

HOOFDSTUK 6 OECOLOGIE

Waarom vind je sommige sprinkhanen bijna overal, maar andere alleen op zeer bijzondere terreinen? Hoe komen de verspreidingspatronen die op de kaartjes in hoofdstuk 9 zijn afgebeeld tot stand? Zijn deze patronen toevallig, of spelen bepaalde factoren (zoals klimaat, bodem, vegetatie) een rol? De oecologie houdt zich o.a. met zulke vragen bezig. Oecologie gaat vooral over de relatie tussen organismen en hun omgeving en tussen organismen onderling. In dit hoofdstuk benaderen we deze relaties vooral vanuit de vraag waarom soorten op bepaalde plaatsen voorkomen en op andere ontbreken.

OP ZOEK NAAR RELATIES

Ten opzichte van veel andere insectengroepen is er relatief veel oecologisch onderzoek gedaan aan sprinkhanen. De invalshoek was daarbij in de eerste plaats het bestrijden van plaagvormende soorten, zoals de treksprinkhanen. Met name in de laatste decennia is er ook veel onderzoek verricht aan andere soorten. Daarbij zijn vele aspecten van de oecologie verkend, hoewel er nog een hoop te ontdekken valt. De belangrijkste onderzochte vragen zijn die naar de oorzaken van verspreidingspatronen en populatiedichtheden. Deze vragen zijn ingegeven door simpele waarnemingen zoals het verschil in soortensamenstelling tussen een stuifzand en een laagveengebied en de wisselende dichtheden van soorten in verschillende jaren.

Sommige processen spelen zich af op de schaal van het areaal van de soort, zoals blijkt uit het feit dat sommige soorten (*Chorthippus biguttulus*, *C. montanus*, *C. mollis*) die zich na de laatste ijstijd (dus na de vorming van de Noordzee) westwaarts hebben verbreid, Engeland en Ierland niet hebben kunnen bereiken. Er zijn aanwijzingen dat uitbreidingen over grote afstanden nog steeds plaatsvinden (zoals bij *Conocephalus discolor*, *Phaneroptera falcata* en *Meconema meridionale*). Voor het zoeken naar oorzaken van fluctuaties van aantallen (inclusief het verdwijnen en verschijnen van soorten) is het echter vooral van belang om op de lokale schaal van de populatie te kijken, omdat hier de vitaliteit en reproductie van de individuen door omgevingsfactoren beïnvloed worden. Hierbij is van belang dat binnen een populatie het aantal eieren een veelvoud is van het uiteindelijk aantal imago's. Een vrouwtje heeft een bepaalde potentiële eiproduktie (fecunditeit), maar meestal is het aantal werkelijk gelegde eieren (gerealiseerde eiproduktie) veel lager als gevolg van suboptimale omstandigheden. Het aantal individuen neemt vervolgens af door sterfte van eieren, nymfen en imago's. Daarnaast kan er emigratie en immigratie optreden. Doordat de verschillende levensstadia in verschillende mate gevoelig zijn voor bijvoorbeeld vocht en temperatuur, is het lang niet altijd eenvoudig de belangrijkste oorzaken van aantalschommelingen te achterhalen. Indien de omstandigheden gunstig zijn, kan het aantal individuen zo hoog worden dat de draagkracht van het milieu ter plekke overschreden wordt. In zo'n geval treden regulatiemechanismen (dichtheidsafhankelijke factoren) in werking waardoor de populatiedichtheid afneemt. Hierbij kan gedacht worden aan het uitbreken van ziekten, een ex-

plosieve vermeerdering van natuurlijke vijanden, maar ook het ontstaan van trekkende dieren valt hieronder. In Noordwest-Europa is het klimaat relatief ongunstig zodat dergelijke regulatiemechanismen nauwelijks een rol spelen.

In dit hoofdstuk wordt aan de hand van gegevens uit onderzoek getracht te achterhalen welke factoren de aan- of afwezigheid van een soort beïnvloeden en welke belangrijk zijn voor het overleven van een populatie. Deze factoren vormen uiteindelijk de basis van de verspreidingspatronen, zoals ze in deze atlas worden gepresenteerd. Als we meer weten van deze factoren, begrijpen we niet alleen beter wat de eisen van de afzonderlijke soorten zijn, maar hebben we tevens een handvat om bedreigde soorten beter te beschermen door de terreinen waar ze voorkomen optimaal in te richten en eventueel andere terreinen geschikt te maken voor deze soorten. Om erachter te kunnen komen welke factoren het voorkomen van een soort beperken, kunnen we de afwezigheid van deze soort op een plek proberen te verklaren. We kunnen daartoe de volgende vragen stellen (GEWIJZIGD, NAAR MACAN 1963):

1 Is de soort afwezig omdat *abiotische factoren* het voorkomen van de soort onmogelijk maken? We moeten dat nagaan voor fysische factoren (bijv. temperatuur, vochtigheid, bodem-structuur) en chemische factoren (bijv. bodemnutriënten-rijkdom, zware metalen, PAK's (polycyclische aromatische koolwaterstoffen)).

2 Is de soort afwezig omdat *biotische factoren* het voorkomen van de soort onmogelijk maken? Hierbij gaan we na of er genoeg voedsel van voldoende kwaliteit aanwezig is en of de vegetatiestructuur, predatoren, parasieten, ziektekiemen of concurrenten het voorkomen verhinderen.

3 Is de soort afwezig omdat de individuen vanuit hun populaties de afstand naar deze plek niet hebben kunnen overbruggen? We vragen ons af hoe groot het *verbreidingsvermogen* van (individuele) de soort is en wat de factoren zijn die verbreiding beïnvloeden.

4 Is de soort afwezig omdat de *oppervlakte* van de plek te klein is voor een populatie om zich langdurig te handhaven? We vragen ons af hoe groot een geschikt terrein voor een populatie van een soort minimaal moet zijn, wil deze zich gedurende vele jaren in stand kunnen houden.

Tenslotte kunnen de hierboven genoemde factoren weer sterk beïnvloed worden door het lokale beheer. Zo kan in een perceel hooiland een soort ontbreken in verband met een ongunstig maaitijdstip, als gevolg waarvan deze geen kans krijgt tot voortplanting te komen. Enkele gangbare beheersmaatregelen in belangrijke sprinkhaan- en krekeltopon worden om die reden apart besproken. In een laatste deel van dit hoofdstuk (synthese) worden de belangrijkste factoren in hun samenhang besproken.

ABIOTISCHE FACTOREN

Inleiding

In de literatuur worden de abiotische voorwaarden waaronder soorten in hun leefmilieu (biotoop) voorkomen, meestal beschreven in termen van voorkeuren, zoals warmteminnend (thermofiel), vochtminnend (hygrofiel), droogteminnend (xerofiel) en matig vochtminnend (mesofiel). Deze veronderstelde voorkeuren worden afgeleid uit de plekken waar de soorten worden aangetroffen. Bedoeld wordt: we vinden ze meestal op respectievelijk warme, vochtige, droge plekken of een tussenvorm daarvan. Inderdaad is bij nymfen en imago's waar te nemen dat ze een voorkeur hebben voor bepaalde plaatsen in de vegetatie. De dieren zijn actief bezig hun temperatuur (en vochtigheid) te regelen. Uit experimenten blijkt dat de meeste soorten sprinkhanen een voorkeur hebben voor temperaturen tussen 32° en 42°C. Als uitzonderingen hebben enkele uitgesproken bossoorten, zoals de boskrekkel en de boomsprinkhaan, een voorkeurstemperatuur van rond de 20°C. Voorkeurstemperaturen van soorten van vochtige graslanden verschillen enigszins van die van soorten van droge graslanden (INGRISCH 1988).

Preferentie-experimenten met imago's wijzen echter niet altijd op een voorkeur die overeenkomt met eigenschappen van de voorkeursbiotoop van de soort. Bij experimenten met een zogenaamd vocht-orgel (individuele kunnen kiezen tussen kamertjes met een verschillende vochtigheid) worden bijvoorbeeld bij een relatief hoge temperatuur (33°C) geen verschillen in voorkeur voor luchtvochtigheid gevonden tussen mesofiele (*Chorthippus parallelus*) en hygrofiele (*Stethophyma grossum*) soorten, tussen mesofiele (*Chorthippus dorsatus*) en xerofiele soorten (*Oedipoda caerulea*), maar wel tussen twee mesofiele soorten (*C. parallelus* en *C. dorsatus*). Bij lagere temperaturen (21°C) hebben zowel xerofiele als hygrofiele soorten een voorkeur voor lage luchtvochtigheid. Sterker nog, nymfen van de bij uitstek hygrofiele *Conocephalus dorsalis* hebben bij een hoge luchtvochtigheid een grote kans om te sterven (INGRISCH 1978, 1980A).

De aanwezigheid van de soort in een biotoop lijkt dus niet verklaard te worden door de voorkeur van de nymfen en imago's. Het is daarom niet waarschijnlijk dat een individu van een vochtminnende soort zelf een vochtig leefmilieu selecteert. Eerder 'selecteert' het milieu de soort; het milieu bepaalt met andere woorden of een populatie er zich kan handhaven. De ontwikkeling van ei, nymf en imago wordt geremd als een bepaalde waarde van een factor (bijv. temperatuur) een bepaalde periode overschreden wordt. Door dit soort overschrijdingen wordt de voortplanting en daarmee de populatie-omvang beperkt. De niet exact aan te geven

grens waarbij de ontwikkeling van de individuen dermate wordt beperkt dat de populatie niet kan overleven wordt wel de 'tolerantie-grens voor een factor' genoemd. De ligging van de tolerantie-grenzen heeft een grote invloed op de dichtheid waarmee de soort onder bepaalde omstandigheden voorkomt. Als bijvoorbeeld de temperatuur over het algemeen te hoge of te lage waarden heeft worden lage dichtheden gevonden, terwijl bij meer geschikte waarden hoge dichtheden voorkomen. De omstandigheden kunnen in een biotoop zo ongunstig zijn dat een populatie niet levensvatbaar is. Door nu te onderzoeken hoe de tolerantie-grenzen verschillen tussen de soorten, is het mogelijk te achterhalen waarom bepaalde soorten veel in vochtige terreinen worden gevonden en andere in warme, droge gebieden.

Tolerantie-grenzen zijn niet direct te bepalen, maar door te onderzoeken hoe verschillende soorten extreme waarden van een factor (bijv. een hoge temperatuur) doorstaan is het wel mogelijk verschillen in tolerantie-grenzen tussen soorten te achterhalen. Deze verschillen verklaren mogelijk de verschillen in het verspreidingspatroon en de populatiedichtheden in het veld.

De levenskansen van een populatie zijn - de biotische factoren buiten beschouwing latend - bij een bepaalde abiotische situatie afhankelijk van de tolerantie-grenzen van zowel eieren, nymfen als imago's. De tolerantie-grenzen van de eieren lijken een grotere rol te spelen bij het ontstaan van verspreidingspatronen en populatiedichtheden dan de tolerantie-grenzen van nymfen en imago's. Om te beginnen kunnen nymfen en imago's door zich te verplaatsen de meest gunstige plaatsen uitzoeken om te overleven, terwijl de eieren door hun immobiliteit volledig afhankelijk zijn van de heersende omstandigheden. Eieren zijn daarmee gevoeliger voor de lokale omstandigheden. Bovendien blijken de soorten vaak duidelijker te verschillen in de tolerantie van hun eieren voor diverse abiotische factoren, dan in de tolerantie van de imago's (BEGON 1983, LENSINK 1963, REMMERT 1986).

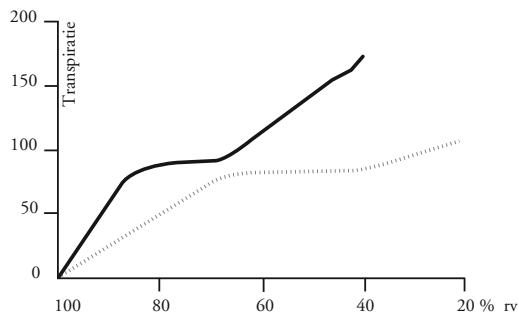
Hieronder wordt voor de belangrijkste abiotische factoren besproken hoe deze ingrijpen in het leven van sprinkhanen en in hoeverre de tolerantie voor deze factoren voor soorten verschillend is. Dit gebeurt overwegend aan de hand van gegevens uit laboratoriumexperimenten. Bij deze experimenten is sprake van een kunstmatige vocht- en temperatuurregulering en kunstmatige seizoenen (zomer-winter). Bij experimenten met eieren van veldsprinkhanen gaat het veelal om eieren, die buiten het natuurlijke substraat en buiten het hun omhullende pakket werden onderzocht. Mogelijk wijkt daardoor de gevoeligheid voor bepaalde factoren af van de in de natuur optredende gevoeligheid. Zowel de structuur en vorm van het eipakket als de plaats waar de eieren worden afgezet kunnen immers per soort verschillen (zie hoofdstuk 4).

Droogte

Water is een bijzonder belangrijke factor in de oecologie van sprinkhanen. Nymfen en imago's van soorten van droge en warme biotopen zullen hun verdamping moeten kunnen beperken om een droge, zonnige dag door te komen, zeker als het voedsel ook niet veel water bevat. Er

Figuur 1

Vochtverlies van volwassen krasser (*Chorthippus parallelus*) (getrokken lijn) en schavertje (*Stenobothrus stigmaticus*) (stippellijn) in relatie tot de Relatieve vochtigheid (rv) (Temperatuur = 30-33°C). *S. stigmaticus* slaagt er beter in zijn vochtverlies te beperken (NAAR JAKOVLEV 1957).



bestaan - als uiting van dit soort aanpassingen - inderdaad verschillen in transpiratie tussen verschillende soorten veldsprinkhanen (fig. 1) (JAKOVLEV 1957), die stroken met hun voorkeursbiotoop. Droogte in combinatie met hoge temperaturen verhoogt de verdamping sterk. Naast voeding is onder extreem droge omstandigheden waarschijnlijk dauw een belangrijke waterbron voor nymfen en imago's.

