

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Linda Puusalu

EFEKTIIVSE KOMMUNIKATSIOONI ROLL
PARASVÖÖTME KAHEPAIKSETE SIGIMISES

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Elin Soomets

TARTU 2015

Sisukord

| | |
|--|----|
| Sissejuhatus | 3 |
| 1. Suguline valik ja isastevaheline konkurents..... | 5 |
| 2. Kommunikatsioon ja selle olulisus reproduktsioonis..... | 8 |
| 2.1. Vokaalne kommunikatsioon..... | 8 |
| 2.2. Visuaalne kommunikatsioon | 11 |
| 2.3. Keemiline kommunikatsioon | 14 |
| 3. Antropogeenne mõju ja looduskaitse | 14 |
| Arutelu | 18 |
| Kokkuvõte | 22 |
| Summary | 23 |
| Tänuavaldus..... | 24 |
| Kasutatud kirjandus..... | 25 |
| LISA 1 | 29 |
| LISA 2 | 30 |

Sissejuhatus

Maailmas on kokku rohkem kui 7400 liiki kahepaikseid (LISA 1), neist 3% on siugkonnalised (*Gymnophiona*), 9% sabakonnalised (*Caudata*) ning 88% päriskonnalised (*Anura*) (Internet 1). Parasvõotmes esinevad ainult päriskonnalised ja sabakonnalised (Narins *et al.* 2007). Antud töös käsitletakse peamiselt parasvõotmes elutsevad päriskonnalisi ja vesilikke.

Parasvõotme kahepaiksed paljunevad varakevadest suve alguseni, peamiselt ajutistes veekogudes, mis kuivavad hilissuveks ära. Sigimisperiood algab täiskasvanud isendite rändega sigimispaika ja seda iseloomustab nii väliste kui ka käitumuslike suguliste tunnuste avaldumine (Hartel *et al.*, 2007). Päriskonnalistel eelneb viljastamisele ampleksus, mille käigus isane hoiab tugeva haardega emasest kinni ja stimuleerib emast munema, viljastades munad koheselt peale väljumist (Wells, 2007). Sabakonnalistel on ilma kopulatsiooni või pikema füüsilise kontaktita kehasisene viljastamine, mille käigus isane väljutab spermatofoori vees asuvale substraadile ja emane korjab selle oma kloaagiga üles (Hartel *et al.*, 2007; Treer *et al.*, 2013).

Evolutsiooni käigus on loomadel välja kujunenud väga erinevaid signaalide süsteeme nii liigisiseseks kui ka liikidevaheliseks kommunikatsiooniks (Lodé *et al.*, 2005). Mõned öise aktiivsusega päriskonnalised tuginevad peamiselt vokaalsele informatsioonile. Teistel on ökoloogiliste piirangute tõttu koos akustiliste signaalidega teabe paremaks edastamiseks arenenud ka visuaalne või keemiline kommunikatsioon (Amézquita & Hödl, 2004; Furtado & Nomura, 2014; Starnberger *et al.*, 2014). Päriskonnaliste visuaalsete ja keemiliste signaalide evolutsioon võib olla tingitud näiteks päevasest eluviisist või vokaalset suhtlust häirivast keskkonna müra (Hödl & Amézquita, 2001; Starnberger *et al.*, 2014). Sabakonnalistel toimub suur osa partnerite vahelisest suhtlusest just läbi keemilise kommunikatsiooni. Visuaalsed märgid jäävad sekundaarseks ning akustilisi signaale peaaegu ei esine (Wells, 2007; Treer *et al.*, 2013).

Sugulise valikuomaduste esitlemine on isasele energeetiliselt kulukas, aeganõudev ja suurendab ohtu kiskjate ees. Selleks, et kaaslase leidmise tõenäosus oleks suurem, on oluline, et signaal leviks võimalikult kaugele, vältides samal ajal kisklust ja parasiitlust. Seega on isased sunnitud balansseerima võimalikult väikese energiakulu piires, et tagada edu tihedas konkurents

(Brepson *et al.*, 2013; Fang *et al.*, 2014). Näiteks tuleb isastel leida tasakaal kutsungi kvaliteedi ja kutsungite rohkuse vahel või valida, kas esitada visuaalseid signaale parema leviga lagedal alal või tihedas taimestik, kus isase lokaliseerimine on raskem nii kiskjatele kui ka potentsiaalsetele kaaslastele (Hödl & Amézquita, 2001; Brepson *et al.*, 2013).

Käesoleva töö eesmärgiks on kirjanduse põhjal anda ülevaade parasvöötme kahepaiksete sigimiskäitumisest ja selgitada välja, milline on efektiivse kommunikatsiooni roll reproduktsioonis. Täpsemalt analüüsitakse isastevahelist konkurentsi; keemilise, visuaalse ja akustilise kommunikatsiooni rolli reproduktsioonis; ja kuidas võib antropogeenne mõju pärssida kommunikatsiooni. Esimene peatükk käsitleb sugulist valikut, sellest tingitud isaste vahelist konkurentsi ja tegureid, mis võivad tagada sigimispaike jõudvatele isastele edu. Teises peatükis keskendutakse kommunikatsiooni olulisusele sigimiskäitumises. Alapeatükkidena käsitletakse eraldi vokaalset, visuaalset, ja keemilist kommunikatsiooni. Kolmandas peatükis vaadeldakse inimtegevusest tulenevaid häiringuid ja nende negatiivset mõju kahepaiksete kommunikatsioonile ning sigimisele.

1. Suguline valik ja isastevaheline konkurents

Sugulise valiku korral on erinevatel sugudel erinev investering sugurakkudesse ja sellest tulenevalt on rohkem investeeritud sugu (reeglina emane) limiteerivaks vähem investeeriva soo esindaja (reeglina isane) paljunemisel (Lande, 1980). Sellest tuleneb isastevaheline konkurents, mis paneb isaseid väljendama potentsiaalsele partnerile kvaliteeti näitavaid sugulisi signaale, (Lande, 1980; Real, 1990; Hartel *et al.*, 2007; Voituren *et al.*, 2012). Kõige levinumaks sigimise strateegiaks on valida sobivaim kaaslane populatsioonis esindatud partnerite seast. Mida suuremaks läheb kaaslase otsimise kulu, seda madalamaks muutuvad ootused kaaslasele (Real, 1990).

Kahepaiksete sigimisperioodi alguses ja lõpus tõstab isasloomade asünkroonne saabumine ja satelliit-isaste arv märgatavalt isaste vahelist konkurentsi (Lodé *et al.*, 2005). Tavaliselt jõuavad suuremad isased varem kudemispaika ning on sigimiseks valmis kohe, kui esimesed emased saavad (Lodé *et al.*, 2005; Wells, 2007). Suurema kehamassi tõttu peavad nad energeetilise varu taastamiseks sigimispäigast harvemini lahkuma, veetes kokkuvõttes sigimispäigas kauem aega võrreldes väiksemate isasloomadega (Tejedo, 1992; Lodé *et al.*, 2005; Voituren *et al.*, 2012). Veetud aeg on otseselt seotud sigimise edukusega, kuid on samas energeetiliselt kulukas. Seetõttu kaotavad nii emased kui ka isased sigimisperioodi vältel märgatava protsendi oma kehamassist (Friedl & Klump, 2005; Lodé *et al.*, 2005; Hartel *et al.*, 2007).

Reproduktioonis on partneri valik väga oluline ja erinevatel liikidel on erinevate signaalide ja eelistuste süsteemid, mille järgi endale kõige sobivam partner valida (Real, 1990). Selleks, et mõista, kuidas informatsiooni kasutatakse sigimisega seotud otsuste langetamisel, on oluline aru saada, kuidas individid koguvad teavet oma potentsiaalse kaaslase kohta (Real, 1990). Isased välekonnad (*Rana dalmatina*) hakkavad kohe pärast kudemispaika jõudmist häälitsema ja emane valib endale kindla partneri lähtudes kutsungi atraktiivsusest. Selline valikustrateegia omakorda tugevdab isaste territoriaalset käitumist, mis väljendub isaste hajutatud paiknemises (Lodé *et al.*, 2005). Üks hüpotees on, et kui isaste kutsed on loomade suure tiheduse tõttu tugevalt kattuvad, siis raskendab see emastel partneri valikut ja üksikute isendite eelistamist (Parris, 2002; Hartel *et al.*, 2007; Fang *et al.*, 2014).

