

In de ban van de zadelsprinkhaan

Matthijs Duijm

Samenvatting

In dit stuk wordt een overzicht gegeven van ons onderzoek aan *Ephippigers* in West-Europa. Behalve ethologische (paarvorming en copulatie), morfologische en biometrische zijn ook biochemische (via elektroforese) gegevens verzameld teneinde de systematische positie van diverse taxa beter te kunnen beoordelen.

Er bleken drie groepen van taxa te onderscheiden (vgl. fig. 1):

1. *Ephippiger provincialis*, een endemische soort in het zuiden van de Provence; 2. *E. terrestris* met de ondersoorten *E. t. bormansi* en *E. t. caprai* in de Frans-Italiaanse Alpen (fig. 9), zoals reeds beschreven door Nadig (1980) met een breed hybridisatie-gebied; 3. *E. ephippiger vitium* in grote delen van West-Europa tezamen met *E. cunii* en *E. cruciger*, die beperkt zijn tot het uiterste zuiden van Frankrijk tussen Marseille en Andorra.

Geografische patronen van variaties in lichaamsafmetingen (fig. 11), vorm van cerci, titillatoren en epiproct, van de zangstructuur (fig. 10) en van het voorkomen van allo-enzymen geven vrijwel algemeen geleidelijke overgangen, clines, te zien, maar bijna nooit verlopen die clines overeenkomstig. Er zijn daardoor binnen deze groep geen clusters met bruikbare combinaties met kenmerken te onderscheiden. Op grond hiervan wordt de conclusie getrokken dat *E. cruciger* en *E. cunii* niet als echte soorten erkend kunnen worden, maar dat zij onderdelen vormen van een zeer polymorf complex. Zij representeren binnen dit complex bepaalde locale vormen, die toevalligerwijze een soortnaam hebben toebedeeld gekregen, in tegenstelling tot andere locale vormen. Gezien het feit dat al deze vormen, mits de lichaamsafmetingen niet te zeer verschillen, met elkaar

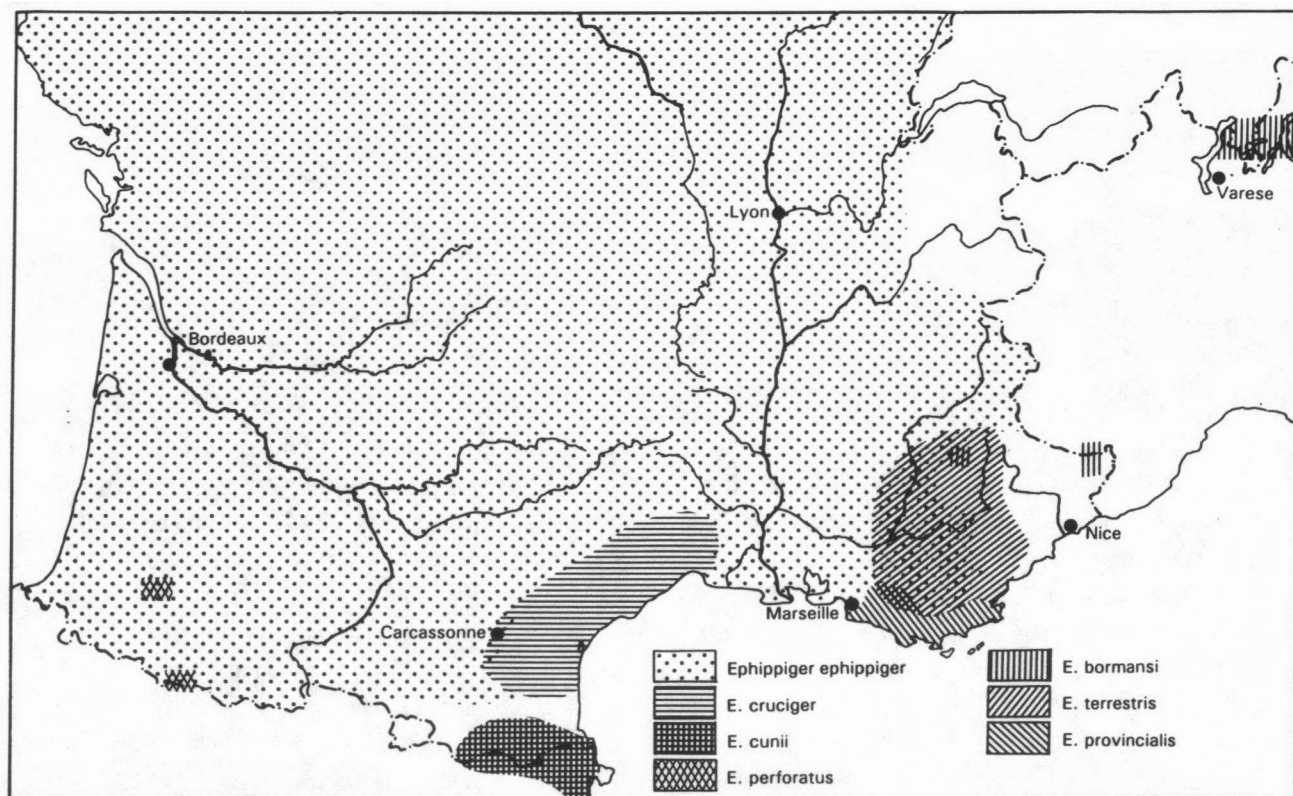
kunnen copuleren (en nakomelingen voortbrengen - Hartley & Warne, 1984) en zo sterk variabel zijn, dat nergens duidelijke grenzen getrokken kunnen worden, moet er naar onze mening van het *E. ephippiger vitium* complex, waarin *E. cunii* en *E. cruciger* zijn opgenomen. De naam moet echter op taxonomische overwegingen (Kruseman, 1988) gewijzigd worden in *E. ephippiger diurnus* complex.