De tolerantie-grenzen van eieren voor droogte zijn echter ook van groot belang, aangezien de eieren van de meeste soorten tijdelijk aan droogte worden blootgesteld.

Veldsprinkhanen

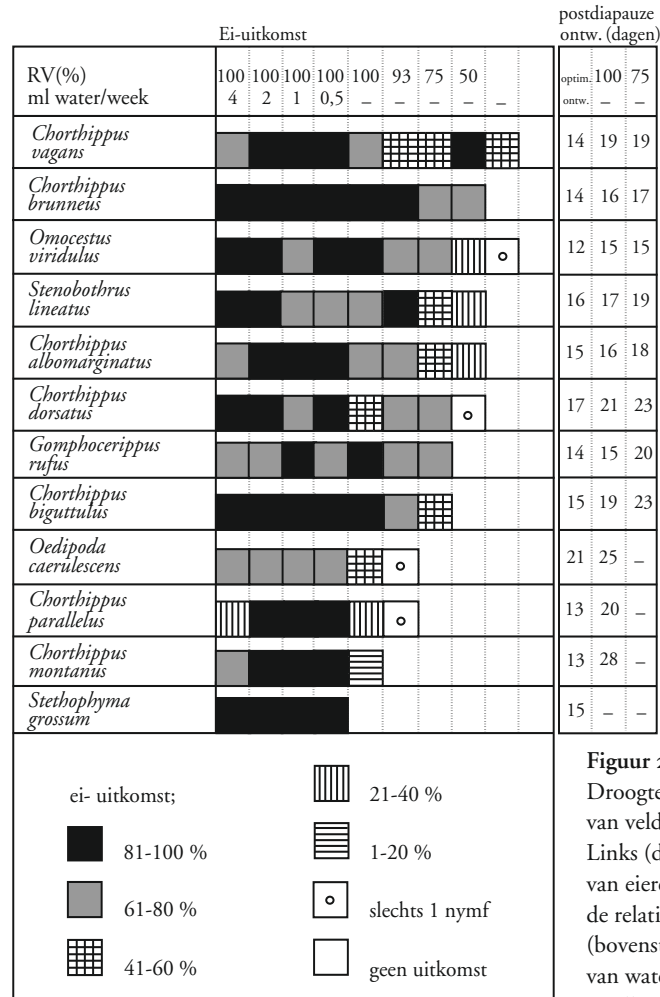
Gedurende de ontwikkeling van de eieren van veldsprinkhanen nemen deze tenminste hun eigen gewicht aan water op. Zij kunnen dit water, voor zover bekend, niet onttrekken aan de lucht en zijn dus afhankelijk van direct contact met water. De wateropname door de eieren vindt niet continu plaats. Bij veldsprinkhanen wordt meestal veel water opgenomen vlak na het afzetten van de eieren, daarna tot aan de diapauze (overwintering) minder. Gedurende de diapauze wordt nauwelijks water opgenomen, maar na de diapauze neemt de wateropname tijdelijk weer sterk toe. Het gewicht van de eieren blijkt zelfs als maat voor het ontwikkelingsstadium gebruikt te kunnen worden (BRUCKHAUS 1992, INGRISCH 1983B).

Bij de meeste soorten veldsprinkhanen blijken de eieren na de diapauze minder tolerant voor droogte te zijn dan ervoor. In het algemeen zijn de nymfen bij watertekort kleiner, vooral indien het watertekort optreedt na de diapauze. Bij ontwikkeling van eieren onder droge omstandigheden zijn er grote verschillen tussen soorten waar te nemen wat betreft het uitkomen en de ontwikkelingsduur van de eieren (fig. 2). Eieren van soorten van vochtige terreinen, zoals *Stethophyma grossum* en *Chorthippus montanus*, vertonen dan een sterke daling van het percentage van eieren dat uitkomt en een vertraging van de ontwikkeling van de eieren. Verschillende andere soorten zijn veel toleranter, waarbij opvalt dat de eieren van *Oedipoda caerulea*, een soort van zandige, droge terreinen, onder laboratoriumomstandigheden relatief gevoelig zijn voor langdurige droogte (INGRISCH 1983B, C).

Sabelsprinkhanen

De eieren van sabelsprinkhanen zijn over het algemeen gevoeliger voor droogte dan die van veldsprinkhanen. Er zijn drie stappen in de wateropname te onderscheiden, namelijk (1) vlak voor de zogenaamde katatrepsis (de omkering van het embryo dat met zijn kop naar boven komt te liggen) ongeveer halverwege de embryonale ontwikkeling, (2) tegen het eind van de laatste diapauze en (3) vlak na de laatste diapauze. De eieren van de Westeuropese soorten nemen tijdens de ontwikkeling, afhankelijk van de soort, 50-100% in gewicht toe. De soorten verschillen ook in de periode van de grootste wateropname. Bij onder andere de wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*) ligt deze vlak vóór de laatste diapauze (fig. 3), bij andere soorten direct erna (INGRISCH, 1988).

Droge omstandigheden tijdens de ontwikkeling van de eieren leiden tot opvallend grote verschillen tussen de



Figuur 2

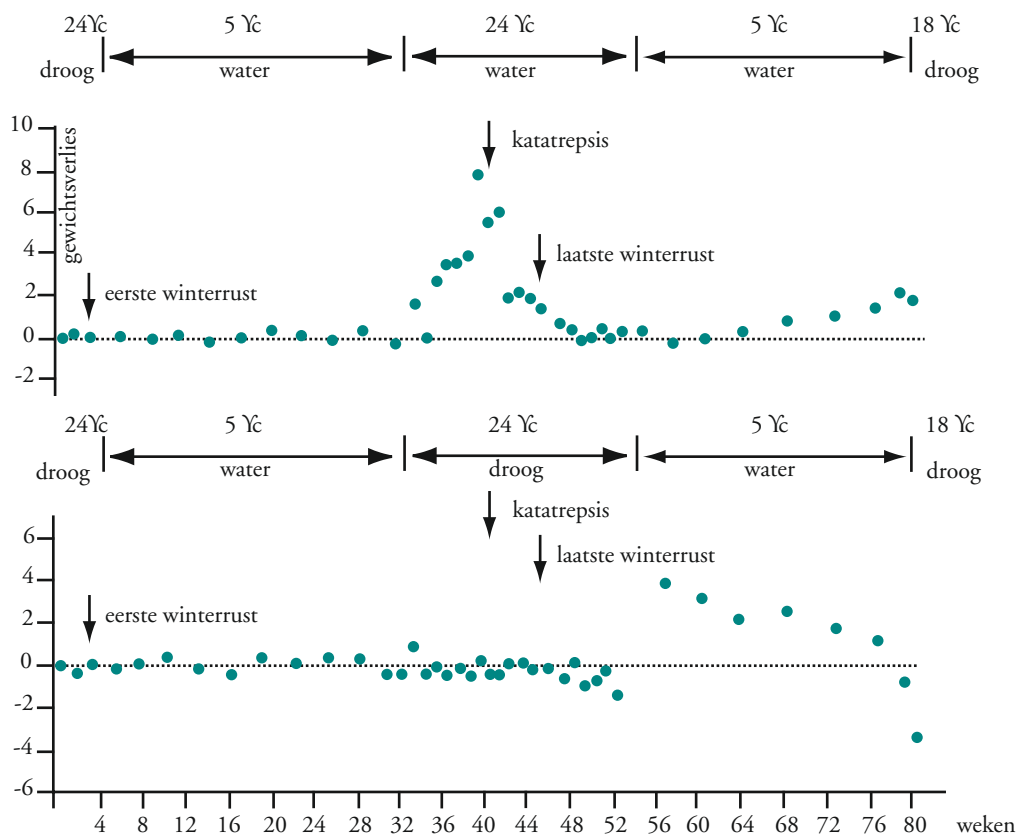
Droogtetolerantie van eieren van veldsprinkhanen. Links (de blokjes) het uitkomen van eieren, afhankelijk van de relatieve luchtvochtigheid (bovenste getal) en toediening van water in ml per week (rij getallen onder rv) voor en na de overwintering ($t = 24^{\circ}\text{C}$). De arcering geeft de hoeveelheid uitgekomen eieren (zie legenda). Rechts de ontwikkelingsduur van de eieren, afhankelijk van de luchtvochtigheid na de overwintering en gerelateerd aan de (gemiddelde) optimale ontwikkeling (NAAR INGRISCH 1983B).

soorten wat betreft het percentage van de eieren dat uitkomt na de eerste winter. De meeste soorten hebben tijdens hun ontwikkeling minimaal een hoge luchtvochtigheid nodig wil een klein deel van de eieren uitkomen; een hoger percentage van de eieren komt pas uit als de eieren direct contact met water hebben (fig. 4). Soorten die hun eieren afzetten in droog plantaardig materiaal zoals dode takken of schorsspleten (*Meconema thalassinum* en *Leptophyes punctatissima*) blijken een relatief grote tolerantie voor droogte te hebben. Van een soort met meer verdrogingsgevoelige eieren (de wrattenbijter) wordt het lokaal uitsterven wel geweten aan verdroging (DETZEL 1991, INGRISCH 1988). Bij diverse sabelsprinkhanen blijkt een deel van de door droogte niet uitgekomen eieren een tweede keer te kunnen overwinteren, om vervolgens wel uit te komen. Het deel van de eieren dat na twee winters uitkomt is bij sommige soorten zelfs groter dan het deel dat na één winter uitkomt (o.a. bij *Meconema thalassinum* en *Metrioptera roeselii*). Het gaat hierbij om eieren zonder direct contact met water en bij 100% relatieve luchtvochtigheid. Voor *Metrioptera roeselii* gold dit zelfs wanneer tijdens de zomer het substraat twee tot drie dagen per week vochtig was. Daarmee stelt *Metrioptera roeselii* als eerste van de onderzochte soorten het uitkomen van de eieren een jaar uit. Bij sommige soorten (*Decticus verrucivorus* en *Tettigonia cantans*) had een groter deel van de eieren onder droge omstandigheden drie winters nodig in plaats van twee (INGRISCH 1988).

Figuur 3

Verloop van gewichtsverandering door wateropname van eieren van de wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*) tot aan het uitkomen. De wateropname vindt plaats in drie stappen: (1) vlak voor de katatrepsis (2) tegen het einde van de overwintering; (3) aan het begin van de laatste ontwikkelingsfase. Boven: bij constante toediening van water.

Onder: afwisselend op droog filterpapier bij 100% relatieve vochtigheid, en bij toediening van water. Bij overmaat vocht zien we een grote wateropname in de 'tweede zomer', en aan het einde van de ontwikkeling in de 'derde zomer'; bij droogte in de 'tweede zomer' wordt het vochtverlies gecompenseerd in de 'tweede winter' (NAAR INGRISCH 1988).



Bij een aantal sabelsprinkhanen bleek de invloed van droogte veel geringer in de fase voorafgaande aan de laatste overwintering dan erna. Onder de Nederlandse omstandigheden is sterfte van de eieren door droogte in deze eerste fase (i.c. het najaar) vermoedelijk zeer gering, zodat een reductie, respectievelijk een vertraging met één (of twee) jaar, van het uitkomen van de eieren mogelijk in het algemeen door voorjaarsdroogte wordt veroorzaakt.

Hoge vochtigheid

Beschikbaarheid van water blijkt voor sprinkhanen en krekels erg belangrijk te zijn. Toch kleven er nadelen aan vochtige omstandigheden. Zo is er een grote invloed op de warmtehuishouding; vochtige plaatsen warmen minder snel op, waardoor de tolerantie-grenzen voor lage temperaturen kunnen worden overschreden (zie lage temperaturen). Bovendien zijn onder vochtige omstandigheden de kansen op (schimmel)infecties van eieren, nymfen en imago's groter. Over tolerantie voor vocht van nymfen en imago's is weinig bekend. Een korte blootstelling aan water wordt over het algemeen goed doorstaan; sommige soorten (veenmol en enkele doornsprinkhanen) kunnen zelfs goed zwemmen. Net uitgekomen larven zijn echter erg gevoelig voor vocht en koude. Mogelijk in verband met deze geringe tolerantie worden de eieren van veel soorten in het algemeen op ijler begroeide plaatsen afgezet dan waar de oudere nymfen leven. De eieren komen uit in een jaargetijde waarin vochtige en koele weersomstandigheden veel voorkomen. Het is dan voor de nymfen voordelig om zich direct na het uitkomen op kale grond of in ijle vegetaties te kunnen bewegen. Deze plaatsen zullen immers het snelst opwarmen en opdrogen.

De nymfen blijken ook in het vervolg van hun ontwikkeling weinig tolerant te zijn voor nat en koud weer: onder zulke omstandigheden treedt een hoge mortaliteit op. Het is niet duidelijk of deze mortaliteit wordt veroorzaakt door de te natte of te koude omstandigheden zelf, of door bepaalde biotische factoren die bij zulk weer een grotere invloed kunnen hebben. Te denken valt aan gebrek aan voedsel, predatie, parasitering of besmetting met schimmels, bacteriën of virussen (DEMPSTER 1963, LENSINK 1963, RICHARDS & WALOFF 1954).

Veldsprinkhanen

De eieren van veldsprinkhanen lijken met name gedurende de diapauze weinig gevoelig voor een teveel aan water (bijvoorbeeld bij overstroming). Bij *Chorthippus dorsatus*, *C. parallelus* en *C. biguttulus*, werd, in afnemende volgorde, een reductie in het percentage uitgekomen eieren gevonden, wanneer eieren in hun eipakket continu in contact stonden met water. Het continu toedienen van water aan uitgeprepareerde eieren leverde alleen bij *Chorthippus parallelus* een significante reductie in het percentage uitgekomen eieren op (zie fig. 2) (DEMPSTER 1963, INGRISCH 1983B).