Lisaks akustilistele signaalidele kasutavad kahepaiksed võimalikelt partneritelt informatsiooni omandamiseks või edastamiseks ka visuaalseid ja keemilisi signaale (Hödl & Amézquita, 2001; Starnberger *et al.*, 2014). Selleks, et paaritumise tõenäosus oleks suurem ning energia- ja ajakulu teiste isaste eemale peletamisel oleks võimalikult väike, on oluline, et isane oleks vastassoost potentsiaalsele partnerile võimalikult hästi lokaliseeritav (Amézquita & Hödl, 2004). Seega on isase edukus paarumis-konkurentsist otseselt mõjutatud liigisisese kommunikatsiooni efektiivsusest (Fang *et al.*, 2014; Furtado & Nomura, 2014).

Emaste eelistustest ja tugevast isastevahelisest konkurentsist tingitult on väiksematel või kehvema füüsilise konditsiooniga isasloomadel tihti kasulikum omandada kas otsija või beeta-isase ehk satelliit-isase käitumuslik sigimisstrateegia. Beeta-isane paigutab end aktiivselt ja atraktiivselt kutsuva alfa-isase lähedusse ja üritab püüda kinni emaseid, keda kutsuva isase hääl ligi meelitab (Humfeld, 2008; Brepson *et al.*, 2013). Satelliit-isased on reeglina väisemad kui kutsuvad isased, kuid mitte ilmtingimata nooremad. *Bufo cognatus* ja *Bufo woodhousii* varbalüli kasvujoonte (skeleto-kronoloogiline) analüüs on näidanud, et väksem kasv ei ole seotud mitte ainult vanusega, vaid satelliit-isased kasvavad ja arenevad ka aeglasemalt kui alfa-isased (Leary *et al.*, 2005).

Sigimispaigas moodustunud paaride jälgimine näitab, et satelliit-isaste taktika kannab vilja ja mitmetel emastel ei olegi võimalik endale ise kaaslast valida (Tejedo, 1992). Juba amplexuses oleva emase üle erilist isastevahelist võistlust ei toimu, kuna amplexuse saavutanud isase haarde vabastamise on vähetõenäoline (<5%) (Tejedo, 1992; Wells, 2007). Tugev isastevaheline võitlus, kus mitu isast üritavad amplexust ühe ja sama emasega, võib tihti osutada emasele letaalseks (Wells, 2007).

Vesilikel toimub sobiva partneri valik vastastpoolt ligi tõmbava liigi-spetsiifilise sigimiskäitumise ajal, mida tuntakse ka vesilike tantsuna (Denoël *et al.*, 2001). Omapärane signaalidest ja nende vastustest koosnev kosimise käitumuslik muster lõppeb isase spermatofoori väljutamisega (Wells, 2007; Treer *et al.*, 2013). Emased vesiliked võivad ühe sigimisperioodi jooksul paarituda mitme isasega. Seda tänu sellele, et emased on võimelised spermat hoiustama ja alles sigimisperiood lõpus valima, millise isase sperma pesakonna viljastab (Hartel *et al.*, 2007). Dimorfsete isaste sugulised tunnused arenevad paljunemisperioodi jooksul järjest silmapaistvamaks ja seetõttu viljastab viimase isase sperma kõige suurema tõenäosusega järglaskonna (Hartel *et al.*, 2007; Cornuau *et al.*, 2014).

2. Kommunikatsioon ja selle olulisus reproduktsioonis

2.1. Vokaalne kommunikatsioon

Akustilised signaalid on päris-konnaliste kõige domineerivam suhtlusviis (Starnberger *et al.*, 2014). Isaste konnade pulmalaulul on mitmeid erinevaid funktsioone. Isane konn võib kasutada häälitsemist nii territooriumi kaitseks, kui ka emaste sigimispaika meelitamiseks (Parris, 2002). Näiteks kärnkonnade (*Bufo*) perekonda kuuluv *Bufo woodhousii fowleri* emaslom lähtub partneri valikul isase häälitseuse atraktiivsusest, mis on mõjutatud isase keha suurusest ja temperatuurist (Fairchild, 1981). Sama liigi erinevate populatsioonide vahel võib häälitusel esineda ka variatsioone, mis on tingitud kudemisveekogu tüübist ja ümbritsevast keskkonnast (Lukanov *et al.*, 2014). Efektive akustilise signaali levimise kaugus sõltub suuresti kutsuja ning signaali vastuvõtja asukohast maastikul ja keskkonnast, milles signaal liigub. Näiteks *Pseudacris crucifer* akustiline signaal levib ligikaudu kümme korda kaugemale, kui isane eelistab häälitsemiseks maapinnast 50 cm kõrgusel asetsevat puuoksa. Sama suurusjärgu jagu tõstab signaali levimise kaugust häälitsemine suure ja vaikse veekogu ääres (Parris, 2002). Lisaks on leitud, et aktiivse sigimisperioodi jooksul kasutavad isased lisa-strateegiaid, nagu valjem häälitsemine, tihedam ning järjepidavam öö läbi kestev kutsumine või rohkematel õhtutel häälitsemine, eesmärgiga muuta vokaalne signaal märgatavamaks ja suurendada seeläbi partneri leidmise tõenäosust. (Parris, 2002).

Mitte sugugi kõikidel liikidel ei ole sigimise edu seotud keha suurusega, kutsungi atraktiivsusega või vanusel põhineva valikuga (Oldham, 1974; Friedl & Klump, 2005). Hariliku lehekonna (*Hyla arborea*) puhul on leitud, et sigimise edukus on korrelatsioonis kooris kutsumise osavõttega ning ööde arvuga, mis isane veedab sigimispaias kutsudes (Friedl & Klump, 2005). Hariliku lehekonna emased ei kuluta energeetilisi ressursse sobivaima kaaslase otsimisele, vaid lähtuvad sellest, et kooris kutsumise osavõtt näitab isase keskmisest kõrgemat kvaliteeti ja paarituvad sigimispaias kutsuvate isastega näiliselt üsna valimatult (Friedl & Klump, 2005). Katsed leopardkonnadega (*Rana pipiens*) on näidanud, et kui ovuleerivad emased asetada põllule ja mängida neile kunstlikult isaste pulmahüüdu, siis see meelitab emased sigimispaika. Siiski,

antud näite puhul isaste suure tiheduse tõttu kudemispaigas ei mänginud emaste lõpp-valiku langetamisel suurt rolli isasloomade individuaalsed vokaalsed võimed (Oldham, 1974). Välekonna (*Rana dalmatina*) isased hakkavad samuti kohe kudemispaika jõudes häälitsema, kuid vastupidiselt eelnevale näitele, lähtuvad nende puhul hiljem saabuvad emased partneri valikul isase kutsungi atraktiivsusest (Lodé *et al.*, 2005).

Kutsumise aktiivsus ja häälitseuse atraktiivsus olenevad sellest, kui palju on isasel võimalik sugulistesse signaalidesse investeerida. Kuigi kutsumistegevus on isastele energeetiliselt kulukas ja halvendab keha konditsiooni, tagab see suurema tõenäosusega edu sigimisel (Voituron *et al.*, 2012; Brepson *et al.*, 2013). Katsetes hariliku lehekonnaga, kelle akustiline suhtlus on energeetiliselt kallis leiti, et hapniku tarbimise järgi mõõdetud kutsungi kulukus on tugevalt seotud kutsungi omaduste ja isasloomade morfoloogiaga. Suuremad isased vajasisid vähem hanikku ja tänu madalamale energeetilisele kulule võisid vajadusel tõsta kooris häälitsemise aktiivsust või oma kutsungi atraktiivsust, suurendades seeläbi oma paljunemise šansse (Voituron *et al.*, 2012). Rohelise lehekonna (*Hyla cinerae*) kutsuvate isaste hüüded on madalama helisagedusega kui satelliit-isaste poolt esile toodud akustilised signaalid. Katsed on näidanud, et emased eelistavad järjepidavalt madalama helisagedusega kutsungit. Hüüde kestvus oli sealjuures ebaoluline (Humfeld, 2008). Seega sigimistõenäosuse suurendamiseks võib väiksematel või kehvema füüsilise konditsiooniga isastel, kelle kutsung on emastele mitteatraktiivne, kasulikum omastada satelliit-isase taktika (Tejedo, 1992; Humfeld, 2008).

