.

- Robinson, D. J., Hall, M. J., 2002. Sound Signalling in *Orthoptera*. In: Evans, Peter ed. *Advances in Insect Physiology*, Elsevier Ltd. 151-258.
- Römer, H., Bailey, W. J., Dadour, I., 1989. Insect hearing in the field. III. Masking by noise. *Journal of Comparative Physiology A* 164: 609-620.
- Römer, H., Lewald, J., 1992. High-frequency sound transmission in natural habitats: implications for the evolution of insect acoustic communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 437-444.
- Roper, T. J., Shepherdson, D. J., Davies, J. M., 1986. Scent Marking with Faeces and Anal Secretion in the European Badger (*Meles meles*): Seasonal and Spatial Characteristics of Latrine Use in Relation to Territoriality. *Behaviour* 97: 94-117.
- Savage, K. E., Hunt, J., Jennions, M. D., Brooks, R., 2005. Male attractiveness covaries with fighting ability but not with prior fight outcome in house crickets. *Behavioral Ecology* 16: 196-200.
- Schatral, A., Bailey, W. J., 1991. Song Variability and the Response to Conspecific Song and to Song Models of Different Frequency Contents in Males of the Bushcricket *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behaviour* 116: 163-179.
- Schul, J., Helversen, D. von, Weber, T., 1998. Selective phonotaxis in *Tettigonia cantans* and *T. viridissima* in song recognition and discrimination *Journal of Comparative Physiology A* 182: 687-694.
- Schul, J., 1998. Song recognition by temporal cues in a group of closely related bushcricket species (genus *Tettigonia*). *Journal of Comparative Physiology A* 183: 401-410.

- Schulze, W., Schul, J., 2001. Ultrasound avoidance behaviour in the bushcricket *Tettigonia viridissima* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Experimental Biology* 204: 733-740.
- Slabbekoorn, H., Smith, T. B., 2002. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: an analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution* 56: 1849–1858.
- Stiedl, O., Hoffmann, E., Kalmring, K., 1994. Chirp rate variability in male song of *Ephippigerida taeniata* (Orthoptera: Ensifera). *Journal of Insect Behavior*, 7: 171-181.
- Stumpner, A., Meyer, S., 2001. Songs and the function of song elements in four duetting bushcricket species (*Ensifera*, *Phaneropteridae*, *Barbitistes*). *Journal of Insect Behavior* 14: 511–534.
- Stumpner, A., Helversen, O. von, 1992. Recognition of a two-element song in the grasshopper *Chorthippus dorsatus* Zett. (Orthoptera: Gomphocerinae). *Journal of Comparative Physiology A* 171: 405-412.
- Zuk, M., Rebar, D., Scott, S.P., 2008. Courtship song is more variable than calling song in the field cricket *Teleogryllus oceanicus*. *Animal Behaviour* 76: 1065-1071.
- ter Hofstede, H.M., Fullard, J.H., 2008. The neuroethology of song cessation in response to gleaning bat calls in two species of katydids, *Neoconocephalus ensiger* and *Amblycorypha oblongifolia*. *Journal of Experimental Biology* 211: 2431-2441.
- Vander Meer, R.K., Alonso L.E., 1998. Pheromone Directed Behavior in Ants. In: *Pheromone Communication in Social Insects*. Edited by: Vander Meer RK, Breed M, Espelie KE, Winston M. Boulder, CO: Westview Press

Verburgt, L., Ferguson, J. W. H., 2010. Mate choice in field crickets: can females acoustically detect male body size? *Journal of Ethology* 28: 141-151.

Walker, T.J., 1975. Effects of Temperature on Rates in Poikilotherm Nervous Systems: Evidence from the Calling Songs of Meadow Katydid (*Orthoptera: Tettigoniidae: Orchelimum*) and Reanalysis of Published Data. *Journal of Comparative Physiology* 101: 57-69.

Walker, T.J., Forrest, T.G., 1989. Mole Cricket Phonotaxis: Effects of Intensity of Synthetic Calling Song (*Orthoptera: Gryllotalpidae: Scapteriscus acletus*). *The Florida Entomologist* 72: 655-659.

Wong, J., Stewart, P.D., Macdonald, D.W., 1999. Vocal repertoire in the European badger (*Meles meles*): Structure, context, and function. *Journal of Mammalogy* 80: 570–588.

10. Lisad



Lisa 1 Isane võsaritsikas *Pholidoptera griseoaptera*



Lisa 2 Võsaritsika vasakul tiival asuv sirisoon ehk poogen



Lisa 3 Vösaritsika paremal tiival asuv peegel ja siriliist

Lisa 4 Lindistuskohad ja -ajad.

<i>Koht</i>	<i>Lindistus (isend)</i>	<i>Kuupäev, kellaeg</i>
Panga, Saaremaa	1-3	5.08.2009 20:20-20:30
Panga, Saaremaa	8-9	5.08.2009 18:12-18:17
Tõrise, Saaremaa	4-5	5.08.2009 22:38-22:52
Pakri poolsaare põhjakallas, Harjumaa	7	29.07.2000 22:48
Risu-Suurküla, Raplamaa	6	17.08.2000 16:10
Matsalu küla, Läänemaa	10	18.08.2000 21:41
Seliste küla, Pärnumaa	11-15, 17-18, 34	16.07.2010 21:41-23:32
Seliste küla, Pärnumaa	33	17.07.2010 0:31
Seliste küla, Pärnumaa	16, 21-32	18.07.2010 3:45-5:24
Kastna nina, Pärnumaa	19-20	17.07.2010 15:50-16:22