Sabelsprinkhanen

Eieren van sabelsprinkhanen zijn over het algemeen niet gevoelig voor een hogere luchtvochtigheid en ook niet voor een vochtig substraat. Ze bleken echter wel degelijk gevoelig voor een overmaat aan water (overstroming). Onder zeer natte omstandigheden was het percentage uitgekomen eieren van vele soorten lager of verdronken de vermiforme larven (wormvormige larven, zie hoofdstuk 4) nadat ze uitge-

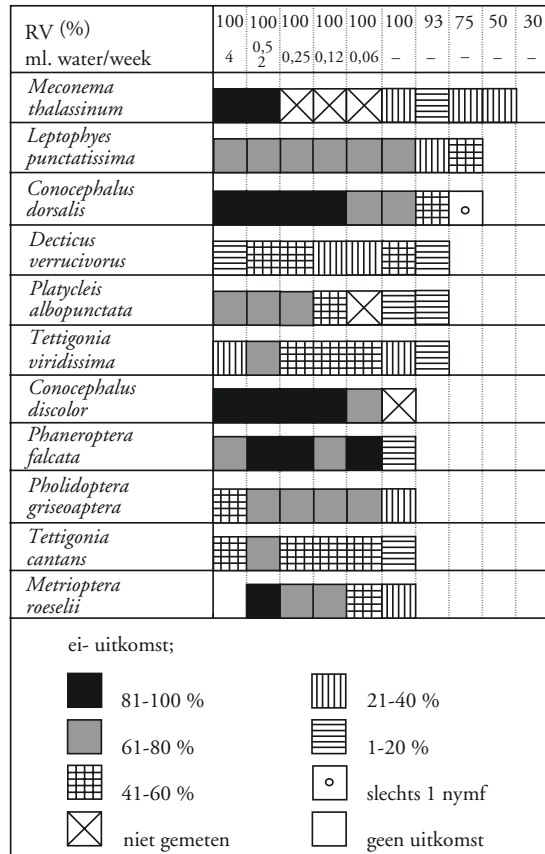
komen waren. *Metrioptera roeselii* bleek het minst vochttoelerant; hoewel de embryonale ontwikkeling voltooid werd, kwam geen van de eieren uit. Het lijkt er op dat van de 15 onderzochte sabelsprinkhanen alleen *Conocephalus dorsalis* en *C. discolor* zijn aangepast aan het voorkomen in terreinen waar langdurige inundatie optreedt ten tijde van de ontwikkeling en het uitkomen van de eieren. Alleen bij deze soorten kwamen gezonde nymfen uit. De vermiforme larven kropen via de rand van de petrischalen omhoog en vervelden aan de onderzijde van het deksel (INGRISCH 1988).

Lage temperaturen

Langdurige perioden met relatief koud weer hebben tot gevolg dat alle processen bij nymfen en imago's zeer traag verlopen of stilstaan. Dat heeft grote gevolgen voor activiteit, voedselopname, groei en eiproduktie. Breekt de zon door, dan gaan de dieren in het algemeen zelf zoeken naar beschutte plekken die bij een geringe zoninstraling al snel opwarmen. Bovendien kunnen de meeste soorten actief zonnen; ze richten een zijde van hun lichaam op de zon en houden hun achterpoten zodanig, dat ze zo veel mogelijk stralingswarmte opvangen. Hun lichaamstemperatuur kan zodoende 5-10°C hoger komen te liggen dan de omgevingstemperatuur. Dat stralingswarmte een grote rol kan spelen bij de ontwikkeling van populaties is o.a. waargenomen bij de veldkrekkel, waarvan populaties na normale en koele zomers sterk af blijken te nemen. Na de zeldzaam optredende hete, zonnige en droge zomers nam de populatie-omvang sterk toe, waarna deze weer afnam gedurende de daarop volgende jaren. Uit experimenteel onderzoek bleek dat het veelvuldig optreden van (relatief korte perioden met) zonneschijn, hormoonproduktie, voedselopname en gewicht positief beïnvloedde. Een vergelijkbaar effect van zonneschijn op ontwikkelingssnelheid en eiproduktie is bij *Chorthippus brunneus* gevonden. Er zijn bovendien aanwijzingen, dat een koele nazomer de gerealiseerde eiproduktie kan verlagen. Dit zou het gevolg kunnen zijn van een vertraging van de rijping of de afzet van eieren, een verminderde voedselopname of een grotere kans op ziekte, parasitering en predatie (BEGON 1983, JOERN & GAINES 1990, REMMERT 1986, STOUTJESDIJK & BARKMAN 1992).

Temperaturen van enkele graden onder nul kunnen dodelijk zijn voor nymfen en imago's (UVAROV 1966). Veelvuldig wordt gesuggereerd dat de eerste nachtvorsten in het najaar de doodsoorzaak van de dan nog levende sprinkhanen vormen. Op sommige plaatsen (dichte graspolen, rottende planten, in de bebouwde kom) kunnen de dieren wellicht langer in leven blijven, omdat de temperaturen er nog tot laat in het najaar boven het vriespunt kunnen blijven. In hoeverre lage (ochtend)temperaturen in het zomerhalfjaar de tolerantiegrenzen van soorten overschrijden is niet bekend.

Er zijn aanwijzingen dat er verschillen bestaan in tolerantie voor koude tussen soorten. Nymfen en imago's van bijv. *Chorthippus montanus* en *C. albomarginatus*, beide soorten van minder warme biotopen, blijven bij lagere temperaturen langer actief dan die van veel andere soorten. *C. albomarginatus* lijkt bovendien beter aangepast aan koele omstandigheden doordat de nymfen zich snel ontwikkelen vergeleken met bijv. *C. biguttulus*, een soort van warme biotopen (tabel 1) (LENSINK 1963).



Figuur 4

Droogtetolerantie van eieren van sabelsprinkhanen. Uitkomsten van eieren, afhankelijk van de luchtvochtigheid en toediening van water voor en na de overwintering ($T = 24^{\circ}\text{C}$)

(NAAR INGRISCH 1988).

In tegenstelling tot nymfen en imago's kunnen eieren van diverse sabelsprinkhanen strenge vorst overleven. Een groot deel van de eieren van bijvoorbeeld *Phaneroptera falcata* doorstond onbeschadigd een twee dagen durende vorst van -30°C . Bij een langere periode met dergelijk strenge vorst gingen alle eieren dood. Verschillende andere soorten bleken een geringere tolerantie te hebben (INGRISCH 1979D). Voor zover bekend doorstaan ook de eieren van veldsprinkhanen een vorstperiode.

Veldsprinkhanen

Bij veldsprinkhanen wordt de ontwikkelingssnelheid van de eieren sterk beïnvloed door de temperatuur. De ontwikkeling verloopt bij 27°C drie- tot viermaal zo snel als bij 17°C . Beneden een bepaalde temperatuur komen de eieren na de diapauze helemaal niet tot ontwikkeling. Deze temperatuur ligt vrij hoog, voor diverse soorten rond de 10°C . Opmerkelijk zijn de verschillen tussen soorten wat betreft de ontwikkelingssnelheid (en daarmee ontwikkelingsduur) van de eieren na de winterrust (tabel 2). Soorten die voorkomen op warme, droge plaatsen (*Chorthippus biguttulus*

Tabel 1

Schatting van de nymfale ontwikkeling in dagen van de rateelaar (*Chorthippus biguttulus*) en de kustsprinkhaan (*C. albomarginatus*) n.a.v. veldobservaties in Lensink (1963).

	<i>C. biguttulus</i>	<i>C. albomarginatus</i>
1954	75,3	49,2
1955	79,3	63,5

Tabel 2

Ontwikkelingsduur in dagen van de eieren van veldsprinkhanen na de winterrust (mediane waarden), afhankelijk van de temperatuur (in °C); OD = geschatte onderdrempeltemperatuur voor de ontwikkeling; – = eieren niet uitgekomen (VAN WINGERDEN ET AL. 1991B, 1992, ONGEPUBL. GEGEVENS W.K.R.E. VAN WINGERDEN).

Temperatuur	10,4	12,6	15,0	15,4	17,4	19,2	22,2	27,1	31,7	37,5	OD(°C)
<i>Chorthippus parallelus</i>	151,3	65,4	43,5	39,0	29,5	22,5	15,5	9,6	7,5	7,0	8,9
<i>Chorthippus montanus</i>		67,5	44,8		28,6	22,0	14,6	10,0	7,6	6,8	
<i>Stethophyma grossum</i>		76,4	45,5	40,7	27,0	23,6	14,8	10,1	7,8	–	
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	–	137,0	58,5	57,1	33,9	27,3	17,4	10,5	7,4	7,3	10,9
<i>Chorthippus biguttulus</i>	–	144,9	69,6	67,9	42,2	30,2	20,2	11,7	7,8	7,6	11,0
<i>Chorthippus mollis</i>			–	44,1	34,5	21,4	13,2	8,8	7,6	>15,0	

en *C. mollis*) hebben bij dezelfde temperaturen een langere ontwikkelingsduur dan soorten die in vochtige, koele biotopen gevonden worden (*C. parallelus*, *Stethophyma grossum* en *C. montanus*). Mogelijk komt een thermofiele soort als *C. mollis* niet in koele biotopen voor, omdat de eieren alleen in warme biotopen (ook in koele zomers) vroeg genoeg uitkomen om op tijd geslachtsrijpe dieren te produceren. Op koele plaatsen zouden dieren voor de winter geen of te weinig eieren af kunnen zetten. Bovendien komen eieren die laat in het seizoen gelegd zijn relatief laat in het volgende seizoen uit en vallen in hogere mate ten prooi aan parasieten, zodat ook de volgende generatie met een minder goede uitgangpositie begint. De soorten van vochtige terreinen zijn door de snelle ontwikkeling van hun eieren dus beter aangepast aan koelere omstandigheden (CHERRILL & BEGON 1991, JOERN & GAINES 1990, PICKFORD 1976, VAN WINGERDEN ET AL. 1991B, 1993).

Daarnaast heeft de lengte van de koudeperiode (winter) invloed op de ontwikkelingssnelheid van de eieren. Bij *Chorthippus biguttulus*, *C. parallelus* en *Gomphocerippus rufus* kwamen bij een korte koudeperiode minder eieren uit, en bij de twee laatstgenoemde soorten bovendien later, dan bij een lange koudeperiode (KÖHLER 1991).

Sabelsprinkhanen

Ook bij sabelsprinkhanen bestaat er een relatie tussen de ontwikkelingssnelheid van de eieren en de temperatuur, maar bij sommige soorten is deze niet zo sterk. Daarnaast kan (bijv. bij *Phaneroptera falcata* en *Metrioptera roeselii*) een lange koudeperiode en het optreden van strenge vorst een positieve invloed hebben op de ontwikkelingssnelheid van de eieren. Daarbij wordt soms ook een effect op de mate van spreiding van het uitkomen gevonden. Zo kwamen de eieren van *Meconema thalassinum* die enkele dagen bij -2°C gehouden waren later en veel meer gespreid uit (over een periode van meer dan 100 dagen) dan die welke een dag bij -30°C gehouden waren. Het uitkomen van de eieren van deze laatste groep was gespreid over 2 weken, net als in het veld (INGRISCH 1979D, 1985A).

Hoge temperaturen

Hoge temperaturen zijn schadelijk voor nymfen en imago's, niet alleen door beschadiging van weefsels, maar ook door een sterkere verdamping en een daardoor verhoogde kans op uitdroging. De dieren kunnen te hoge temperaturen in het veld ontwijken door extreem warme oppervlakken (bijv. zonbeschenen, kale bodem) te mijden. In het al-

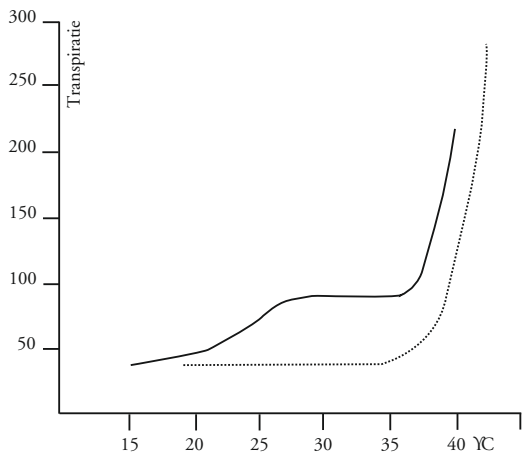
gemeen klimmen ze wat hoger in de vegetatie of zoeken ze naar beschaduwde plekken.

De voorkeurstemperatuur van diverse soorten blijkt tussen 32 en 42°C te liggen. Bij intense zonbestraling kan de lichaamstemperatuur in het veld gemakkelijk hoger worden. Erg veel hoger moet de lichaamstemperatuur echter niet worden, want boven de 40°C eten veldsprinkhanen niet meer en temperaturen boven de 50°C zijn zelfs dodelijk (INGRISCH 1988, PREDTECHENSKII 1935, UVAROV 1966). Voor het regelen van hun lichaamstemperatuur is enige diversiteit in het microklimaat (bijv. door variatie in de vegetatiestructuur) van groot belang. Hoewel de soorten in het veld op plekken met zeer verschillende temperatuurbereiken worden aangetroffen, lijken de tolerantie-grenzen voor hoge temperaturen tussen de soorten slechts weinig te verschillen. De temperatuur waarboven de verdamping ongecontroleerd toeneemt ligt bijv. bij imago's van *Chorthippus parallelus* en *Stenobothrus stigmaticus* op 35°C en bij *Oedipoda caerulea* op 37°C (fig. 5) (JAKOVLEV 1957). Dergelijke hoge temperaturen kunnen deze soorten waarschijnlijk niet lang doorstaan.