Akustilisel kutsungil on ka oluline roll liigisisel ja liikide vahelisel äratundmisel. Euroopas laialt levinud harilik kärnkonn (*Bufo bufo*) on varajane kudeja ning olukorras, kus teiste liikide kohtamise tõenäosus hilisema sigimisaja tõttu on väiksem, on isastel efektiivseks sigimise strateegiaks haarata kinni esimesest enam-vähem õige suurusega objektist. Emased on küll reeglina isastest natukene suuremad, kuid sellegipoolest ei ole isased võimelised väliste tunnuste alusel tegema vahet sama või mõne teise liigi emastel ja isastel. Tuvastamine, kas tegu on emase või isasega toimub haarde järgselt. Kui haardesse jääb teine isane, laseb ta kuuldavale spetsiifilise vabastamist nõudva kutsungi, millele järgneb kohene haardest vabastamine (Marco & Lizana, 2002).

Kui päriskonnalistel on häälitsemine kõige domineerivamaks kommunikatsiooni vormiks, siis sabakonnaliste suhtluses paistavad akustilised signaalid olevat vähemtähtsad (Denoël *et al.*, 2001; Wells, 2007). Vaikse ookeani ääres levinud suurt kasvu vesilik *Dicamptodon tenebrous* toob küll kuuldavale märgatavaid häälitusi, kuid nende kommunikatiivne roll ei ole veel teada (Narins *et al.*, 2007). Katse, kus sabakonnalisele *Ambystoma maculatum* üritati mängida liigikaaslaste tagasihoidlikke vokaalseid lindistusi, ei kutsunud esile mingit vastust ja on raske arvata, kas ja millist funktsiooni sabakonnaliste tagasihoidlikud häälitused täidavad (Wyman & Thrall, 1972).

Isoleeritud populatsioonides võivad tekkida akustiliste signaalide variatsioonid ning muutuda loomade tundlikkus vastuvõetava signaali osas. See omakorda võib põhjustada liikide hübriidiseerumist (Hödl & Amézquita, 2001; Höbel & Gerhardt, 2003). Rohelise lehekonna emaste eelistus kutsungi nendele spektrilistele omadustele, mis eristab signaali *Hyla gratiosa* häälitusest, on tugevam sümpatrilistes populatsioonides. Lisaks sellele esineb ka väikeseid erinevusi isaste kutsungites ning häälituse kuuldavale toomise asukoha kõrguse valikus isoleeritud ja mitte-isoleeritud populatsioonide vahel (Höbel & Gerhardt, 2003).

2.2 Visuaalne kommunikatsioon

Kuigi öise eluviisiga päris-konnaliste põhiliseks suhtlusvormiks võib pidada akustilist kutsungit, on ka visuaalsel signaliseerimisel oluline roll liigisiseses sotsiaalses interaktsioonis (Furtado & Nomura, 2014). Kahepaiksetel esineb nii dünaamilisi kui ka staatilisi ehk püsivaid visuaalseid tunnuseid (Amézquita & Hödl, 2004). Kõige levinumad liigutused, mida päris-konnalised kasutavad kommunikatsioonis, on tagajala raputus ja lehvitus. Vähem kasutatakse esijalalehvitust, sirgeseljalist asendit ning avatud suu esitlemist (Grafe *et al.*, 2012).

Võib aravata, et enamikus Lõuna-Ameerikas levinud puukonnade (*Dendrobatidae*) esindajatest kasutavad suhtlemiseks visuaalset kommunikatsiooni, kuid ainult väike hulk nendest liikidest ja signaalidest on põhjalikult uuritud (Hödl & Amézquita, 2001). Näiteks puukonnade puhul on uuritud, kas aposematismi evolutsioon võib olla tekkinud potentsiaalse partneri tähelepanu püüdmiseks olukorras, kus kiskja poolt märgatavus muutub vähem oluliseks. Siiaamaani seost sugulise valiku ja aposematismi vahel pole leitud. Samas on selgunud, et oma liigikaaslastele võivad rohelised konnad tunduda sama märgatavad kui punased konnadki, kuid mitte teistele taksonitele nagu linnud (Willink *et al.*, 2014).

Kuna hüüdmine on väga energiakulukas ja kommunikatsioon on hädavajalik paljunemiseks, on suhtlus visuaalsete märkide abil eriti oluline neile kahepaiksetele, kes paljunevad keskkonnas, kus vokaalne kommunikatsioon on biootilise või antropogeense müra tõttu häiritud (Hödl & Amézquita, 2001; Kaiser & Hammers, 2008; Voituron *et al.*, 2012; Vargas-Salinas & Amézquita, 2014). Tavaliselt häälitsevad isasloomad tihedas taimestikus ja õhtuti. Seega võib oletada, et visuaalse kommunikatsiooni puhul on tegu alternatiivse või komplementeeriva suhtlusvormiga keskkonnas, mis soodustab visuaalset signaliseerimist (Amézquita & Hödl, 2004). Ökoloogilised tegurid, mis võivad soodustada visuaalsete signaalide evolutsiooni on näiteks: päevane elurežiim, sigimispaias esinev müra, signaalide saatmine kõrgetelt okstelt ja aposematism (Hödl & Amézquita, 2001; Wells 2007).

Sageli kasutavad päriskonnalised kombineerunult visuaalseid ja akustilisi signaale (Hödl & Amézquita, 2001; Amézquita & Hödl, 2004). Näiteks Amazonase piirkonnas levinud lehekonna *Hyla parviceps*'i suhtluses on isastevaheline visuaalne kommunikatsioon seotud ennekõike territoriaalse käitumisega, kus sissetungija lähenemisele järgnev visuaalne signaal on enamjaolt kombineeritud akustilise hüüdega (Amézquita & Hödl, 2004). Kompleksetes kommunikatsioonisüsteemides võib akustiline komponent käituda ka kui teavitussignaal, tõmbamaks tähelepanu järgnevale visuaalsele kutsungile (Starnberger *et al.*, 2014). Näiteks on *Stauroids parvus* kutsung funktsionaalselt seotud sellele järgneva jala raputuse esitlemisega (Grafe *et al.*, 2012).

Silmatorkavat värvust, mis esineb ainult ühe soo esindajal (reeglina isasel) on tihti seostatud sugulise valikuga (Andersson & Simmons, 2006). Sigimisperioodil on Balkani rabakonnal (*Rana arvalis wolterstorffi*) välja arenenud märkimisväärne keha värvimuutus, mil isased muudavad oma keha värvi lühikeseks ajaks tuhmikas pruunist eredaks ultraviolet-siniseks. Samal ajal, kui emased jäävad tuhmikas pruuniks (Ries *et al.*, 2008; Hettyey *et al.*, 2009). Teadlased ei ole leidnud otsest korrelatsiooni sinise värvuse ereduse ja isaslooma füüsilise konditsiooni või keha suuruse vahel (Ries *et al.*, 2008; Hettyey *et al.*, 2009). Katsetes, kus üks emane on ristatud sinise värvuse poolest varieeruvate isastega, on leitud, et eredama ultraviolet-sinise kehavärvusega isase kullestel on suurem tõenäosus ellu jääda suure kiskja, näiteks kollaserv-ujuri (*Dytiscus marginaalis*), rünnaku korral (Sheldon *et al.*, 2003). On leitud, et kõrgema kehatemperatuuriga isased on mõnevõrra sinisemad kui madalama kehatemperatuuriga isased ning amplexuses olevatel isastel on kõrgem kehatemperatuur võrreldes mitte paaritunud isastega (Hettyey *et al.*, 2009). Reproduktiooni aja haripunktis, kui sigimispaikades on korraga palju konnasid, võib UV-sinine pulmavärvus olla ka oluliseks sugude-vaheliseks eristamiseks, hoidmaks isaseid paaritumast teiste isastega (Ries *et al.*, 2008).