Een bijzonder geval vormt *E. vicheti*. Deze is door Harz (1966) beschreven als ondersoort van *E. ephippiger*. Nadig (1987) beschouwt dit taxon echter als een aparte soort, mede op basis van onze gegevens.

De verspreiding van diverse taxa wordt behandeld met nadruk op eventueel sympatrisch voorkomen (vgl. fig. 13).

Inleiding

In augustus 1944 deden mijn vrouw (toen mijn verloofde) en ik voor het eerst aan sprinkhanen. Toen ontstonden ook namen als ratelaar, krasser, knopspriet en tandradje. Tijdens een picknick bij een vliegden op de Veluwe hoorden we een vreemd krakend geluid. Was dat een piepende boomtak? Nee, het werd onze eerste kennismaking met een *Ephippiger*. Voor ons een intrigerende figuur, waaraan we later tijdens kampen o.l.v. N. Tinbergen in Hulshorst verdere aandacht konden geven dank zij de aanwezigheid van een flinke populatie in de buurt. Mijn vrouw toonde door middel van veldproeven aan dat de ♀♀ gericht konden toelopen naar sjirpende ♂♂ en dat het daarbij om acoustische prikkels ging. In de zomer van 1948 hadden wij de gelegenheid twee maanden te verblijven in Banyuls (Pyr. Or.) in de buurt waarvan volgens de fauna van Chopard enkele verschillende soorten *Ephippiger* moesten voorkomen. Wij wilden nagaan of die soorten verschilden in hun



Figuur 1. Onze aanvankelijke interpretatie van de verspreidingsgegevens, voornamelijk op basis van Chopard (1951).
Interprétation originale des données de répartition géographique, suivant les références de Chopard (1951).

'zang' en of die eventuele verschillen een rol speelden bij het gescheiden houden van die soorten. Overigens: de mogelijkheden waren beperkt: geluidsopname-apparatuur was nog niet beschikbaar, levensmiddelen waren op de bon en er waren nauwelijks middelen van vervoer beschikbaar. De mogelijkheden voor fotografie waren zeer gering. Onze veldproeven mislukten: de ♂♂ sjirpten wel prima, maar de ♀♀ liepen niet, zodat we moesten aannemen, dat we te laat in het seizoen waren.

Wel constateerden we dat de morfologische verschillen tussen de genoemde soorten onduidelijk waren en dat de dieren eigenlijk per locatie enigszins verschilden. Op de terugweg, in Parijs, vroegen wij dan ook aan Chopard of die soorten niet beter als ondersoorten konden worden opgevat.