Ook de eieren zijn gevoelig voor lange perioden met hoge temperaturen. Eieren van *Stethophyma grossum*, *Chorthippus albomarginatus*, *C. parallelus* en *C. mollis* die na de diapauze continu blootgesteld werden aan temperaturen boven de 30°C kwamen voor een veel geringer deel uit dan bij lagere temperaturen. Bij *C. biguttulus* werd geen reductie gevonden, ook niet bij hogere temperaturen (37,5°C) (VAN WINGERDEN ET AL. 1991B). Eieren van *Phaneroptera falcata* en *Conocephalus discolor* kwamen bij hoge temperaturen (33°C) vóór de diapauze niet uit en bij dezelfde temperaturen na de diapauze slechts in zeer geringe mate (INGRISCH 1979D). Het mag echter betwijfeld worden of deze hoge temperaturen in het voorjaar voorkomen. Bovendien zijn de eieren mogelijk wel tolerant voor korte warme perioden.

Bodem

De bodem vormt de ondergrond waarop de dieren zich voortbewegen. Daarnaast zijn de structurele eigenschappen van de bodem van groot belang voor ondergronds levende soorten als de veenmol en de veldkrekkel. In zware klei kunnen zij niet graven; zij hebben dan ook een relatief losse bodem nodig. De bodem kan echter ook een belangrijke bepalende factor zijn voor het microklimaat. Droge, waterdoorlatende bodems warmen veel sterker op dan natte, vochtvast-



houdende bodems. Of er een strooisel- of humuslaag op de bodem aanwezig is bepaalt ook voor een groot deel de microklimatologische eigenschappen.

Een groot deel van de sprinkhanen en krekels legt de eieren in of op de bodem (incl. strooisel en dood hout). Diverse soorten blijken daarbij een voorkeur te hebben voor bepaalde bodemeigenschappen, zoals de hoeveelheid bodembedekking (strooisel en vegetatie) en vochtigheid. Er lijkt bovendien een verband te bestaan tussen de tolerantie-grenzen van eieren en de plek waar de eieren bij voorkeur worden afgezet. Bij een keuzemogelijkheid tussen kale bodem, onder/tussen kort gras en onder/tussen langer gras voor het afzetten van eieren kiezen *Chorthippus biguttulus* en *C. brunneus* voor kale grond (fig. 6). Ook *Decticus verrucivorus* en *Tettigonia cantans* hebben een voorkeur voor kale bodem. *Chorthippus montanus* en *Gomphocerippus rufus* hebben een voorkeur voor bodem onder/tussen korte vegetatie, terwijl *Tettigonia viridissima* juist een voorkeur heeft voor de bodem onder lang gras. De voorkeur van *Chorthippus biguttulus* en *C. brunneus* voor kale plekken heeft als voordeel dat te koele plekken gemeden worden en daarmee de kans op een onvoltooide jaarcyclus beperkt wordt. Ook in het veld heeft *C. brunneus* voorkeur voor onbegroeide plaatsen, evenals *Myrmeleotettix maculatus*. *Chorthippus albomarginatus* legt daarentegen de eieren op ijl begroeide bodems (CHERRILL & BEGON 1991, INGRISCH & BOEKHOLT 1983, LENSINK 1963).

Er zijn ook verschillen in de voorkeur voor bodemvochtigheid. Op zand hebben *Tettigonia viridissima* en *Decticus verrucivorus* een voorkeur voor droge bodem in tegenstelling tot *Pholidoptera griseoptera* en *Chorthippus montanus* die een voorkeur voor natte tot vochtige zandbodems hebben. *C. biguttulus* lijkt tamelijk onverschillig. Deze preferenties komen overeen met toleranties voor droogte: eieren van *C. biguttulus* en *T. viridissima* zijn toleranter voor droogte dan eieren van *D. verrucivorus*, die weer toleranter zijn dan eieren van *P. griseoptera* en *C. montanus* (INGRISCH 1988, INGRISCH & BOEKHOLT 1983).

Chemische verbindingen

Er is weinig bekend over chemische verbindingen die het voorkomen van sprinkhanen en krekels kunnen beïnvloeden. Van enkele stoffen die in onnatuurlijk hoge concentraties aanwezig kunnen zijn is wat meer bekend.

De afwezigheid van sprinkhanen in zwaar bemeste graslan-

den is bijvoorbeeld deels te wijten aan de giftigheid van stoffen uit de mest. Bij organische bemesting gaat het met name om het uit de mest vrijkomende ammoniakgas. Dit beïnvloedt het afzetten van eieren negatief (minder eipakketten, minder eieren per pakket), mogelijk omdat de vrouwtjes door prikkeling van zintuigcellen op het achterlijf van het eileggen afzien. Het ammoniakgas dringt bovendien door de eischaal naar binnen en verstoort de eiontwikkeling (SCHMIDT 1983A, G.H. SCHMIDT MOND. MED.). De directe negatieve invloed van anorganische meststoffen (kunstmest) is veel geringer. Bij een hoge belasting met deze meststoffen (tot 700 kg stikstof per ha. per jaar) wordt bij *Chorthippus parallelus* geen reductie in aantallen eieren per pakket gevonden en slechts een kleine reductie in aantallen eipakketten (VAN WINGERDEN ET AL. 1992). Ook elders wordt een gering effect gevonden van een hoge anorganische mestgift (ANDRZEJSKA 1976, OLECHOWICZ 1976). Dit geeft aan, dat het vrijwel ontbreken van sprinkhanen in graslanden met anorganische bemesting eerder een indirect gevolg is van deze bemesting, doordat de vegetatie zich verdicht en het microklimaat sterk verandert. Dit indirecte effect speelt natuurlijk ook een rol bij organische bemesting.

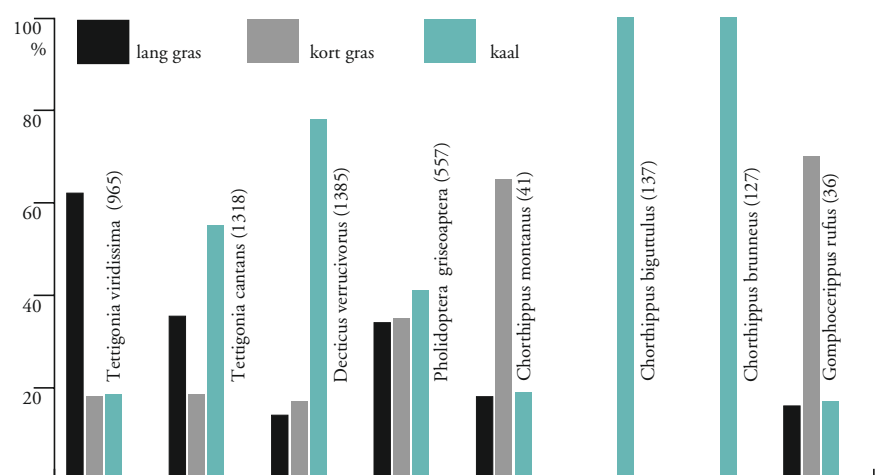
Kwikchloride komt als zaadontsmettingsmiddel en door industriële uitstoot in toenemende mate in het milieu terecht. Bij concentraties van kwikchloride van 0,0001% (0,1 mg/kg) bleek het uitkomen van de eieren van o.a. *Oedipoda caerulea* en *Chorthippus brunneus* met de helft af te nemen, terwijl dit geen effecten had op de aantallen gelegde eieren. Daarentegen bleken vrouwtjes van de Zuideuropese veldsprinkhaan *Acrotylus patruelis* die gevoed werden met tarwekiemen en havervlokken met kwikchloride twee maal zoveel eipakketten te leggen, met anderhalf maal zoveel eieren. Mogelijk heeft de verhoogde eiproduktie tot doel het gif kwijt te raken. De ontwikkeling van nymfen afkomstig uit belaste eieren, duurde ongeveer de helft langer, terwijl minder dan de helft van de nymfen volwassen werd, vergeleken met de onbelaste controles. Bovengenoemde effecten werden gevonden bij concentraties die op landbouwgronden regelmatig bereikt en soms zelfs overschreden worden. Cadmium- en loodchloride kunnen het uitkomen van de eieren doen verminderen, zoals bleek bij de Zuideuropese veldsprinkhaan *Aiolopus thalassinus*. Verder bleek het gif - waarschijnlijk via het sperma - doorgegeven te worden aan vol-

Figuur 5

Vochtverlies bij verhitting van volwassen blauwvleugelsprinkhaan (*Oedipoda caerulea*) (stippellijn) ten opzichte van andere soorten veldsprinkhanen (doorgetrokken lijn) (o.a. krasser (*Chorthippus parallelus*), moerassprinkhaan (*Stethophyma grossum*) en schavertje (*Stenobothrus stigmaticus*)) (NAAR JAKOVLEV 1957).

Figuur 6

Resultaten van een keuze-experiment over het afzetten van eipakketten (veldsprinkhanen) en eieren (sabelsprinkhanen). De verdeling van de afzet wijkt voor alle soorten af van een toevallige verdeling. Achter de soortnamen staan de aantallen eipakketten resp. eieren die in het experiment zijn afgezet (NAAR INGRISCH & BOEKHOLT 1983).



gende generaties (SCHMIDT 1984, SCHMIDT & FIELBRAND 1987, SCHMIDT ET AL. 1991).

Bij belasting van eieren van de moerassprinkhaan (*Stethophyma grossum*) met in rivierwater voorkomende PAK's (polycyclische aromatische koolwaterstoffen, o.a. fenantreen) werd geen vermindering van het uitkomen van de eieren gevonden, maar wel grotere sterfte onder de nymfen van het eerste stadium, bij concentraties die ongeveer een factor tien boven de concentraties liggen waarin deze PAK's in het rivierwater voorkomen (VAN DER KRAAN & VAN WINGERDEN 1996). Mogelijk vormen deze stoffen de oorzaak voor het schaarse voorkomen van de moerassprinkhaan in het rivierengebied. Deze soort wordt wel gevonden in 's winters overstroomde gebieden langs een aantal kleine, relatief schone rivieren in Duitsland en België (O.A. LORZ & CLAUSNITZER 1988).

BIOTISCHE FACTOREN

Voedsel

Sprinkhanen en krekels zijn over het algemeen weinig kritisch in hun voedselkeuze. Veldsprinkhanen eten allerlei grassen en kruiden, terwijl sabelsprinkhanen en krekels plantaardig en/of dierlijk voedsel tot zich nemen. De West-europese soorten zijn niet gespecialiseerd op bepaalde planten of prooidieren (zie ook hoofdstuk 4). In het algemeen zal het voedselaanbod in Nederland daarom geen belangrijke factor zijn bij het totstandkomen van verspreidingspatronen en populatiedichtheden. Meestal zal voedsel in overvloed aanwezig zijn en zullen andere factoren eerder beperkend zijn. Alleen in zandverstuivingen, korstmosvlakten en monotone heiden is het voorstelbaar dat door de afwezigheid van grassen sommige soorten veldsprinkhanen ontbreken. Ook wanneer grasvegetaties eenzijdig zijn samengesteld, kunnen beperkingen optreden. Dit verklaart mogelijk, waarom *Chorthippus parallelus*, *C. biguttulus*, en *C. brunneus* weinig talrijk zijn in vergraste heideterreinen die vrijwel geheel uit bochtige smeie (*Deschampsia flexuosa*) bestaan (VAN WINGERDEN ET AL. 1991A). Indien in de vegetatie verschillende soorten gras voorkomen hebben vegetatiesamenstelling en conditie van de planten waarschijnlijk geen invloed op het al dan niet voorkomen van soorten veldsprinkhanen (O.A. CAPINERA & SECHRIST 1982, JOERN 1979). Onder sommige omstandigheden (bijv. in monotone struikheide-vegetaties) zouden carnivore sabelsprinkhanen kunnen ontbreken door een tekort aan geschikte prooidieren.

In een enkel geval zijn er aanwijzingen, dat ook de kwaliteit van het voedsel bepalend kan zijn voor de kwaliteit en overleving van populaties. Het verdwijnen van de wrattenbijter uit de Gooise heiden is mogelijk een gevolg van het voedsel-armere worden van de iets voedselrijkere weidegronden (TIENSTRA 1992B). De laatste populatie concentreerde zich vlak voor het uitsterven op relatief groene plaatsen in de heide langs een fietspad, waar water zich verzamelde in ondiepe gaten en greppels, of in leemputten (TIENSTRA 1992B). De omstandigheden wijzen hier in de richting van een behoefte aan voedsel dat rijk is aan eiwitten of andere nutriënten, zoals calcium. In gevarieerde duinvegetaties in Denemarken bevinden zich nog bloeiende populaties van wrattenbijters met relatief grote dieren. Door de aanwezigheid van stuivend zand worden hier nutriënten (waaronder calcium) aan-

gevoerd. De mogelijkheid dat de populatie in het Gooi niet door de voedselkwaliteit, maar door verdroging is uitgestorven, is echter niet uit te sluiten (VGL. DETZEL 1991).

Vegetatiestructuur

De vegetatiestructuur is sterk bepalend voor het microklimaat. In dichte en hoge vegetaties is het microklimaat in het algemeen koeler en vochtiger en worden fluctuaties gedempt. In open, lage vegetaties is het klimaat in het algemeen warmer en droger en zijn fluctuaties groter. Ook de aanwezigheid van een moslaag of strooisellaag heeft grote invloed op het microklimaat. Voor een uitgebreide bespreking van de relatie tussen vegetatiestructuur en microklimaat wordt verwezen naar Stoutjesdijk & Barkman (1992). De vegetatiestructuur is daarnaast echter ook het medium waarin nymfen en imago's zich bewegen voor hun essentiële levensverrichtingen zoals voedselvergarings- en eileg. Soortspecifieke bewegingspatronen kunnen de verspreiding beperken tot die plaatsen in de vegetatie, waaraan de individuen van een soort het meest zijn aangepast.