Euroopas levinud vesilike (*Lissotriton*, varasemalt *Triturus*) kosimiskäitumine on kompleksne kombineering visuaalsetest, keemilistest ja kompivatest signaalidest, mis teeb erinevate kommunikatiivsete käitumis-funktsioonide eraldamise raskeks (Halliday, 1974; Denoël *et al.*, 2001). Kõikidel *Lissotriton* perekonna liikidel esineb suguline dimorfism, mis on eriti märgatav paljunemisperioodil, mil isastel areneb hambuline hari. Pulmatants, millega isane emast meelitada püüab, koosneb mitmetest erinevatest liigutustest: isane esitleb oma morfoloogilisi

näitajaid ehk harja ja kõhualust ning sabaliigutuste poolt tekkinud lainetustega stimuleerib emast paarituma (Halliday, 1974; Treer *et al.*, 2013). Sama populatsiooni erinevate isaste tantsudes ette tulevad variatsioonid ja esitamise aktiivsus ei ole sealjuures seotud väliste tunnuste silmapaistvusega ega ka eduga reproduktsioonis (Cornuau *et al.*, 2014; Cornuau *et al.*, 2015). Niitvesilikega (*Lissotriton helveticus*) läbi viidud katsed näitasid, emased tuginevad partneri valikul kolmele morfoloogilisele tunnusele, mis on omavahelises positiivses seoses ning ühtlasi korrelatsioonis keha füüsilise konditsiooniga. Need kolm välist tunnust, millel emase valik tugineb on: tagajalgade tumedate ujulestade ja hambulise harja suurus ning niitja sabajätke pikkus (Cornuau *et al.*, 2014).

Lisaks on mõnede vesilike liikide puhul visuaalsetel signaalidel oluline roll nii liigisiseses äratundmises kui ka liikidevahelises eristamises (Secondi *et al.*, 2014; Taylor, 2014). Pildianalüüsi meetodil põhinev Alpi vesilike (*Ichthyosaurus alpestris*) ventraalse kehapoole värvivõrdlus on näidanud, et emaste ja isaste silmatorkav värv on pigem liigisiseseks äratundmiseks ja lokaliseerimiseks kui isase kvalideedi hindamiseks (Taylor, 2014).

2.3. Keemiline kommunikatsioon

Keemiline kommunikatsioon on eriti oluline vesikeskkonnas, kus visuaalsed ja akustilised signaalid on piiratud (Belanger & Corkum, 2009). Suhtlus keemiliste signaalide abil on uuritud pigem sabakonnalistel. Päriskonnalisi puudutavaid uurimusi on praeguseks veel üsnagi vähe (Byrne & Keogh, 2007). Sellegipoolest on põhjust arvata, et esineb olukordi, kus kulleled ja täiskasvanud päriskonnalised kasutavad suhtluseks vees hästi edasi kanduvaid keemilisi signaale (Belanger & Corkum, 2009). Konnade ja kärnkonnade kommunikatsioonisüsteemid võivad olla arvatust palju kompleksemad ja erinevate signaalide kombineerimine võib aidata kaasa informatsiooni paremale edastamisele ökoloogiliselt rasketes tingimustes (Starnberger *et al.* 2014). Suguliselt dimorfsete näärmete esinemine kurgualusel/kõlapaunal, mis toodab liigile omaseid lõhnamolekule ehk feromoonide, võimaldab liigisisel äratundmisel kasutada kombineeringut visuaalsetest, akustilistest ja keemilistest signaalidest (Pearl *et al.*, 2000; Starnberger *et al.*, 2014). Uurimuses, mis viidi läbi Austraalias elavate konnadega *Pseudophryne bibronii* leiti, et emased eelistavad oma liigikaaslaste lõhnaga substraate ja valivad Y-labürinti läbides raja, mis on märgistatud kutsuva isase näärmete sekreetidega. Isased seevastu väldivad substraate, mis on teise isase lõhnaga. Lisaks sellele leiti, et keemilised signaalid mõjutavad ka isasloomade kutsumiskäitumist. Tundes emase lõhna hakkasid isased kaks korda rohkem häälitsema. Tundes teise isase lõhna lülituti pulmahäälitsuselt ümber territoriaalsele kaitsehäälitsusele (Byrne & Keogh, 2007). Teises päriskonnalisi puudutavas Y-labürinti uurimuses jõuti samuti järeldusteni, et isased konnad (*Hymenochirus sp.*) kasutavad potentsiaalsete kaaslaste ligimeelitamiseks keemilisi signaale (Pearl *et al.*, 2000).

Vesilike pulmatantsu üks väga tähtis osa on vees lehvivate liigutustega feromoonide saatmine oma potentsiaalse kaaslase suunas. Feromoonid on olulised partneri ligitõmbamiseks ja paarituma innustamiseks (Treer *et al.*, 2013). Lisaks sellele on keemilistel signaalid olulised ka liigisisises ja liikide vahelises suhtluses, eristamaks emaseid isastest ja lähisuguluses olevaid liike teineteisest (Osikowski, 2012; Treer *et al.*, 2013). Näiteks karpaadi vesilik (*Lissotriton montandoni*) ja tähnikvesilik (*Lissotriton vulgaris*) on väliste tunnuste järgi väga erinevad, kuid geneetiliselt lähedased sõsarliigid, kelle puhul esineb tihti hübriidiseerimist, kui sigimine toimub samas veekogus. Vaid ühe liigi feromoonide sisaldavas akvaariumikatses selgus, et kummagi liigi

emased eelistasid oma liigikaaslase lõhna (kulutades lõhna allika juures kauem aega). Kui akvaariumisse pandi korraga kahe liigi feromoonide allikad, siis selgus, et karpaadi vesilikud eelistasid oma liigikaaslase lõhna, kuid tähnikvesilikud ei suutnud lõhnade vahet eristada (Osikowski, 2012). Liigisisese kommunikatsiooni uurimiseks läbi viidud katsed niitvesilike ja alpi vesilikega näitasid, et lisades kahe emasega akvaariumisse vett, mis sisaldas isase poolt sabalehvitamise liigutuse käigus vabastatud feromooni, hakkasid üks või mõlemad emased väljendama teineteise suhtes käitumuslikke vastuseid sarnaselt nendega, mida nad väljendaksid looduslikes sigimistingimustes (LISA 2) (Treer *et al.*, 2013).

3. Antropogeenne mõju ja looduskaitse

Kommunikatsioon on oluline loomade ellujäämiseks ja reproduktsiooniks (Lengagne, 2008; Hanna *et al.*, 2014). On palju erinevaid faktoreid, mis võivad vähendada akustiliselt, keemiliselt või visuaalselt edastatud informatsiooni omastatavust vastuvõtja poolt, kellele signaal on suunatud (Höbel & Gerhardt, 2003; Brumm & Slabbekoorn, 2005; Belanger & Corkum, 2009; Secondi *et al.*, 2014). Vesikeskkonnas elavatel liikidel sõltub visuaalse suhtluse efektiivsus vee valgustingimustest. Looduslikest või antropogeensetest mõjudest tulenevad muutused valguse läbilaskvuses võivad häirida visuaalsete signaalide abil informatsiooni edastamist (Seehausen *et al.*, 2008; Secondi *et al.*, 2014).

Paljud liigid paljunevad heterogeensetes keskkondades, kus reostus ja lahustunud huumushapped võivad takistada liikide-vahelist äratundmist ja viia hübriidiseerumiseni (Secondi *et al.*, 2014). Näiteks kahe hübriidiseeruva vesilikuga, tähnikvesiliku ja niitvesilikuga, tehtud katsed näitasid, et emased eelistavad oma liigi isaseid pigem puhtas keskkonnas ja seetõttu võib oletada, et liigisisene visuaalne äratundmine oleneb keskkonnast, kus reostus ja lahustunud happed võivad viia olulise visuaalse informatsiooni kaoni (Secondi *et al.*, 2014). Hübriidid ise on hübriidiseeruvate liikide emastele enamasti mitteatraktiivsed ja tihti puudub neil kohastumus kummalegi liigile omasele keskkonnale, mis paneb nad omakorda ökoloogiliselt ebasoodsasse olukorda (Höbel & Gerhardt, 2003).

Keskkonnas esinevat taustamüra, mis takistab akustilisi kommunikatsioonisüsteeme nimetatakse keskkonna varjutavaks efektiks (*masking*) (Brumm & Slabbekoorn, 2005). Näiteks suure liikluskoormusega autoteede läheduses summutab müra loomade akustilisi signaale, häirides seeläbi kommunikatsiooni ja sobiva partneri leidmist (Bee & Swanson, 2007; Lengagne, 2008). Harilik lehekonn vähendab liikluse müra tõttu kutsumise aktiivsust ja mida kõrgem on müra amplituud, seda rohkem on kommuniqueerumine häiritud (Lengagne, 2008). Emaste lehekonnade *Hyla chrysoscelis*' vastamine isaste signaalidele hakkab samuti teatud müra taseme juures langema ning isased muutuvad seeläbi emastele raskemini lokaliseeritavateks (Bee & Swanson, 2007).