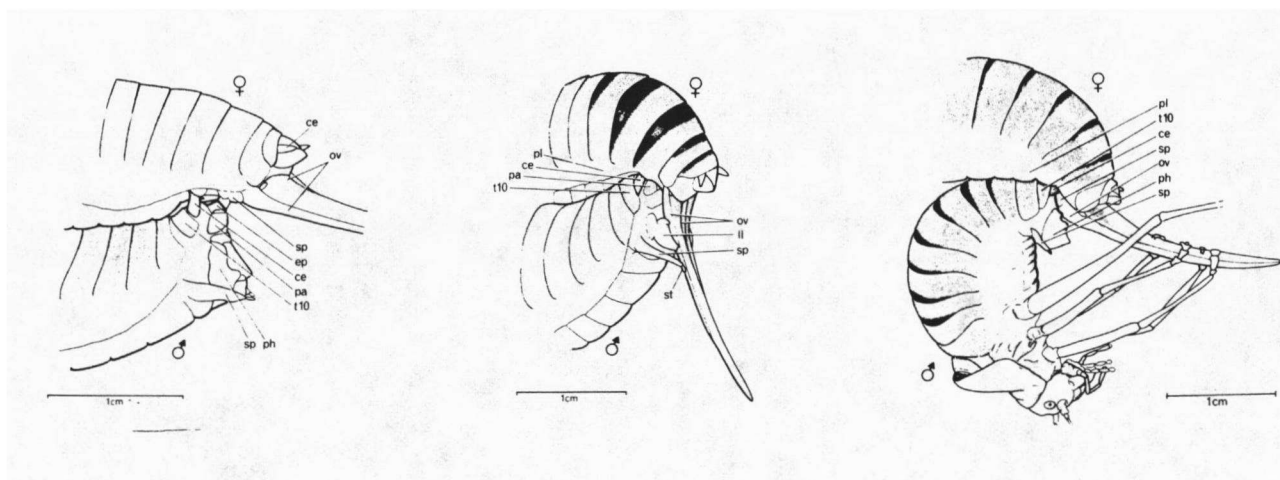
In de zeventiger jaren maakte ik tijdens studentenexcursies nader kennis met diverse *Ephippigers* in Frankrijk. In de periode 1977-1984 werd tijdens studentenexcursies ook materiaal verzameld t.b.v. doctoraal onderwerpen (Veldstra, Oudman, Landman); dit materiaal werd tijdens enkele speciale verzamelreizen (met subsidie van de Uyttenboogaart-Eliassen Stichting) in 1982, 1983

en 1984 aangevuld. Uit de hieruit voortgekomen publicaties wordt hieronder een overzicht gegeven.

Chopard behandelde in zijn fauna van de Orthoptera van Frankrijk (1922 en 1951) 7 *Ephippiger*-soorten, waarbij de vorm van de epiprocten, cerci en titillatoren voor het onderscheid tussen de soorten (althans de ♂♂) van grote betekenis was. Zijn verspreidingsgegevens (1951) voor Frankrijk zijn weergegeven in fig. 1.

De copulatie

Wij begonnen te kijken naar de manier waarop de paring precies verliep en de rol van de cerci, titillatoren en het epiproct daarbij (Veldstra). De cerci bleken een primaire rol te spelen. Deze hebben elk een zijtandje, waarmee ze bij het ♀ vastgeklemd worden in groefjes van de subgenitale plaat. Wanneer het ♂ zich goed vastgeklemd heeft, roteert hij zover dat hij de legboor van het ♀ kan vastgrijpen (fig. 2). In die geroteerde stand komen de geslachtsopeningen van ♂ en ♀ precies tegenover elkaar. Vervolgens brengt het ♂ een spermatofoor naar buiten. Dit is een blaasje met sperma, bij Tettigoniidae omgeven door een gelei-achtige massa, de



Figuur 2. Drie fasen van de copulatie: A vóórdat de cerci zijn vastgeklemd, B de cerci-klem is gerealiseerd, C het ♂ is geroteerd. ce - cercus; ep - epiproct; ov - legboor; pa - paraproct; ph - phallus met: ll - laterale lobben, pl - pleuraal gebied; sp - subgenitale plaat; st - stylus; t10 - tiende tergiet. *Trois phases dans la copulation: A avant que les cerques soient serrés B après C après rotation du mâle.*

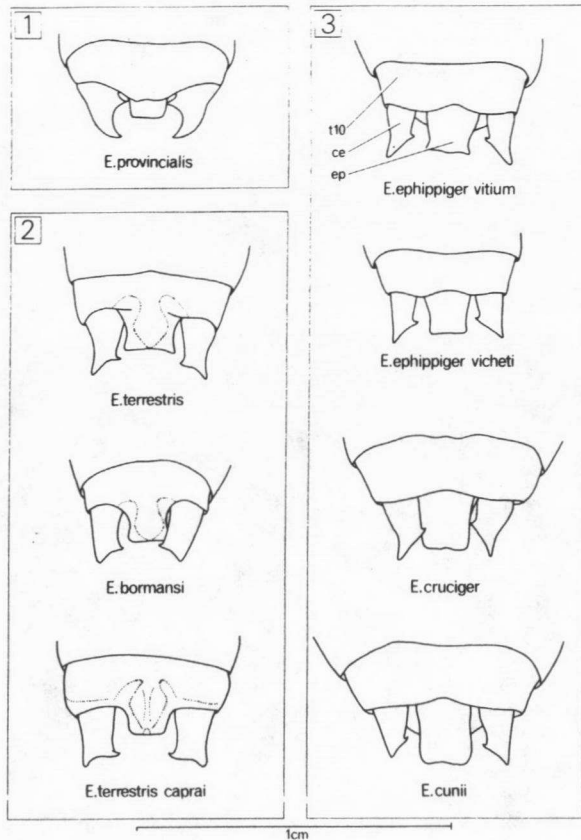
spermatofylax en voorzien van een steeltje. Alleen het steeltje wordt in de vrouwelijke geslachtsopening gebracht, de rest blijft buiten. Het sperma gaat via de steel naar binnen; daarvoor is enige tijd nodig. Het naar binnen brengen van de spermatofoorsteel wordt begeleid door de titillatoren, die als een "schoenlepel" in de vrouwelijke geslachtsopening gebracht worden. Wij hebben