Sprinkhaansoorten kunnen worden ingedeeld naar hun plaats binnen de vegetatiestructuur (fig. 7). Soorten als *Chorthippus parallelus*, *C. dorsatus*, *C. mollis* en *C. biguttulus* zijn te classificeren als fytofiel (=plantbewonende) soorten, die uitstekend langs verticale structuren omhoog en omlaag kunnen klimmen, maar zich meestal op horizontale structuren ophouden. Daarnaast kunnen ze zich ook over de bodem goed verplaatsen. *Conocephalus dorsalis* en *C. discolor* en mannetjes van *Chrysocraon dispar* zijn wellicht nog sterker op verticale structuren georiënteerd, waarin ze uitstekend klimmen en springen, met name in de bovenste laag van de vegetatie (in tegenstelling tot de vrouwtjes van *C. dispar*). Ook *Gomphocerippus rufus* kan prima springen en klimmen bovenin de vegetatie, maar beweegt zich vooral in een meer horizontaal gerichte vegetatie. Het is niet duidelijk of het voorkomen van laatstgenoemde vier soorten in hoge en dichte vegetatie te maken heeft met het microklimaat. Waarschijnlijk kunnen deze soorten zich ook prima voortbewegen in lage of open vegetatiestructuur, maar hebben ze een gedrag ontwikkeld om zulke plaatsen te mijden in verband met predatie, of ter voorkoming van uitdroging of oververhitting (SÄNGER 1977).

Myrmeleotettix maculatus en *Oedipoda caerulea* worden tot de geofiele soorten gerekend. Ze kunnen slecht klimmen en hebben meestal een bij een kale bodem horende kleur en tekening. *M. maculatus* beweegt zich met een zogenaamde internodiën-loop waarin korte stukken snel worden afgelegd, gevolgd door pauzes. Ook het striduleren wordt op de open bodem gedaan en niet in de vegetatie. Deze soort heeft een baltsgedrag waarbij het mannetje om het vrouwtje heen danst; dit kan moeilijk op begroeide plaatsen uitgevoerd worden. Mannetjes van *O. caerulea* vliegen op de landingsplaats van vrouwtjes af, waarbij ze zich oriënteren op de beweging van het invliegende dier. Deze oriëntatie lijkt in een dichtbegroeid grasland niet mogelijk. Bovendien gedraagt *O. caerulea* zich in gras nogal hulpeloos. De tolerantie voor 'ruimteweerstand' van beide soorten is dus gering (JACOBS 1953, JAKOVLEV 1957, SÄNGER 1977).

Stenobothrus lineatus neemt een tussenpositie tussen fyto-

fiele en geofiele soorten in. De individuen klimmen en springen goed in kruidenrijke, dichte graslanden, maar paren voornamelijk op de bodem (SÄNGER 1977).

Pholidoptera griseoptera wordt getypeerd als fytofiel met voorkeur voor zonnen, striduleren en paren op horizontale structuren. De soort beweegt zich voort over de bodem, waarbij de gedrongen lichaamsbouw het mogelijk maakt dat de dieren zich bij verstoring in dichte vegetatie een veilig heenkomen zoeken. *Decticus verrucivorus* vertoont hetzelfde gedrag bij verstoring. Beide soorten zijn in staat zich te bewegen over kale of dunbegroeide oppervlakken, maar hebben kennelijk een gedrag ontwikkeld om deze plaatsen te mijden, mogelijk onder invloed van predatie. Ook *Phaneroptera falcata* wordt als een fytofiel soort getypeerd, die zich overwegend in dichte, hoge vegetaties op horizontale structuren ophoudt. De soort klimt in langzaam tempo via planten. Bij verstoring springt of duikt hij weg, of vliegt een klein eindje verder. Nadat de individuen zich verscholen hebben of geland zijn, blijven zij - in tegenstelling tot andere soorten - onbeweeglijk zitten: de groene schutkleur maakt ze vrijwel onvindbaar (CHERRILL 1989, SÄNGER 1977).

Enkele sprinkhanen gebruiken de vegetatie (bladeren, stengels, takken en stammen) om de eieren in of op af te zetten. Het is duidelijk dat dit het verspreidingspatroon beperkt tot begroeide terreinen (VAN WINGERDEN & VAN DE BUND 1990). Sommige soorten zijn bij het afzetten van de eieren nogal kieskeurig. Zo legt *Chrysochraon dispar* de eieren vooral in afgebroken stengels (diameter 1-5 mm) van bijvoorbeeld braam of riet. Het is zeker mogelijk dat dergelijk specifieke eisen het voorkomen van deze soort beperken.

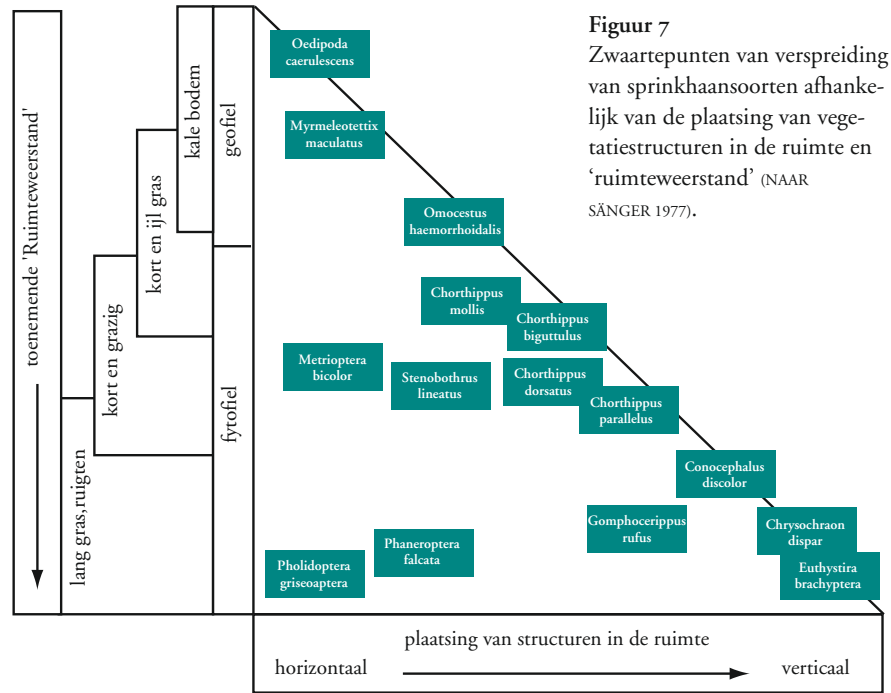
Natuurlijke vijanden

Sprinkhanen vormen een voedselbron voor veel grotere dieren, zoals reptielen, vogels en zoogdieren. Daarnaast zijn er ook veel entomofage insecten die sprinkhanen in hun voedselpakket hebben (zie hoofdstuk 4).

Voor sommige grotere predatoren vormen sprinkhanen een belangrijk deel van het voedselpakket. Zo kan het door de grauwe klauwier aangevlogen voedsel voor 40% uit sprinkhanen bestaan (ESSELINK ET AL. 1993). Een ooievaar bleek binnen een kwartier 266 sprinkhanen te kunnen verslinden (LORZ & CLAUSNITZER 1988). Predatie van dergelijke aantallen kan grote gevolgen hebben voor de omvang van populaties sprinkhanen en krekels.

Ook predatie door insecten kan ingrijpend zijn. Zo bleken roofvliegen in de Amerikaanse staat Nebraska gemiddeld 0,5-2,0 sprinkhanen per dag te vangen, wat in sommige jaren neerkwam op 0,5-2,0% van de sprinkhaanpopulatie per dag en op maximaal 25% in een seizoen. Predatie door vliegervarven op *Schistocerca gregaria* kan zelfs leiden tot volledige uitroeiing. De eieren van veldsprinkhanen kunnen in hoge mate (tot 30%) geparasiteerd zijn door sluipwespjes uit het geslacht *Scelio*. Met name laat in het seizoen gelegde eieren hebben een hoge graad van parasitering.

Aan de andere kant blijkt ook vaak, dat de invloed van predatoren op populaties van sprinkhanen niet aantoonbaar of zeer gering is. Zo werd er geen meetbaar effect van predatie door o.a. zanglijster, ekster en torenvalk op veldsprinkhaanpopulaties gevonden. Veelal wordt dan ook betwijfeld of er



Figuur 7
Zwaartepunten van verspreiding van sprinkhaansoorten afhankelijk van de plaatsing van vegetatiestructuren in de ruimte en 'ruimteweerstand' (NAAR SÄNGER 1977).

voldoende predatoren in een gebied voorkomen of gesteld dat de respons van de predatoren te traag is voor regulatie van sprinkhaanpopulaties. Natuurlijke vijanden worden wel in staat geacht tot het dempen van de aantalspieken en tot het versnellen van de neergang van populaties na een aantalspiek. Natuurlijke vijanden hebben meestal een nogal variabele invloed. Schimmelinfecties zijn bijvoorbeeld afhankelijk van vochtig weer en predatie is afhankelijk van de functionele en numerieke respons van predatoren (ATKINSON & BEGON 1987, BROWN 1983, CHERRILL & BEGON 1989, DEMPSTER 1963, GREATHEAD 1966, JOERN & RUDD 1982, JOERN & GAINES 1990, PICKFORD 1976, RICHARDS & WALOFF 1954).

Soms is de invloed van natuurlijke vijanden indirect af te leiden uit waarnemingen. Zo blijken de nymfen van het eerste stadium bij verschillende populaties in grootte te verschillen. Deze verschillen zouden onder meer verklaard kunnen worden door een verschillende predatiedruk op deze populaties (ATKINSON & BEGON 1987).

Verder blijken er populaties te zijn die van jaar tot jaar variaties in omvang vertonen die met het weer samenhangen. Andere populaties vertonen dit soort jaarlijkse variaties op een patroon van kort- of langgolvlige fluctuaties. Deze fluctuaties kunnen worden verklaard uit de vertraging waarmee terugkoppelingsmechanismen werken. Langgolvlige fluctuaties zouden bijvoorbeeld verklaard kunnen worden door een schimmelinfectie die zich langzaam en pas bij hoge populatiedichtheden onder een populatie verspreidt en grote sterfte veroorzaakt. De dichtheden zullen dan beneden een bepaalde grens blijven, terwijl de aantalsfluctuaties in lange golven zullen optreden. Eenzelfde patroon zou overigens ook gevonden kunnen worden in situaties met veel concurrentie. Een patroon van kortgolvlige fluctuaties (of een min of meer constante dichtheid) is bijvoorbeeld te verwachten als een predator (of parasiet of ziekte) al bij een kleine aantalsstoeiname van de sprinkhaansoort aanzienlijk meer slachtoffers maakt onder deze soort (sterke functionele res-

pons) en bovendien als gevolg daarvan sterk in aantal toeneemt (sterke numerieke respons) (ATKINSON & BEGON 1987, JOERN & GAINES 1990, REMMERT 1986).

De hiervoor beschreven fluctuaties zijn niet bekend uit ons klimaat, maar hierbij moet vermeld worden dat voldoende langdurig onderzoek ontbreekt. Het is waarschijnlijk zo dat bij ons gematigde zeeklimaat (met jaren met slecht weer) de aantallen maar zelden zo hoog oplopen dat natuurlijke vijanden het dichtheidsverloop beïnvloeden. In meer stabiele landklimaten komen hoge dichtheden frequenter en in extremere mate voor, zoals o.a. blijkt uit de plaagdichtheden van *Chorthippus albomarginatus* die in Siberië optreden (RUBTZOV 1935). In zulke klimaten is derhalve de kans op het waarnemen van de invloed van natuurlijke vijanden aanzienlijk groter dan in ons land.

Concurrentie

Als individuen gelijktijdig aanspraak maken op dezelfde hulpbronnen (bijvoorbeeld voedsel, plaatsen voor de eileg of plaatsen om te zingen) waardoor één van de twee of beiden beperkt worden, spreken we van concurrentie. De beperking kan tweërlei zijn:

- 1 in kwantitatieve zin
(er is bijv. minder voedsel beschikbaar)
- 2 in kwalitatieve zin
(er is bijv. slechter voedsel beschikbaar)

De mate van beperking wordt bepaald door de dichtheid aan individuen ('vele varkens maken de spoeling dun'). De sterfte of verminderde geboorte als gevolg van concurrentie is dan dichtheidsafhankelijk. We onderscheiden intra-specifieke concurrentie (tussen soortgenoten) en inter-specifieke concurrentie (tussen verschillende soorten).

Intra-specifieke concurrentie werd in het veld aangetoond bij *Chorthippus brunneus*. Bij lage populatiedichtheden bleken de eipakketten van vrouwtjes die weinig pakketten legden meer eieren per eipakket te bevatten dan de pakketten van vrouwtjes die er meer legden. Bij hoge dichtheden werd deze compensatie van een trage produktie van eipakketten door een groter aantal eieren per pakket niet gevonden (WALL & BEGON 1987).

Concurrentie tussen soorten is in veldsituaties nooit aangetoond. In experimenten kon wel aannemelijk worden gemaakt, dat een soort minder hoge dichtheden kan bereiken als er één of meer andere soorten (in verhoogde dichtheden) aanwezig zijn (BELOVSKY 1986, EVANS 1989). Een bijzondere vorm van concurrentie tussen soorten komt aan de orde als twee soorten onder natuurlijke omstandigheden naast elkaar voorkomen en één van beiden 'last' van de zang van de ander heeft. Zo zingt *Platycleis albopunctata* onregelmatig in aanwezigheid van een zingend mannetje van *Metrioptera roeselii* en tracht de 'concurrerende' zanger te ontwijken (LATIMER & BROUGHTON 1984). Of deze concurrentie om 'geluidsruimte' enige invloed op de ontwikkeling van populaties van de betrokken soorten heeft is niet bekend.

Er mag worden aangenomen dat bij de over het algemeen lage populatiedichtheden in Nederland (inter-specifieke) concurrentie geen oorzaak vormt voor het ontbreken van soorten en dat concurrentie ook geen invloed heeft op de populatiedichtheden. Mogelijk dat in klimatologisch gunstigere gebieden concurrentie wel een rol speelt.

VERBREIDINGSVERMOGEN

Het vermogen om andere terreinen te kunnen bereiken is van groot belang voor een soort. Niet alleen kunnen zo nieuwe terreinen worden gekoloniseerd, ook is er uitwisseling van individuen tussen populaties mogelijk, hetgeen met name voor kleine populaties van belang is voor het behoud van een voldoende genetische diversiteit.