Biootilisest või antropogeensest müra häiritud elukeskkonnas võib akustiliselt suhtlevatel liikidel välja kujuneda käitumuslik vastus, aitamaks üle kanda informatsiooni, mis muidu võib minna signaali varjutamise tõttu kaduma (Brumm & Slabbekoorn, 2005; Vargas-Salinas *et al.*, 2014). Näiteks Kanadas kiirtee ääres elavad madalal helisagedusel häälitsevad liigid *Lithobates clamitans* ja *Lithobates catesbeianus* hüüavad aktiivsemalt siis, kui liikluse müra on väiksem. Tõenäoliselt seetõttu, et suurendada kommunikatsiooni efektiivsust. Kõrgematel sagedustel häälitsevate ameerika kärnkonn (*Anaxyrus americanus*) ja lehekonn *Hyla versicolor* seevastu kutsungi esitamist müra intensiivsuse järgi ei ajasta (Vargas-Salinas *et al.*, 2014). Osad konnad on võimelised oma kutsungi struktuuri ja sagedust muutma vastavalt keskkonnast tulenevale taustamürale (Hanna *et al.*, 2014). Katsed, kus sigimispäigas mängiti kunstlikku müra, näitasid, et vastuseks häiringule on *Pseudacris crucifer* võimeline oma häälitseuse helisagedust vastavalt lühendama või pikendama. Kutsumise helisagedust madaldatai koheselt peale müra seiskumist. Kutsungite rohkust sealjuures taustamüra ei mõjutanud (Hanna *et al.*, 2014).

Arutelu

Kommunikatsioonil on kanda väga tähtis roll sigimiskäitumises. Läbi erinevate signaalide edastavad loomad informatsiooni oma liigilisest kuuluvusest, sigimisvalmidusest ja kvaliteedist. Parasvöötme kahepaiksed kasutavad nii akustilisi, keemilisi kui ka visuaalseid signaale selleks, et leida endale sigimispartner, stimuleerida vastassugupoolt paarituma või kaitsta oma territooriumi samast soost konkurentide eest (Amézquita & Hödl, 2004; Voituren *et al.*, 2012; Treer *et al.*, 2013). Kõige sobivama kaaslase valimiseks ja partneri kvaliteedi hindamiseks on loomadel välja kujunenud erinevad paljunemise strateegiad ja signaalide süsteemid (Real, 1990). Sigimisinvesteeringu olulisust rõhutab ka see, et nii emased kui ka isased kaotavad sigimisperioodil märgatava osa oma kehakaalus (Lodé *et al.*, 2005).

Parasvöötmelistel kahepaiksetel, nagu ka teistel lahksugulistel organismidel, on emastel suurem investeering sugurakkudesse ja sellest tulenevalt on emane limiteerivaks ressursiks isase paljunemisele. Isased on sunnitud esitlema sugulisi signaale selleks, et olla emasele silmapaistvam (Lande, 1980). Mida märgatavam on isane ja mida kaugemale tema sugulised signaalid levivad, seda suurem on tõenäosus paaritumiseks (Lodé *et al.*, 2005). Isastel on kaks peamist strateegiat paljunemiseks: emaste kutsumine sigimispaika, (kasutades selleks kooris kutsumist, feromooni, visuaalseid signaale), kus emane valib endale partneri lähtudes sugulistest signaalidest; või omandades otsija ehk satelliit-isase taktika, paigutades end suurte ja atraktiivsete isaste lähedusse, üritades paarituda emastega, kes alfa-isaste kutse peale kohale tulevad (Humfled, 2008; Starnberger *et al.*, 2014). Satelliit-isase taktika on tulus väiksematele ning kehvema füüsilise konditsiooniga isastele, kelle akustilised signaalid on kõrge helisagedusega ja emastele mitte-atraktiivsed. Tõenäosus, et need isased kutsumise taktikat kasutades emase poolt valituks osutuksid, on väga väike. Niigi juba kehvast füüsilisest konditsioonist isastel on kasulik loobuda energeetiliselt kulukast kutsumisest ja omandada parasiteeriv satelliit-isase taktika (Tejedo, 1992; Humfled, 2008; Voituren *et al.*, 2012). Mõned isased võivad kasutada ühel sigimishooajal mõlemat taktikat. Ühelt strateegialt teisele vahetumine võib olla kasulik tänu asünkroonsele saabumisele (Lodé *et al.*, 2005). Konkurents isaste seas (ja seega ka satelliit-isaste arv) on eriti suur sigimisperioodi alguses ja lõpus, sest emased saavad isastest sigimispaika natuke hiljem (ajaline erinevus on suurem Põhja-Ameerikas elutsevatel liikidel) ning lahkuvad sealt peale paaritumist (Hartel *et al.*, 2007).

Paljunemisperioodi haripunktis on ka emaste tihedus suurem ning sellest tulenevalt võivad emased olla sunnitud oma ootusi partneri suhtes langetama, mistõttu võivad ka kõrgema kutsungi helisagedusega isased emaste poolt valituks osutada (Real, 1990; Lodé *et al.*, 2005; Humfeld, 2008).

Akustilised signaalid levivad kiiremini ja kaugemale kui visuaalsed signaalid ja on seetõttu väga tähtsad emaste sigimispaika meelitamisel (Oldham, 1974; Lodé *et al.*, 2005). Suuremad isased ei vaja kutsumiseks nii palju hapniku ning kaotavad sigimisperioodil väiksematest liigikaaslastest vähem kehamassi (Voituron *et al.*, 2012). Sellest tulenevalt peavad nad harvemini lahkuma sigimispaigast, et oma energeetilisi varusid toiduotsingutel taastada (Tejedo, 1992). Sigimispaigas veedetud aeg on otseselt seotud isase edukusega konkurentsisis ja seeläbi omavad suuremad isased suuremat tõenäosust reproduktsiooniks (Hartel *et al.*, 2007). Aktiivse kutsumistegevuse säilitamine on küll isastele energeetiliselt kulukas ja halvendab keha konditsiooni, kuid inaktiivne suhtlus vähendab paardumise tõenäosust (Brepson, *et al.*, 2013; Penna & Zúñiga, 2014).

Sugulised signaalid näitavad isaste kvaliteeti ja aitavad emastel leida endale kõige sobivam sigimispartner (Real, 1990). Emastele on atraktiivsemad madala helisagedusega kutsungid, mida toovad reeglina kuuldavale suuremad ja parema füüsilise kehakonditsiooniga isased (Humfeld, 2008; Vargas-Salinas & Amézquita, 2014). Väikestel isastel on kõrgem kutsungi helisagedus ja seetõttu on nende kommunikatsioon vähem häiritud keskkonnas esinevast taustmürast. Kuna madalama sagedusega helid on rohkem mõjutatud keskkonna varjutava efekti poolt, siis võib keskkonnas esinev müra mõjutada emase võimalusi valida endale kõige sobivam partner kutsungi omadustest lähutvalt (Vargas-Salinas & Amézquita, 2014).

Lisaks füüsilisele konditsioonile mõjutavad isase kutsungit veel kõrgus merepinnast, õhu ja vee temperatuur, kutsuja paiknemine maastikul ning sotsiaalne ümbrus, milles signaal väljastatakse (Bosh & De la Riva, 2004; Lukanov *et al.*, 2014). Seega võib tulenevalt keskkonnast ja kudemisveekogu tüübist esineda sama liigi erinevatel populatsioonidel variatsioone nii akustilises kutsungis kui ka vastuvõtja tundlikkuses signaali teatud omadustele, mis eristavad ühe liigi kutsungit lähisuguluses olevate liikide kutsungitest (Höbel & Gerhardt, 2003; Lukanov *et al.*, 2014) Pikaajalistest kompleksetest keskkonnamõjudest tingitud variatsioonid isoleeritud

populatsioonide suhtluses võivad viia varajase dialekti arengustaadiumini või hübriidiseerumiseni lähisuguluses olevate liikidega (Lukanov *et al.*, 2014).