niet de indruk dat vorm en afmetingen érg kritisch zijn: wanneer de punt van de titillatoren afgeknipt was, werd nog in de helft van de gevallen de spermatofoorsteel normaal ingebracht. Vervolgens werd het copulatieproces van verschillende soorten onderling vergeleken en werd nagegaan in hoeverre interspecifieke copulaties kunnen optreden (Oudman). In het wild verzamelde die-

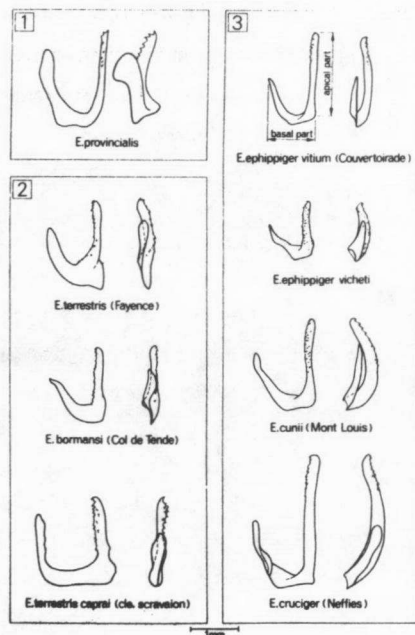
ren van verschillende soort en verschillende herkomst werden in het laboratorium bij elkaar gezet; er werd waargenomen of en hoe copulaties of pogingen daartoe optraden. Vanwege het kleine aantal dieren en de beperkingen van de proef-opzet werden geen keuze-proeven gedaan. De morfologie van de copulatieorganen werd vergeleken. De onderzochte soorten bleken in drie groepen te verdelen, waartussen geen copulaties optraden. In de eerste groep zit alleen *E. provincialis*, die in veel opzichten van de andere soorten verschilt en die alleen endemisch in het zuiden van de Provence voorkomt. Op die soort zijn we verder niet in detail ingegaan.

De verschillen in copulatieorganen tussen groep 2 en groep 3 zijn in tabel 1 weergegeven.