Voor kolonisatie en genetische uitwisseling moet een soort allereerst de afstand naar andere geschikte en/of reeds bezette gebieden kunnen overbruggen. Voor genetische uitwisseling is daarbij de verplaatsing van individuen van de ene naar de andere populatie van belang. Voor de vestiging van een nieuwe, levenskrachtige populatie zullen echter met name vrouwtjes (met eieren) deze terreinen moeten kunnen bereiken. Voor een snelle aantalsontwikkeling is het vervolgens van belang dat deze vrouwtjes veel eieren kunnen leggen en de eieren een snelle ontwikkeling doormaken. Wat dit laatste aspect betreft zijn sommige soorten sabelsprinkhanen in het nadeel, omdat de eieren daarvan pas na twee of meer jaren uitkomen.

Bij het afleggen van grotere afstanden speelt het vliegvermogen een grote rol. Het vliegvermogen is met name afhankelijk van de lengte van de achtervleugels. De meeste soorten met lange vleugels kunnen goed vliegen (bijv. *Tetrigonia viridissima*, *Tetrix subulata* en *Chorthippus brunneus*). Er zijn aanwijzingen, dat er speciale omstandigheden vereist zijn, willen langvleugelige soorten gaan vliegen. Sommige langvleugelige soorten worden zelden of nooit vliegend waargenomen (bijv. *Stenobothrus stigmaticus* en *Myrmeleotettix maculatus*). Sprinkhanen met korte achtervleugels, zoals *Leptophyes punctatissima*, *Pholidoptera griseoptera* en *Ephippiger ephippiger*, kunnen zich alleen lopend verplaatsen. Soms vindt passief transport van eieren plaats door waterbeweging (hout met eieren van *P. griseoptera*) of menselijke activiteiten (verplaatsen van plantmateriaal met eieren van *L. punctatissima*), waardoor nieuwe gebieden kunnen worden gekoloniseerd. Bij een aantal kortvleugelige soorten treden soms langvleugelige individuen op. Dit fenomeen wordt macropterie genoemd en is bekend van bijvoorbeeld *Tetrix subulata*, *Chorthippus parallelus*, *C. montanus*, *Metrioptera brachyptera*, *M. roeselii*, *Conocephalus dorsalis* en *Chrysochaera dispar*. Ook bij langvleugelige soorten kan de vleugellengte tussen individuen verschillen. Zo komen bij *Conocephalus discolor* individuen met extra lange vleugels voor, die ook beter kunnen vliegen dan normaal gevleugelde individuen (ANDO & HARTLEY 1982). Het optreden van macropterie bij kortvleugelige soorten wordt in de hand gewerkt door speciale omstandigheden, zoals lange dagen en hoge dichtheden tijdens de ontwikkeling van de nymfen (zie ook hieronder).

Of de dieren een bepaald terrein ook werkelijk bereiken, wordt natuurlijk mede bepaald door de afstand tussen geschikte gebieden, hun ruimtelijke rangschikking (ecologische infrastructuur) en de aanwezigheid van barrières.

Verbreidingsvermogen

De kennis over het verbreidingsvermogen van afzonderlijke soorten is versnipperd. Er is meestal een groot verschil tussen de verplaatsingen waartoe de soorten in staat zijn en de verplaatsingen die in werkelijkheid plaatsvinden. Grote ver-

plaatsingen van grote hoeveelheden individuen treden meestal alleen onder speciale omstandigheden op. In het algemeen lijkt het dat mannetjes een grotere afstand kunnen overbruggen dan vrouwtjes (zie ook de voorbeelden hieronder), hetgeen de kolonisatiemogelijkheden beperkt. Het vliegvermogen van vrouwtjes neemt af als gevolg van de aanmaak van eieren. Doordat ze veel moeten investeren in het aanmaken van de eieren hebben ze minder energie voor de aanmaak van vliegspieren over (JOHNSON 1969, MANZKE 1993). Via onderzoek met merken en terugvangen van dieren is wel een idee over het verbreidingsvermogen van een aantal soorten verkregen. Vijf gemerkte kortvleugelige exemplaren van *Chrysochraon dispar* legden in minder dan drie uur circa 80 m af, één mannetje in vier uur 120 m. *Chorthippus biguttulus* en *C. brunneus* verplaatsen zich over enkele tot tientallen meters binnen enige tientallen dagen. Mannetjes komen verder dan vrouwtjes, een aantal overbrugt zelfs afstanden van 100 tot 250 m. Ook bij *Psophus stridulus* worden grote verschillen tussen de afgelegde afstanden van mannetjes (max. 700 m) en vrouwtjes (max. 80 m) gesignaleerd. Hoewel de mannetjes goede vliegers zijn (er werden vluchten tot 130 m waargenomen) werden slechts vijf mannetjes (0,5% van de gemerkte exemplaren) gevonden op een ander heidefragment dan waar ze gemerkt waren. Daarbij overbruggen ze afstanden van 150 - 700 m. Er werden geen vrouwtjes waargenomen die naar andere fragmenten waren gevlogen. De kans op (her-)kolonisatie lijkt dan - gezien het beperkte verbreidingsvermogen van de vrouwtjes - verwaarloosbaar klein. Ook bij *Bryodemba tuberculata* draagt slechts een klein deel (circa 10%) van de vrouwtjes in een populatie bij aan uitwisseling tussen en (her-)kolonisatie van kiezelbanken langs een rivier. De meeste van deze vrouwtjes staken lopend over van de ene naar de andere kiezelbank wanneer de rivier droogviel (BUCHWEITZ 1993, LEISI 1992, REICH 1991, RIETZE & RECK 1991).

Overigens moet bij de merk-terugvangstmethode bedacht worden, dat individuen die zich zo ver verbreiden dat ze gemist worden - ze komen buiten het onderzoeksgebied terecht - juist de individuen kunnen zijn die een belangrijke bijdrage aan de verbreiding van de soort kunnen leveren. Aan de andere kant is de kans dat deze eenlingen populaties stichten gering.

Bij de kolonisatie van nieuw ontstane biotopen blijkt dat langvleugelige soorten zich gemakkelijker verbreiden dan kortvleugelige soorten. In de in 1957 en 1968 drooggelegde polders van Flevo-land komen, zoals blijkt uit de in deze atlas gepresenteerde gegevens, voornamelijk langvleugelige soorten voor (bijv. *Chorthippus brunneus*, *C. albomarginatus*, *C. biguttulus* en *Tettigonia viridissima*). Van *Tetrix subulata* lijkt de langvleugelige vorm te overheersen. Ook de kortvleugelige *Conocephalus dorsalis* en *Leptophyes punctatissima* komen op verschillende plaatsen voor, maar zijn vermoedelijk met plantmateriaal ingevoerd. Bij *C. dorsalis* zouden ook langvleugelige exemplaren een bijdrage aan de kolonisatie geleverd kunnen hebben. Diverse andere kortvleugelige soorten (bijv. *Tetrix undulata*, *Pholidoptera griseoaptera* en *Chorthippus parallelus*) zouden gezien de beschikbare biotoop moeten kunnen voorkomen in Flevo-land, maar ontbreken er tot nu toe geheel of grotendeels. Soms zijn de te overbruggen afstanden gering, maar blijken

barrières de verbreiding te belemmeren. In een klaverblad bij Stuttgart hebben een langvleugelige soort (*Chorthippus biguttulus*) en een kortvleugelige soort (*C. parallelus*) zich 24 jaar na de bouw in alle 12 compartimenten gevestigd. De langvleugelige *Gomphocerippus rufus* (0 compartimenten), de kortvleugelige *Pholidoptera griseoaptera* (3) en *Metrioptera roeselii* (8) bleken niet alle compartimenten te kunnen bereiken. Het betreft soorten die aan alle zijden buiten het klaverblad voorkwamen. De kortvleugelige *Chrysochraon dispar* heeft zich alleen in die zes compartimenten gevestigd die nabij de dichtbijgelegen bron-populaties lagen. Deze soort is er niet in geslaagd de 50 m brede snelweg over te steken, maar wel 10 m brede aanvoerwegen (met 10 m brede maaistroken aan weerszijden). Voorts werd in een merk-terugvangstperiode van circa één maand waargenomen dat de aanvoerwegen door zes mannetjes (van 472 gemerkte exemplaren) en twee vrouwtjes (van 519 gemerkte exemplaren) werden overschreden (RIETZE & RECK 1991).

Het verband tussen macropterie en verbreidingsvermogen is met name bij *Chorthippus parallelus* uitgebreid onderzocht. Het treedt met name op bij hoge dichtheden van nymfen van het eerste en tweede stadium. Zo bleek bij Göttingen (Duitsland) een populatie met hoge dichtheden (max. 30 imago's/m²) voor 34% uit langvleugeligen te bestaan. Verder blijken de jong-adulte macroptere dieren slechts onder speciale omstandigheden vliegneigingen te vertonen: lage windsnelheden, hoge luchttemperaturen (> 24,5°C) en hoge populatiedichtheden. Ze kunnen dan in grote aantallen zwermen en wegzweven, waarbij de individuen gebruik lijken te maken van opstijgende lucht. Langvleugelige mannetjes en vrouwtjes van *C. parallelus* blijken in een windtunnel langdurig (vrouwtjes tot meer dan drie uur) te kunnen vliegen. In het veld werd een gemerkt langvleugelig vrouwtje circa 3 km van de merkplaats teruggevonden. De neiging om te vliegen neemt echter sterk af wanneer de vrouwtjes in gewicht toenemen als gevolg van de aanmaak van eieren. Langvleugelige vrouwtjes zijn bovendien minder vruchtbaar dan kortvleugelige vrouwtjes. Dit vermindert de effectiviteit van de uitbreiding door langvleugelige vrouwtjes (BRUCKHAUS 1986, MANZKE 1993, RITCHIE ET AL. 1987).

Ook bij veldwaarnemingen aan *C. parallelus* en andere soorten wordt het belang van macropterie voor de verbreiding bevestigd. In de Harz werden tot 630 m hoogte stabiele populaties van *C. parallelus* aangetroffen, terwijl op grotere hoogte vrijwel alleen langvleugelige dieren werden gevonden. In door bos omgeven heidefragmenten op de Veluwe werden in augustus langvleugelige individuen van *C. parallelus* aangetroffen, waar de soort in juli nog afwezig was. Langvleugelige exemplaren van onder andere *Metrioptera roeselii* en *Conocephalus dorsalis* worden regelmatig in geïsoleerde terreinen of afwijkende biotopen waargenomen. In de expansiezone van *Conocephalus discolor* worden relatief veel extra-langvleugelige dieren gevonden (KLEUKERS ET AL. 1996, MABELIS ET AL. 1994, MEINEKE 1994).

Macropterie lijkt een functie te hebben bij het voorkómen van overbevolking. Bij langvleugelige dieren is de eiproduktie lager en vertraagd en bovendien kunnen ze beter vliegen en zijn ook meer geneigd om het gebied te verlaten.

Ecologische infrastructuur

Naast het verspreidingsvermogen van de soort is ook de ruimtelijke rangschikking van de biotopen van belang voor het handhaven van populaties. Als een populatie van een soort groot genoeg is om op een plaats duurzaam te overleven, dan maakt het strikt genomen niet uit hoe geïsoleerd deze populatie is. In vele kleine (of minder optimale) terreinen is daarentegen alleen al door de omvang van de populatie de uitsterfkans vrij groot. De mate van isolatie van een dergelijke plek en het verspreidingsvermogen van soorten bepalen grotendeels of soorten er zich handhaven (door regelmatige import van elders) en of soorten er na het uitsterven kunnen terugkeren (herkolonisatie). Een indicatie van het bovenstaande werd gevonden bij een inventarisatie van droge terreinen in het kanton Zürich, waarbij bleek dat het soortenaantal van sprinkhanen sterk toeneemt naarmate de afstand tot andere plekken met de juiste biotoop kleiner is (DEMARMELS 1990). Ook de lage soortenaantallen van sprinkhanen in kalkgraslandsnippers worden deels geweten aan de mate van isolatie van deze snippers (KLEUKERS ET AL. 1993).

In het versnipperde cultuurlandschap van Nederland doet zich waarschijnlijk vaak een situatie voor, waarbij bestendige populaties in bepaalde grote (kern)gebieden voorkomen, van waaruit de omliggende kleine en minder optimaal ontwikkelde terreinen bevolkt of aangevuld worden. In extreme gevallen zou een kerngebied kunnen ontbreken. Een uitwisseling tussen de kleine populaties is dan nodig om de uitsterfkans zo laag mogelijk te houden: zonder uitwisseling zouden alle terreinen snel ontvolken. Het is niet bekend of de beschreven populatiestructuur zonder kerngebieden ook bij sprinkhanen voorkomt.

Ook de biotopen die geen populaties van een soort kunnen herbergen kunnen een belangrijke functie in de ecologische infrastructuur vervullen. Sommige hiervan kunnen functioneren als barrière (bijv. grote wateren), terwijl andere juist zeer geschikt zijn om te worden doorkruist door nymfen en imago's.

MINIMUM-OPPERVLAKTE

Er is vrijwel geen onderzoek gedaan naar de relatie tussen de grootte van het terrein en de overlevingskansen van een populatie. In principe geldt dat een kleiner terrein een geringer aantal individuen kan huisvesten. Deels kan dit worden verklaard uit de kleinere inwendige milieuvariatie. Op een groter terrein zijn altijd wel plekjes, waar individuen minder gunstige omstandigheden kunnen overleven. Hoe kleiner de populatie en het terrein zijn, hoe groter de kans dat een soort - door welke factor dan ook - uitsterft. Anders gezegd: beneden een bepaalde oppervlakte is er geen ruimte meer voor een levensvatbare populatie. Boven deze minimum-oppervlakte zou een populatie moeten kunnen overleven.