Kuna hüüdmine on energeetiliselt väga kulukas ja keskkonnas esineva taustmüra poolt kergesti mõjutatav, kasutavad osad päriskonnalised komplementeeriva suhtlusvormina visuaalset signaliseerimist (Hödl & Amézquita, 2001; Voituren *et al.*, 2012). Ühe kommunikatsioonivormi funktsiooni täielik eristamine teisest on sealjuures raskendatud asjaolust, et liigid kes kasutavad visuaalset signaliseerimist, kasutavad tavaliselt ka akustilisi signaale (Hödl & Amézquita, 2001; Amézquita & Hödl, 2004). Näiteks võib akustiline komponent käituda kui teavitussignaal tõmbabaks tähelepanu järgnevale visuaalsele esitlusele, mis võib muidu signaali vastuvõtja poolt märkamatuks jääda (Starnberger *et al.*, 2014; Grafe *et al.* 2012). Visuaalse signaali esitlejat on lihtsam tuvastada kui akustilise kutsungi saatjat ja seeläbi võib visuaalne kommunikatsioon lihtsustada emastel isaste lokaliseerimist (Hödl & Amézquita, 2001; Amézquita & Hödl, 2004).

Sigimisperioodil esinevat värvuse muutust isastel rabakonnadel pruunist erksiniseks, samal ajal kui emased jäävad pruunikaks, seostatakse ka sugulise signaliseerimisega, kuid erinevalt kutsungi helisageduse kõrgusest, ei ole leitud otseseid seoseid värvuse intensiivsuse ning isase keha suuruse ja füüsilise konditsiooni vahel (Andersson & Simmons, 2006; Ries *et al.*, 2008; Hettyey *et al.*, 2009). Küll on aga leitud, et eredama sinise värvusega isaste järglastel on suurem tõenäosus ellu jääda suure kisklussurve korral. Seega võib erksinise värvuse intensiivsus olla signaaliks emasele isase geneetilise materjali kvaliteedist (Sheldon *et al.*, 2003; Hettyey *et al.*, 2009). Olukorras, kus ühes sigimispäigas on korraga palju rabakonni, võib sinine pulmarüü olla ka oluline tunnus emaste ja isaste omavaheliseks eristamiseks (Ries *et al.*, 2008).

Kui rabakonnade sinine värvus esineb ainult sigimisajal, siis täiskavanud isased vesilikud on emastest väliste tunnuste põhjal tavaliselt eristatavad aastaringselt, kuigi ka neil on suguline dimorfism eriti märgatav sigimisperioodil (Ries *et al.*, 2008; Treer *et al.*, 2013; Taylor, 2014). Visuaalsete signaalide funktsioon võib olla väga erinev. Näiteks isaste niitesilike hambuline hari ja niitja sabajätke pikkus võimaldavad emasel hinnata partneri füüsilis vormi (Cornuau *et al.*, 2014). Silmapaistev oranž kõhualune on seevastu vajalik isase lokaliseerimiseks ja liigisiseseks äratundmiseks (Taylor, 2014). Visuaalsed signaalid on niitvesilikele vajalikud oma liigikaaslaste eristamiseks teistest liikidest. Veekogude saastatusest tingitud informatsiooni kadu võib viia lähisuguluses olevate liikidega hübriidiseerumiseni (Secondi *et al.*, 2014).

Häiritud kommunikatsioon ning hübriidiseerumine viivad bioloogilise mitmekesisuse vähenemisele läbi geneetilise triivi (Seehausen *et al.*, 2008). Mõistmine, millised liigid ja miks on antropogeensetest negatiivsetest keskkonnamõjudest rohkem või vähem häiritud ning millised liigid on võimelised inimtekkelise müraga kohanema, on oluline selleks, et teada, kus ja kuna on õige aeg rakendada stabiliseerivaid looduskaitsemeetmeid (Lengagne, 2008).

Tuginedes kirjanduslikele allikatele võib väita, et akustiline kommunikatsioon on kõige levinum suhtlusviis kahepaiksetel (Starnberger *et al.*, 2014). Kõik käesolevas töös käsitletud päriskonnaliste esindajad kasutasid akustilisi signaale liigisiseks ja liikide vaheliseks kommunikatsiooniks. Töös välja toodud päriskonnalistest vaid rabakonn, *Hyla parviceps* ja *Staurois parvus* kasutasid volkaalsele suhtlusele lisaks visuaalseid signaale, kusjuures seda just liigisiseks suhtluses (Amézquita & Hödl, 2004; Ries *et al.*, 2008; Grafe *et al.*, 2012). Y-labürindi katsed Aafrikas elutsevate päriskonnalistega näitavad, et ka konnad võivad kasutada keemilisi signaale potentsiaalsete kaaslaste identifitseerimiseks ja lokaliseerimiseks (Pearl *et al.*, 2000; Byrne & Keogh, 2007). Kõik töös käsitletud vesilikud kasutasid suhtlemiseks korraga visuaalseid- ja keemilisi signaale, kuid uurimusi, millest võiks järeldada, et vesilikel esineb ka akustiline kommunikatsioon, selle töö käigus ei leitud. Visuaalne- ja keemiline kommunikatsioon esinesid vesilikel nii liigisiseses kui ka liikide vahelises kommunikatsioonis.

Tulevikus tasuks uurida, kas nende päriskonnaliste liikide emased, kes lähtuvad partneri kvaliteedi hindamisel isase akustilistest omadustest, on võimelised tugeva taustmüraga sigimispaigas valima endale samasuguste tunnustega kaaslaseid, nagu nad valiksid loodusliku müraga keskkonnas. Vesilike hübriidiseerumisega seotult võiks samuti uurida, kas need lähisuguluses olevad liigid, kes kasutavad liikide vaheliseks eristamiseks keemilisi signaale, on võimelised oma liigikaaslasti tuvastama ka reostatud vees, selgitamaks seeläbi kas ja kui palju häirib inimtekkeline keskkonna reostus keemilise kommunikatsiooni abil edastatava info omastamist.

Kokkuvõte

Parasvõõtmel kahepaiksed sigivad peamiselt kevadel. Isastevahelisest konkurentsist tulenevalt iseloomustab sigimisperioodi nii morfoloogiliste kui ka käitumuslike seksuaalsete tunnuste avaldumine. Efektiivne kommunikatsioon on otseselt seotud eduka paljunemisega. Parasvõõtmel kahepaiksete kommunikatsioon on kompleksne, koosnedes nii akustilistest, visuaalsetest kui ka keemilistest signaalidest. Kõige olulisem kommunikatsiooni viis päriskonnalistel (*Anura*) on akustiline signaaliseerimine. Vokaalseid signaale kasutavad isased oma füsioloogilise kvaliteedi näitamiseks ja emaste sigimispaika meelitamiseks. Sabakonnaliste (*Caudata*) hulka kuuluvatel vesilikel on peamiseks kommunikatsioonivahendiks keemilised signaalid ehk feromoonid, mille abil isased stimuleerivad emast sigima ja näitavad oma geneetilist kvaliteeti. Visuaalsed signaalid on vesilikel olulised pigem liikide-vaheliseks eristamiseks. Päriskonnalistel on visuaalne kommunikatsioon oluline komplementeeriv suhtlusvorm mürarikas keskkonnas, kus akustiline signaaliseerimine on häiritud.

Summary

The function of effective communication in temperate amphibians reproduction

Temperate zone amphibians breed mainly in spring time. The breeding season is characterized by manifestations in behaviour and morphology because of the intense male-male competition for mates. Effective communication is essential for successful reproduction. Communication in temperate amphibians is complex and it includes calling behaviour, visual signaling and chemical cues. Acoustic signals are the predominant mode of communication in anurans (*Anura*). Males emit advertisement calls to attract females and to show their quality. Newts (in order *Caudata*) use largely olfactory communication. Male newts use pheromones to show their genetical quality and to stimulate females. Visual cues are more used by newts for interspecies identification rather than a direct component of male quality as assessed by females. For Anurans visual signalling can be an important complementary way to communicate in noisy habitats where acoustic signals are being masked by the environment.

Tänuavaldus

Olen väga tänulik Elin Soometsale, oma juhendajale, kes oli suureks abiks minu bakalaureusetöö valmimisel. Soovin tänada ka Riinu Rannapit, kes oli igati toeks oma nõu ja jõuga.

Kasutatud kirjandus

- Amézquita, A., & Hödl, W. (2004). How, When, and Where To Perform Visual Displays: the Case of the Amazonian Frog *Hyla Parviceps*. *Herpetologica*, 60(4), 420–429. <http://doi.org/10.1655/02-51>
- Amézquita, A., Hödl, W., Lima, A. P., Castellanos, L., Erdtmann, L., & de Araújo, M. C. (2006). Masking interference and the evolution of the acoustic communication system in the Amazonian dendrobatid frog *Allobates femoralis*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 60(9), 1874–1887. <http://doi.org/doi:10.1554/06-081.1>
- Bee, M. a., & Swanson, E. M. (2007). Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour*, 74(6), 1765–1776. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.019>
- Belanger, R. M., & Corkum, L. D. (2009). Review of Aquatic Sex Pheromones and Chemical Communication in Anurans. *Journal of Herpetology*, 43(2), 184–191. <http://doi.org/10.1670/08-054R1.1>
- Brepson, L., Voituren, Y., & Lengagne, T. (2013). Condition-dependent ways to manage acoustic signals under energetic constraint in a tree frog. *Behavioral Ecology*, 24(2), 488–496. <http://doi.org/10.1093/beheco/ars189>
- Byrne, P. G., & Keogh, J. S. (2007). Terrestrial toadlets use chemosignals to recognize conspecifics, locate mates and strategically adjust calling behaviour. *Animal Behaviour*, 74(5), 1155–1162. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.033>
- Cornuau, J. H., Schmeller, D. S., Courtois, E. A., Jolly, T., & Loyau, A. (2015). It Takes Two to Tango: Relative Influence of Male and Female Identity and Morphology on Complex Courtship Display in a Newt Species. *Ethology*, 121, 218–226. <http://doi.org/10.1111/eth.12333>
- Cornuau, J. H., Schmeller, D. S., Pigeault, R., Sibeaux, A., Tourat, A., & Loyau, A. (2014). Information-content of morphological and behavioural sexual traits in the Palmate newt (*Lissotriton helveticus*). *Behavioural Processes*, 108, 36–42. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.011>
- Denoël, M., Poncin, P., & Ruwet, J.-C. (2001). Sexual compatibility between two heterochronic morphs in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Animal Behaviour*, 62(3), 559–566. <http://doi.org/10.1006/anbe.2001.1793>
- Fairchild, L. (1981). Mate Selection and Behavioral Thermoregulation in Fowler's Toads. *Science (New York, N.Y.)*, 212(4497), 950–951. <http://doi.org/10.1126/science.212.4497.950>
- Fang, G., Jiang, F., & Yang, P. (2014). Male vocal competition is dynamic and strongly affected by social contexts in music frogs, 483–494. <http://doi.org/10.1007/s10071-013-0680-5>

- Friedl, T. W. P., & Klump, G. M. (2005). Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: Body size, chorus attendance, random mating and good genes. *Animal Behaviour*, *70*(5), 1141–1154. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.017>
- Furtado, R., & Nomura, F. (2014). Visual signals or displacement activities? The function of visual displays in agonistic interactions in nocturnal tree frogs. *Acta Ethologica*, *17*(1), 9–14. <http://doi.org/10.1007/s10211-013-0160-6>
- Grafe, T. U., Preininger, D., Sztatecsny, M., Kasah, R., Dehling, J. M., Proksch, S., & Hödl, W. (2012). Multimodal communication in a noisy environment: A case study of the Bornean rock frog *stauroides parvus*. *PLoS ONE*, *7*(5). <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0037965>
- Halliday, T. R. (1974). Sexual Behaviour of the Smooth Newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae). *Journal of Herpetology*, *8*(4), 277–292.
- Hanna, D. E. L., Wilson, D. R., Blouin-Demers, G., & Mennill, D. J. (2014). Spring peepers *Pseudacris crucifer* modify their call structure in response to noise. *Current Zoology*, *60*(4), 438–448.
- Hartel, T., Sas, I., Pernetta, A., & Geltsch, I. C. (2007). The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review, *3*(2). Retrieved from <http://herp-or.uv.ro/index.htm>
- Hettyey, A., Herczeg, G., Laurila, A., Crochet, P., & Merilä, J. (2009). Body temperature, size, nuptial colouration and mating success in male Moor Frogs (*Rana arvalis*), *30*, 37–43.
- Humfeld, S. C. (2008). Intersexual dynamics mediate the expression of satellite mating tactics: unattractive males and parallel preferences. *Animal Behaviour*, *75*(1), 205–215. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.015>
- Höbel, G., & Gerhardt, H. C. (2003). Reproductive character displacement in the acoustic communication system of green tree frogs (*Hyla cinerea*). *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, *57*(4), 894–904. <http://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00300.x>
- Hödl, W., & Amézquita, A. (2001). Visual signaling in anuran amphibians. In *Anuran communication: 121–141*. Ryan, M.J. (Ed.). Washington, DC, USA: Smithsonian Institution Press. Visual signaling in Anuran Amphibians. *Anuran Communication*, 121–141.
- Kaiser, K., & Hammers, J. L. (2008). The effect of anthropogenic noise on male advertisement call rate in the neotropical treefrog, *Dendropsophus triangulum*, 1053–1069. <http://doi.org/10.1163/156853909X404457>
- Lande, R. (1980). Sexual Dimorphism, Sexual Selection, and Adaptation in Polygenic Characters. *Evolution*, *34*(2), 292–305. <http://doi.org/10.2307/2407393>
- Leary, C. J., Fox, D. J., Shepard, D. B., & Garcia, A. M. (2005). Body size, age, growth and alternative mating tactics in toads: Satellite males are smaller but not younger than calling males. *Animal Behaviour*, *70*(3), 663–671. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.12.013>
- Lengagne, T. (2008). Traffic noise affects communication behaviour in a breeding anuran, *Hyla arborea*. *Biological Conservation*, *141*. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.05.017>
- Lodé, T., Holveck, M. J., & Lesbarrères, D. (2005). Asynchronous arrival pattern, operational sex ratio and occurrence of multiple paternities in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *86*(2), 191–200. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00521.x>

- Lukanov, S. P., Tzankov, N. D., & Simeonovska-Nikolova, D. M. (2014). Effects of environmental factors on mating call characteristics of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Ranidae) in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 66(2), 209–216.
- Narins, P.M. et al (eds.) (2007) *Hearing and Sound Communications in Amphibians*. New York: Springer
- Marco, a., & Lizana, M. (2002). The absence of species and sex recognition during mate search by male common toads, *Bufo bufo*. *Ethology Ecology & Evolution*, 14(1), 1–8. <http://doi.org/10.1080/08927014.2002.9522756>
- Oldham, R. S. (1974). Mate Attraction By Vocalization in Members of the *Rana-Pipiens* Complex. *Copeia*, 1974(4), 982–984. Retrieved from <Go to ISI>://BIOSIS:PREV197559046979
- Osikowski, A. (2012). Asymmetric Female Preferences for Courtship Pheromones in Two Closely-related Newt Species, the Smooth Newt (*Lissotriton vulgaris*) and the Carpathian Newt (*L. montandoni*) (Salamandridae). *Zoological Science*, 29(6), 390–395. <http://doi.org/10.2108/zsj.29.390>
- Parris, K. M. (2002). More bang for your buck: The effect of caller position, habitat and chorus noise on the efficiency of calling in the spring peeper. *Ecological Modelling*, 156(2-3), 213–224. [http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00170-9](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00170-9)
- Pearl, C. a, Cervantes, M., Chan, M., Ho, U., Shoji, R., & Thomas, E. O. (2000). Evidence for a mate-attracting chemosignal in the dwarf African clawed frog *Hymenochirus*. *Hormones and Behavior*, 38(1), 67–74. <http://doi.org/10.1006/hbeh.2000.1609>
- Penna, M., & Zúñiga, D. (2014). Strong responsiveness to noise interference in an anuran from the southern temperate forest. *Behav Ecol Sociobio*, 68, 85–97. <http://doi.org/10.1007/s00265-013-1625-3>
- Real, L. (1990). Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. *The American Naturalist*, 136(September 1990), 376–405. <http://doi.org/10.1086/521238>
- Ries, C., Spaethe, J., Sztatecsny, M., Strondl, C., & Hödl, W. (2008). Turning blue and ultraviolet: Sex-specific colour change during the mating season in the Balkan moor frog. *Journal of Zoology*, 276(3), 229–236. <http://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00456.x>
- Secondi, J., Okassa, M., Sourice, S., & Théry, M. (2014). Habitat-Dependent Species Recognition in Hybridizing Newts. *Evolutionary Biology*, 41(1), 71–80. <http://doi.org/10.1007/s11692-013-9248-1>
- Seehausen, O., Takimoto, G., Roy, D., & Jokela, J. (2008). Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Molecular Ecology*, 17(1), 30–44. <http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03529.x>
- Sheldon, B. C., Arponen, H., Laurila, a., Crochet, P. a., & Merilä, J. (2003). Sire coloration influences offspring survival under predation risk in the moorfrog. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(6), 1288–1295. <http://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00606.x>
- Starnberger, I., Preininger, D., & Hödl, W. (2014). From uni - to multimodality : towards an integrative view on anuran communication, 777–787. <http://doi.org/10.1007/s00359-014-0923-1>