De maximale populatiedichtheden die in ons land zijn gemeten zijn per soort verschillend (tabel 3). Verschillende populaties van één soort kunnen eveneens sterk in dichtheid verschillen, waarbij o.a. de kwaliteit van het terrein een rol speelt. In theorie zou er voor iedere soort een schatting van de minimale populatiegrootte kunnen worden gemaakt met behulp waarvan de minimum-oppervlakte

van die soort kan worden geschat. Bij het schatten van de minimale oppervlakte speelt de (maximale) populatiedichtheid van een soort een belangrijke rol. De minimale oppervlakte is echter ook afhankelijk van de mate waarin populaties van een soort kunnen fluctueren, van de kwaliteit van het terrein en van het minimum aantal dieren dat noodzakelijk is voor een succesvolle voortplanting c.q. voor het duurzame behoud van een voldoende grote genetische diversiteit.

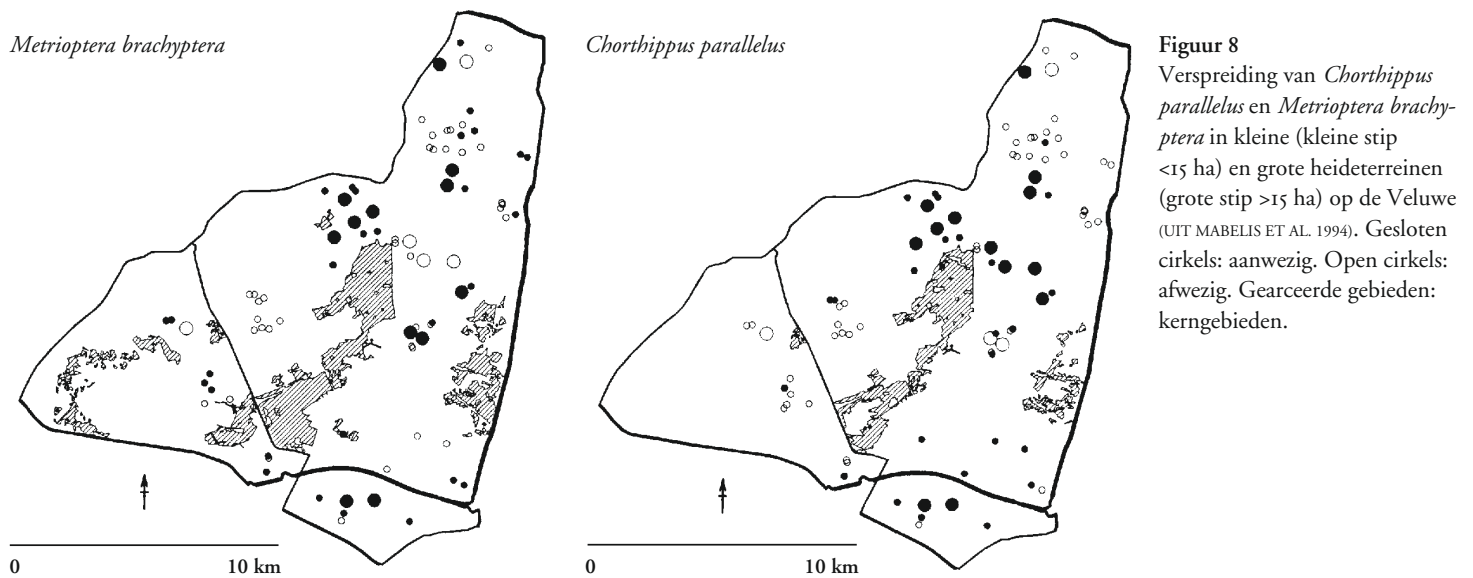
Tabel 3

Hoogst gemeten populatiedichtheden van sprinkhanen in Nederland (aantal vrouwtjes per 100 m²). (BRONNEN: LENDERS & VAN WEZEL 1986, VAN WINGERDEN ET AL. 1991A, 1992, VAN WINGERDEN & DIMMERS 1993).

soort	hoogst gemeten dichtheid vrouwtjes per 100 m ²
<i>Stethophyma grossum</i> (moerassprinkhaan)	1
<i>Metrioptera brachyptera</i> (heidesabelsprinkhaan)	11
<i>Chorthippus biguttulus</i> (ratelaar)	20
<i>Stenobothrus lineatus</i> (zoemertje)	23
<i>Omocestus viridulus</i> (wekkertje)	29
<i>Myrmeleotettix maculatus</i> (knopsprietje)	32
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (kustsprinkhaan)	100
<i>Chorthippus parallelus</i> (krasser)	119
<i>Chorthippus mollis</i> (snortikker)	122
<i>Stenobothrus stigmaticus</i> (schavertje)	181

Met de huidige kennis is de omvang van de minimum-oppervlakte slechts zeer globaal te benaderen. Soorten die in lage dichtheden voorkomen of in bepaalde biotopen in lage dichtheden voorkomen zullen een tamelijk grote oppervlakte nodig hebben om geïsoleerde populaties in stand te houden. Zo zullen de wrattenbijter en de zadelsprinkhaan waarschijnlijk terreinen van enkele hectaren nodig hebben, terwijl kleine veldsprinkhanen (bijv. de krasser - *Chorthippus parallelus* en het schavertje - *Stenobothrus stigmaticus*) bij enkele aren van de juiste biotoop al een populatie in stand kunnen houden.

Onderzoek naar het belang van de oppervlakte van de terreinen beperkt zich vooral tot de relatie met de soortenrijkdom ervan. Zo werd bij een inventarisatie van droge biotopen in het kanton Zürich aangetoond dat het soortenaantal toeneemt met de oppervlakte van het terrein. Overigens bleek, dat het verband met de oppervlakte mogelijk niet zijn oorzaak vindt in de oppervlakte zelf, maar in de grotere diversiteit in soortensamenstelling en structuur van de vegetatie in de grotere terreinen (DEMARMELS 1990). Op de Veluwe werd de sprinkhaanfauna onderzocht van 85 heidefragmenten in dennenbos. Alle 14 soorten kwamen voor op de grootste heiden, maar ongeveer een derde deel (waaronder goede vliegers als *Oedipoda caerulea* en *Omocestus rufipes*) ontbrak in de meeste fragmenten die voldeden aan de biotoopeisen van de soorten. Twee kortvleugelige soorten, *Metrioptera brachyptera* en *Chorthippus parallelus* ontbraken vooral in de kleine fragmenten: hun aanwezigheid vertoonde een positieve correlatie met de oppervlakte van



Figuur 8
Verspreiding van *Chorthippus parallelus* en *Metrioptera brachyptera* in kleine (kleine stip <15 ha) en grote heideterreinen (grote stip >15 ha) op de Veluwe (UIT MABELIS ET AL. 1994). Gesloten cirkels: aanwezig. Open cirkels: afwezig. Gearceerde gebieden: kerngebieden.

de fragmenten (fig. 8) (MABELIS ET AL. 1994). Ook in kalkgraslandsnippers (< 1 ha) in Zuid-Limburg werd een lager soortenaantal gevonden ten opzichte van de grotere reservaten. Dit wordt vooral geweten aan de geringe oppervlakte, maar ook aan de mate van isolatie van deze terreinen (KLEUKERS ET AL. 1993).

BEHEER

Het lokale beheer kan een grote invloed hebben op de hierboven genoemde factoren. Door ingrijpende veranderingen in de infrastructuur (aanleg wegen, woningbouw e.d.), een sterke intensivering van de agrarische bedrijfsvoering (schaalvergroting, overbemesting e.d.) en lokaal omvorming van natuurgebieden (bijv. bebossing van stuifzanden en heiden) zijn in deze eeuw heel veel gebieden met goede sprinkhaanbiotopen verdwenen. Aan de andere kant neemt in het openbaar groen de toepassing van een meer ecologisch beheer sterk toe. Hierdoor wordt de natuurwaarde van deze gebieden in het algemeen verhoogd, hoewel niet duidelijk is in hoeverre de sprinkhaanfauna hiervan profiteert. In natuurgebieden wordt van oudsher een beheer gevoerd, dat gericht is op het verhogen van de natuurwaarde. De aandacht voor ongewervelden is daarbij pas de laatste jaren duidelijk aan het toenemen.

Hier wordt vooral ingegaan op die maatregelen, die in het natuur- en groenbeheer gebruikelijk zijn en die van toepassing kunnen zijn op biotopen, waar sprinkhanen en krekels leven. In hoofdstuk 11 wordt per biotoop besproken welke maatregelen toegepast kunnen worden ten behoeve van de sprinkhaanfauna.

Plaggen

Bij plaggen wordt de bovenste bodemlaag (strooisellaag en meestal een deel van de minerale bovengrond) samen met de vegetatie (meestal heide of vergraste heide) verwijderd. Dit heeft tot gevolg, dat ter plekke alle eieren van sprinkhanen worden afgevoerd. De geplagde stukken moeten opnieuw door sprinkhanen worden gekoloniseerd. Bovendien verandert het microklimaat van geplagde delen sterk: het wordt extremer (vooral heter en droger) en er is weinig

beschutting. Dit heeft vooral gevolgen voor de soortensamenstelling. Sommige soorten keren snel na het plaggen terug, andere volgen na kortere of langere tijd als het microklimaat weer wat milder is en zich weer een hogere vegetatie heeft ontwikkeld.

Soorten die hun eipakketten in kale grond afzetten (zoals het knopsprietje en de bruine sprinkhaan) kunnen met name profiteren van geplagde plaatsen. De jonge nymfen van de meeste soorten hebben evenwel behoefte aan een beschutting biedende vegetatie op korte afstand. Bij een vergelijking van ongeplagde en vier tot elf jaar geleden geplagde heideterreinen bleek het gewoon doortje (*Tetrix undulata*) goed te reageren op plaggen. Deze soort werd op een aantal geplagde terreinen gevonden, terwijl hij ontbrak op onbeheerde terreinen. Ook het knopsprietje en de bruine sprinkhaan werden op een aantal voorheen geplagde terreinen gevonden. Als eenmaal een strooisellaag tot ontwikkeling is gekomen, neemt het knopsprietje weer in aantal af (LENSINK 1963, VERSTEGEN ET AL. 1992).

Maaien

Maaien wordt vooral in grazige vegetaties, maar ook wel in heide toegepast. Meestal wordt een groot deel van de bovengrondse vegetatie afgevoerd, zelden blijft het maaisel liggen. De belangrijkste gevolgen op korte termijn zijn (afhankelijk van het maaitijdstip) een verandering van het microklimaat door een tijdelijk veel lagere vegetatie en het verloren gaan van de eieren die in de vegetatie afgezet zijn. Het is niet duidelijk of het laten liggen van maaisel eieren kan redden.

Een maaibeheer met afvoeren, gericht op verschraling, resulteert op termijn in een lagere en meer open vegetatiestructuur. Een dergelijke vegetatiestructuur heeft een warmer microklimaat dan een hogere en dichtere vegetatiestructuur (STOUTJESDIJK & BARKMAN 1992).

Bij een 'net' maaibeheer ontstaan vaak scherpe overgangen tussen grasland en bossen of struwelen; geleidelijke overgangen ontbreken dan. Dat is minder gunstig voor bijvoorbeeld de zadel sprinkhaan en de sikkelsprinkhaan, die juist in deze overgangszone voorkomen.

Sprinkhanen reageren nogal verschillend op een maaibeheer. In sommige gevallen blijven soortenaantal en dichtheid van de individuen van alle soorten hetzelfde bij maaien en niet maaien (O.A. HANDKE & SCHREIBER 1985). In andere gevallen verandert de samenstelling van de sprinkhaanfauna wel degelijk. Zo verschoof na het maaien van een onbeheerd kalkgrasland de dominantie van de rosse sprinkhaan naar de krasser (KÖHLER 1988D). Waarschijnlijk zijn deze verschillen o.a. het gevolg van verschillen in het maaitijdstip en de uitgangssituatie (verschralingstoestand) van de vegetatie.

Het maaitijdstip kan veel uitmaken. Van een maaibeheer, als gevolg waarvan in het voorjaar een korte vegetatie aanwezig is, profiteren sprinkhanen die hun eieren in of op het bodemoppervlak leggen (de doornsprinkhanen, de meeste veldsprinkhanen, de grote en kleine groene sabelsprinkhaan, de wrattenbijter en de kleine wrattenbijter). De temperatuur in het milieu van de eieren kan dan hoger worden, waardoor de eieren zich sneller ontwikkelen en eerder uitkomen (VAN WINGERDEN ET AL. 1991A, 1992, 1993). Wanneer na het leggen van de eieren wordt gemaaid, worden sprinkhanen benadeeld die het grootste deel van hun eieren in de vegetatie afzetten (de spitskopjes, de gouden sprinkhaan, heidesabelsprinkhaan en greppelsprinkhaan). Een deel van de volgende generatie wordt immers verwijderd.

Begrazen

De invloed van begrazing op sprinkhanen en krekels is wezenlijk verschillend van die van maaien. Bij begrazing - mits niet te intensief toegepast - is sprake van een meer geleidelijke aanpak van de vegetatie, waarbij bovendien differentiatie in ruimte en tijd aanwezig is. Zo ontstaat een gevarieerde vegetatiestructuur die in de tijd aan veranderingen onderhevig is. Overigens maakt het nogal veel uit of er runderen, schapen of paarden grazen. Runderbegrazing voldoet het beste aan het bovengeschetste beeld. Schapen en paarden grazen in het algemeen veel selectiever en 'netter', waardoor eerder een afwisseling ontstaat van stukken kaalgevreten 'gazon' en stukken onaangeroerde vegetatie. Net als bij het maaibeheer wijzen de resultaten van onderzoek op het eerste gezicht op wisselende gevolgen voor de sprinkhaanfauna. De verschillen tussen begraasde en onbegraasde of licht begraasde plaatsen kunnen tot uiting komen in veranderde dichtheden van sprinkhanen en/of veranderingen in de soortensamenstelling (CAPINERA & SECHRIST 1982, HOLMES ET AL. 1979, OFFEREINS 1994, VAN WINGERDEN ET AL. 1991A).