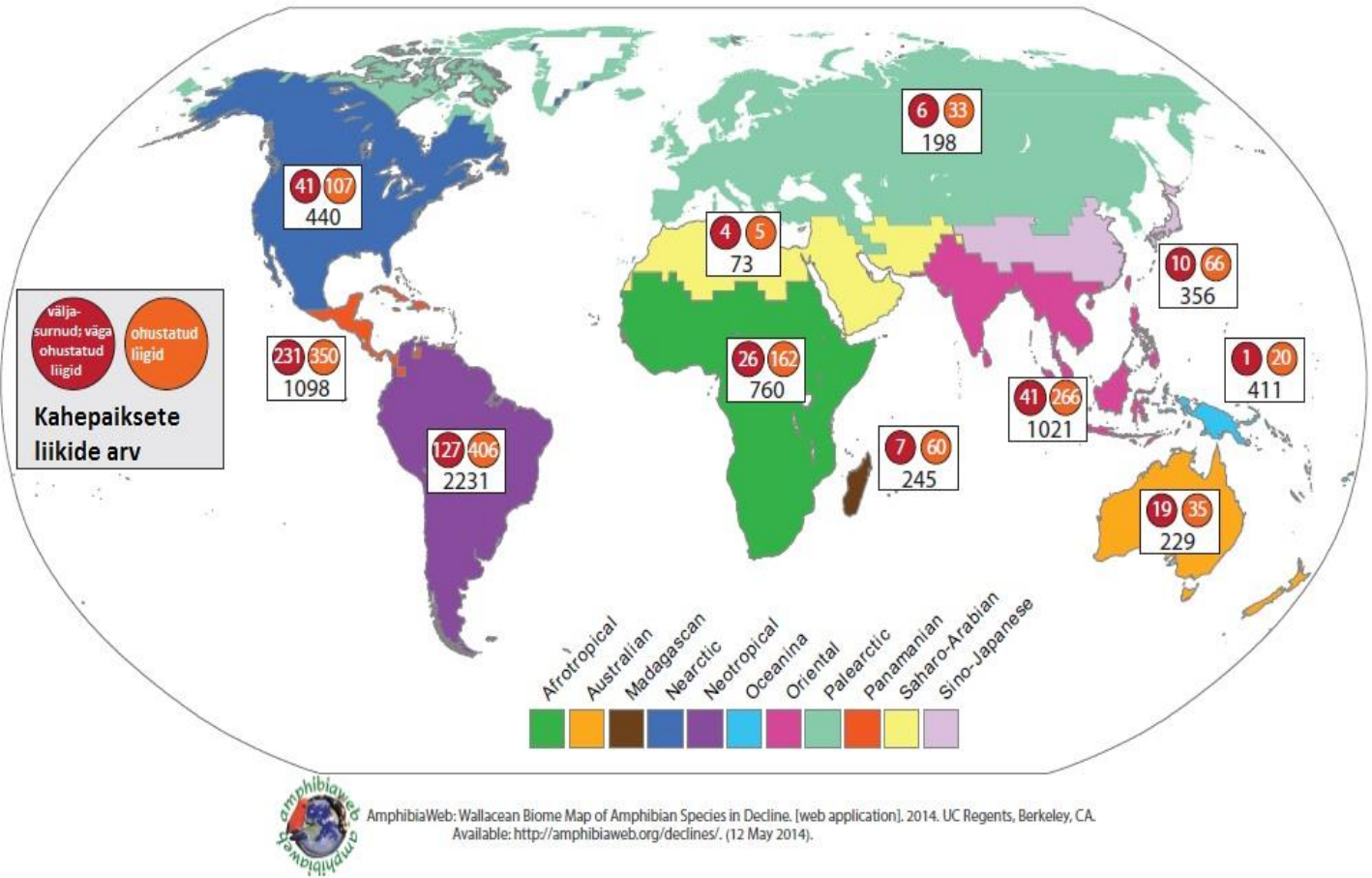
- Tan, W., Tsai, C., Lin, C., & Lin, Y. K. (2013). Urban canyon effect : storm drains enhance call characteristics of the Mientien tree frog. *Journal of Zoology*.
<http://doi.org/10.1111/jzo.12154>
- Taylor, P. (2014). Sex differences in ventral side colouration of Alpine newts. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 60:1, 29–34. <http://doi.org/10.1080/15659801.2014.937078>
- Tejedo, M. (1992). Large male mating advantage in natterjack toads, *Bufo calamita*: Sexual selection or energetic constraints? *Animal Behaviour*, 44(3), 557–569.
[http://doi.org/10.1016/0003-3472\(92\)90065-H](http://doi.org/10.1016/0003-3472(92)90065-H)
- Treer, D., Van Bocxlaer, I., Matthijs, S., Du Four, D., Janssenswillen, S., Willaert, B., & Bossuyt, F. (2013). Love Is Blind: Indiscriminate Female Mating Responses to Male Courtship Pheromones in Newts (Salamandridae). *PLoS ONE*, 8(2), 1–7.
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0056538>
- Vargas-Salinas, F., & Amézquita, A. (2014). Abiotic noise, call frequency and stream-breeding anuran assemblages. *Evolutionary Ecology*, 28(2), 341–359. <http://doi.org/10.1007/s10682-013-9675-6>
- Vargas-Salinas, F., Cunnington, G. M., Amézquita, A., & Fahrig, L. (2014). Does traffic noise alter calling time in frogs and toads? A case study of anurans in Eastern Ontario, Canada. *Urban Ecosystems*, 945–953. <http://doi.org/10.1007/s11252-014-0374-z>
- Voituron, Y., Brepson, L., Richardson, C., Joly, P., & Lengagne, T. (2012). Energetics of calling in the male treefrog *Hyla arborea* : when being large means being sexy at low cost, 149, 775–793. <http://doi.org/10.1163/1568539X-00003004>
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago
- Willink, B., Bolaños, F., & Pröhl, H. (2014). Conspicuous displays in cryptic males of a polytypic poison-dart frog, 249–261. <http://doi.org/10.1007/s00265-013-1640-4>
- Wyman, R. L., & Thrall, J. H. (1972). Herpetologists' League Sound Production by the Spotted Salamander, *Ambystoma maculatum*. *Herpetologists' League*, 28(3), 210–212.

Internetiallikad

1. <http://amphibiaweb.org/amphibian/speciesnums.html>

LISA 1

Kahepaiksete mitmekesisus erinevates bioomides. Kahepaiksete koguarv, välja surnud liikide arv (punane) ja ohustatud liikide arv (oranž).



LISA 2

A) Emase kosimiskäitumine isasega



Emane järgneb kosivale isasele



Spermatofoori väljutamisele eelnev saba puudutamine



Emane lehvitab sabaga isase suunas

B) Emase kosimiskäitumine eksperimendis



Emane järgneb teisele emasele



Teise emase saba puudutamine



Emane lehvitab sabaga teise emase suunas

Lisa 2. Naturaalse ja eksperimentaalse käitumise võrdlus Alpi vesilikel. A) Emase loomulik käitumine: emane järgneb saba lehvitavale isasele, puudutab isase saba et stimuleerida spermatofoori väljutamist ja lehvitab oma sabaga, et julgustada isast paaritumist jätkama. **B) Ekvivalentse emase käitumine eksperimendis:** peale seda kui lisati vesi, kus olid isase paardumise feromoonid, üritab üks emane järgneda teisele või mõlemad emased üritavad teineteisele järgneda; järgnev emane katsub regulaarselt teise emase saba; emane lehvitab sabaga julgustamaks teist emast.

(Treer *et al.*, 2013) doi:10.1371/journal.pone.0056538.g001

Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, _____ Linda Puusalu _____,
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihlitsentsi) enda loodud teose

EFFEKTIIVSE KOMMUNIKATSIOONI ROLL PARASVÖÖTME KAHEPAIKSETE
SIGIMISE

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ Elin Soomets _____,
(*juhendaja nimi*)

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
 3. kinnitan, et lihlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartu, 21.05.2015