Aangezien de gevolgen voor de vegetatiestructuur van een bepaalde begrazingsdruk afhankelijk zijn van de produktie van de vegetatie maakt de voedingstoestand van de bodem ook veel verschil. De hoogste sprinkhaandichtheden worden bereikt bij een bepaalde optimale biomassa van de vegetatie (= hoeveelheid bovengronds plantenmateriaal). Op voedselrijke bodems wordt de biomassa met de hoogste dichtheid aan sprinkhanen zonder begrazing ruim overschreden, resulterend in een lage dichtheid. Ook met een hoge begrazingsdruk (kaalgegeten vegetatie) zal een lage dichtheid worden gevonden, terwijl deze bij een niet te grote begrazingsdruk juist hoog zal kunnen zijn. De bio-

massa op extreem nutriëntenarme bodems (met een zeer ijle vegetatie) is zonder begrazing reeds te laag om veel sprinkhanen te herbergen. Inderdaad werden in met zandzegge begroeide rivierduintjes afnemende dichtheden van de krasser, de ratelaar en het wekkertje waargenomen bij afnemende vegetatiebiomassa (als maat voor toenemende graasdruk van konijnen en runderen). Het schavertje was duidelijk minder gevoelig, met een zekere voorkeur voor begrazing. Ook in intensief door runderen begraasde, met bochtige smele vergraste heideterreinen waren de dichtheden van het schavertje hoger dan in onbegraasde terreinen, waarin de vegetatie van bochtige smele hoog en dicht was. De gunstige reactie van deze soort op begrazing ligt mogelijk aan het beschikbaar komen van meer jonge, voedselrijke stengels en bladen van bochtige smele. Ook kan een rol spelen dat het microklimaat gunstiger is voor de ontwikkeling van de eieren, als gevolg van een minder grote lichtdemping aan het bodemoppervlak, waar de eieren tussen de stengels worden afgezet. Ook het knopsprietje neemt onder invloed van begrazing toe op arme bodems (OFFEREINS 1994, VAN WINGERDEN ET AL. 1991A, VAN WINGERDEN & DIMMERS 1993).

De dichtheid aan sprinkhanen zegt nog niets over de soortenrijkdom of over het voorkomen van zeldzame soorten. In een begraasd terrein was het soortenaantal bijvoorbeeld groter dan in een onbegraasde controle, terwijl de dichtheden van de in beide terreinen voorkomende soorten in beide laag waren (VAN WINGERDEN ET AL. 1991A).

Bij een bemonstering van droge heideterreinen bleken de aantallen van de veldkrekkel, het knopsprietje, de krasser, de heidesabelsprinkhaan en het gewoon doortje in afnemende mate gecorreleerd met begrazing. Bij natte heideterreinen bleken de aantallen van de krasser, het knopsprietje, het gewoon doortje en de heidesabelsprinkhaan in afnemende mate gecorreleerd met begrazing (VERSTEGEN ET AL. 1992).

Op grond van de huidige kennis kan geconcludeerd worden dat sprinkhanen in uiteenlopende mate gevoelig zijn voor de intensievere vormen van begrazing. Het knopsprietje (*Myrmeleotettix maculatus*), het schavertje (*Stenobothrus stigmaticus*) en de veldkrekkel (*Gryllus campestris*) zijn tamelijk tolerant, terwijl de ratelaar (*Chorthippus biguttulus*), krasser (*C. parallelus*), wekkertje (*Omocestus viridulus*), heidesabelsprinkhaan (*Metrioptera brachyptera*) en het gewoon doortje (*Tetrix undulata*) een geringe tolerantie voor begrazing hebben. Opvallend is dat het merendeel van deze laatste soorten tot de fytofiële soorten behoren, d.w.z. soorten die zich vooral in de vegetatie ophouden en bewegen (SÄNGER 1977). Het knopsprietje wordt daarentegen tot de geofiele soorten gerekend, d.w.z. de soorten die zich voornamelijk over kale grond voortbewegen. Wellicht, dat ook andere fytofiële soorten als het zoemertje (*Stenobothrus lineatus*), de weidesprinkhaan (*Chorthippus dorsatus*), bramesprinkhaan (*Pholidoptera griseoaptera*), sikkelsprinkhaan (*Phaneroptera falcata*), gouden sprinkhaan (*Chrysocraon dispar*) en het zuidelijk spitskopje (*Conocephalus discolor*) weinig tolerant zijn voor begrazing. De geofiele blauwvleugelsprinkhaan (*Oedipoda caerulea*) zou daarentegen wel eens tamelijk tolerant voor begrazing kunnen zijn.

Bemesten

In het algemeen heeft bemesting in graslanden als effect dat de structuur van de grasmat dicht wordt of blijft (zie ook begrazing). Bij zware bemesting wordt het microklimaat in het algemeen dermate ongunstig beïnvloed (koe-ler), dat vrijwel geen sprinkhanen hier populaties kunnen vormen. In licht bemeste situaties zijn er afhankelijk van het beheer wel mogelijkheden voor sprinkhanen.

Branden

Hoewel branden als beheersmaatregel vrijwel niet meer wordt toegepast, werd er vroeger met name in de heidevel- den veel gebrand. In het algemeen werd er in het winter- halfjaar gebrand. Een regelmatig gebrande heide heeft niet alleen een korte en open vegetatie, ook de bodem is bedekt met weinig strooisel, mossen of korstmossen. Dit is van grote invloed op het microklimaat, dat in het algemeen veel warmer en droger is dan in onbeheerde, gemaaide of begraasde heidevelden.

In Noord-Duitsland wordt een zeer rijke sprinkhaanfauna (met 15-18 soorten, waaronder de wrattenbijter en kleine wrattenbijter) aangetroffen op heidevelden, waarvan delen iedere vier tot vijf jaar worden gebrand (CLAUSNITZER 1994). Branden heeft ongetwijfeld toch een grote invloed op de fauna die in de vegetatie, het strooisel of de bovenste bo- demlagen leeft. Hoewel hier geen onderzoeksresultaten van beschikbaar zijn, zal branden bij sprinkhanen en kre- kels het meest ingrijpen op de op deze plekken aanwezige eieren. Soorten, die (een deel van) hun eieren dieper in de bodem leggen worden relatief weinig getroffen.

Opslag verwijderen, kappen

Het kappen van houtig gewas is een algemene beheers- maatregel. Bosopslag wordt in open landschappen (dui- nen, heiden, landschappelijke beplantingen) wel verwij- derd om bosvorming te voorkomen. Binnen bossen wor- den regelmatig stukken gekapt of gedund.

Soorten van warme, zonnige biotopen, zoals diverse doorn-, veld-, sabelsprinkhaansoorten en de veldkrek- el profiteren van het opslagvrij houden van hun biotopen. Voor andere soorten (o.a. de zadelsprinkhaan, grote groe- ne sabelsprinkhaan en sikkelsprinkhaan) is de aanwezig- heid van opslag juist belangrijk, gezien hun voorkeur voor overgangen van lage naar hogere vegetatie, zoals lichte opslag van bomen en struiken in de heide en geleidelijke overgangen van heide naar bos. Een bodembewoner als de boskrek- el heeft behoefte aan de lichte beschaduwing en een goed ontwikkelde strooisellaag. Sommige soorten, zo- als de struiksprinkhaan, bramesprinkhaan en boom- sprinkhaan zijn echter vrij direct afhankelijk van het voor- komen van houtige gewassen, omdat ze hun eieren in of op takken of in schorsspleten afzetten. Het ligt voor de hand dat al deze soorten door het kappen van bos of het verwijderen van opslag benadeeld worden. Met name grootschalige toepassing zal een grote invloed op popula- ties kunnen hebben. Concrete onderzoeksresultaten zijn echter niet beschikbaar.

SYNTHESE

In het voorgaande zijn vele factoren aan de orde geweest

die invloed hebben op de verspreidingspatronen en popula- tiedichtheden van sprinkhanen en krekels. Sommige van deze factoren hebben een grote invloed, andere factoren zijn van minder belang.

Of een soort ergens voorkomt wordt in eerste instantie be- paald door het verspreidingsvermogen en de afstand tot be- staande populaties. Vervolgens wordt door diverse bioti- sche en abiotische factoren bepaald of een populatie zich kan handhaven. Deze factoren werken vaak ook nog op elkaar in.

In ons klimaat treden de grootste aantalsveranderingen op als gevolg van de weersomstandigheden binnen een seizoen in combinatie met de microklimatologische kenmerken van de biotoop. Met name de factoren vocht en tempera- tuur hebben een grote invloed. In de eerste plaats kunnen de ontwikkelingssnelheid en overleving van de eieren sterk variëren onder invloed van deze microklimatologische fac- toren. Daarnaast wordt ook de ontwikkeling van nymfen en de gerealiseerde eiproductie van de imago's door het microklimaat beïnvloed. Een afwijkend jaar kan doorwer- ken in de omvang van volgende generaties. Aangezien de toleranties bij iedere soort anders zijn, komen populaties van bepaalde soorten vooral binnen de vochtigere biotopen voor, terwijl andere soorten meer op warme en droge plaat- sen worden gevonden.

Factoren die in het algemeen van minder belang zijn bij het optreden van aantalsveranderingen zijn natuurlijke vij- anden, concurrentie, voedsel en chemische factoren. De eerste twee lijken alleen een rol te spelen bij zeer hoge po- pulatiedichtheden, zoals die in Nederland nooit worden bereikt. De laatste twee hebben - voor zover bekend - in Nederland slechts in zeldzame gevallen invloed, bijv. bij sterke milieuverontreiniging of in zeer monotone vegetaties of nagenoeg vegetatielose situaties (stuifzand).

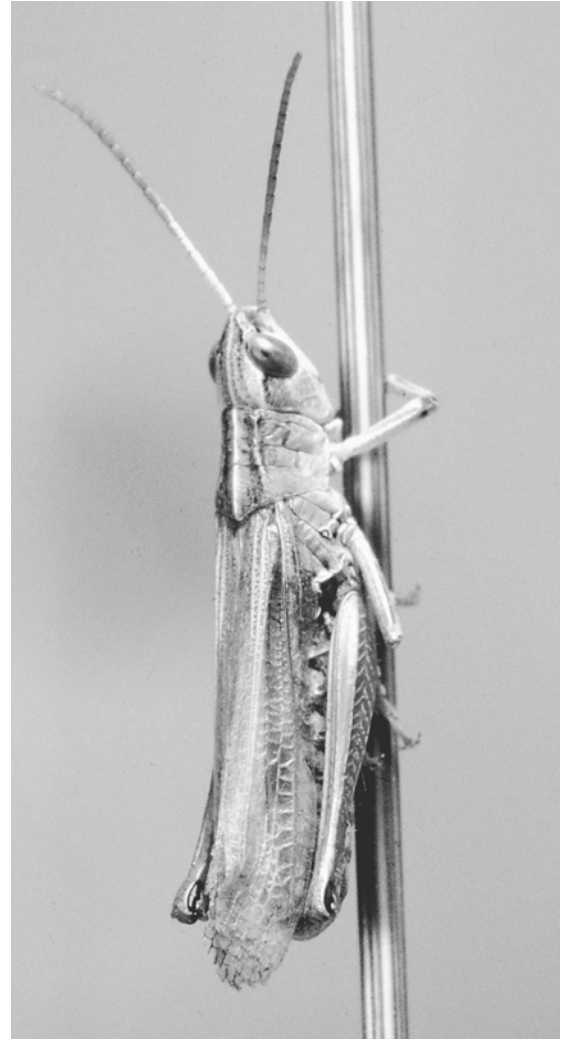
Aangezien aantalsfluctuaties binnen een populatie een ge- geven zijn, bestaat de kans, dat in slechte jaren de aantallen zo laag zijn, dat er geen nageslacht geproduceerd wordt en de populatie uitsterft. Een populatie moet dan ook een mi- nimale omvang hebben om duurzaam te kunnen overle- ven. Behalve de omvang speelt natuurlijk ook de kwaliteit van de biotoop een rol. In sommige gevallen kan een wei- nig vitale, kleine populatie zich handhaven door regelm- atige import van individuen vanuit nabijgelegen populaties. Door verschillen in verspreidingsvermogen tussen de soor- ten (met name van vrouwtjes) en de beperkingen in de eco- logische infrastructuur kan slechts een deel van de soorten een nog niet bezet terrein bereiken. Voor sommige soorten zijn speciale omstandigheden (zoals hoge dichtheden of hoge temperaturen) vereist voor een substantiële verbei- ding. De koloniserende individuen moeten in nieuwe ter- reinen zodanige omstandigheden vinden, dat ze voldoende eieren af kunnen zetten voor een volgende generatie. Hier- bij zijn dezelfde factoren van belang als die hierboven ver- meld worden.

Samenvattend zijn de belangrijkste voorwaarden voor het voorkomen van sprinkhanen en krekels gelegen in de ei- genschappen van het microklimaat (voor bestendige popu- laties) en de ecologische infrastructuur (voor goede verbei- dingsmogelijkheden). Het microklimaat wordt grotendeels



Langvleugelig mannetje van de krasser (*Chorthippus parallelus*): deze macroptere exemplaren kunnen goed vliegen en spelen waarschijnlijk een belangrijke rol bij de kolonisatie van nieuwe gebieden

bepaald door de vegetatiestructuur en de bodem. De ontwikkeling van een vegetatiestructuur die tegemoet komt aan de microklimatologische eisen van sprinkhanen en krekels, is in Nederland sterk afhankelijk van het beheer. Een ecologische infrastructuur waarbij goede verbreidingsmogelijkheden zijn gewaarborgd is afhankelijk van de inrichting van het landschap. Goed beheer en inrichting van terreinen die (potentieel) rijk zijn aan sprinkhanen zijn daarmee belangrijk voor de bescherming van de Nederlandse sprinkhanen en krekels.



Hoge Veluwe: de eieren van veldsprinkhanen van droge en warme biotopen ontwikkelen zich langzaam. Deze soorten ontbreken in koele, vochtige terreinen omdat de eieren zich daar te langzaam ontwikkelen.