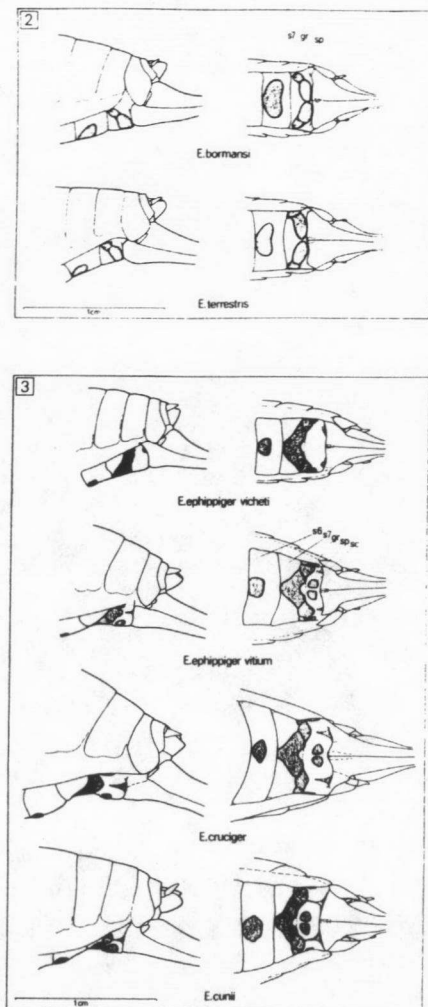
Tabel 1	groep 2 <i>E. terrestris</i> <i>E. bormansi</i>	groep 3 <i>E. ephippiger vitium</i> <i>E. ephippiger vicheti</i> <i>E. cunil</i> , <i>E. cruciger</i>
organen		
♂		
Cercel (fig. 3)	cilindrisch, zijtandje naast de top	conisch; zijtandje op 3/4 à 1/2 van de cercus, dus lange top
Epiproct (fig. 3)	ged. gesclerotiseerd; verbinding met 10e tergiet gesclerotiseerd en daardoor niet beweeglijk	geheel gesclerotiseerd; verbinding met 10e tergiet niet gesclerotiseerd en dus wel beweeglijk
Titillatoren (fig. 4)	apicaal deel tamelijk recht, met meestal 1 rij tandjes; basale hoek verbreed	apicaal deel van opzij gezien duidelijk gebogen met meestal meer rijen tandjes; basale hoek niet verbreed
Gedrag	tijdens copulatie-voorspel treedt geen sidderen op	tijdens copulatie-voorspel treedt wel sidderen op
Geluid (fig. 6)	alleen 1-syllabige tsjirpen	zowel 1- als meersyll. tsjirpen
♀		
Subgenitale plaat (fig. 5)	subgenitale plaat alleen er is een caudale gesclerotiseerde strook	gedeeltelijk gesclerotiseerd er zijn 2 aparte mediane schildjes (ontbreken bij <i>E. e. vicheti</i>)
Copulatie-groeffjes	liggen ver zijwaarts (onderlinge afstand ca. 5 mm*)	liggen minder ver zijwaarts (onderl. afstand 3,5-3,75 mm*)
7e sterniet	caudale rand niet gesclerotiseerd	caudale rand gesclerotiseerd
* maten afkomstig van Hartley & Warne (1984)		



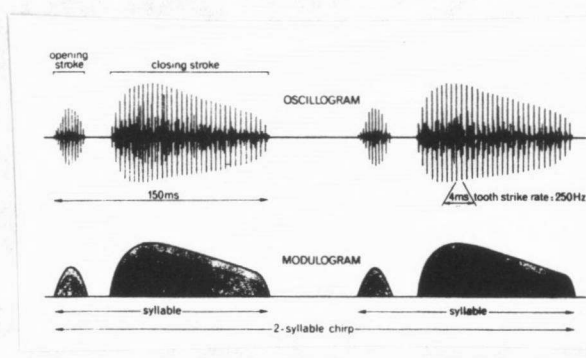
Figuur 3. Acherlijfspunten van $\sigma\sigma$ met t10 = 10de tergiet, ce = cercus, ep = epiproct (supra-anale klep). *Partie postérieure de l'abdomen des mâles (t10: dixième tergite; ce: cerque; ep: epi-procte).*



Figuur 4. Rechter titillatoren: links van dorsaal, rechts van opzij (rechts) gezien. *Titillateurs droits : à gauche vus dorsalement, à droite vus latéralement.*



Figuur 5. Acherlijfspunten van $\varnothing$ van links en van de buikzijde gezien. Gesclerotiseerde delen gearceerd. s7 = 7e sterniet, sp = subgenitale plaat, gr = copulatiegroefjes, sc - gesclerotiseerd schildje. *Partie postérieure de l'abdomen des femelles vue de gauche et vue ventrale. Parties sclérotisées en hachure. S7: septième sternite, sp: plaque sous-génitale; gr: fosse de copulation.*



Figuur 6. Oscillogram (boven) en schema van een 2-syllabige tsjirp. Een syllabe is het geluid, geproduceerd tijdens een volledige bewegingscyclus van de voorvleugels; meestal wordt alleen het geluid geproduceerd tijdens het sluiten, maar bij *Ephippiger* ontstaat ook tijdens het openen van de vleugels een (kort) geluid. Een tsjirp is het geluid dat voor het (ongewapende, ongevoefde) menselijk gehoor een eenheid lijkt. *Oscillogramme et schéma du chant à deux syllabes.*

Tijdens de copulatie bepaalt de positie van het epiproct de afstand van mannelijke ten opzichte van de vrouwelijke geslachtsopening. De achterrand van het epiproct wordt bij dieren van groep 2 aangelegd tegen de caudale rand van de subgenitale plaat en bij dieren van groep 3 tegen het rostrale deel daarvan. Door die verschillende constellaties én door de verschillen in afstand van de copulatiegroefjes zijn copulaties tussen beide groepen onmogelijk. Copulaties binnen groep 2 en binnen groep 3 zijn in het algemeen wel mogelijk, behalve als de verschillen in lichaamsgrootte van de partners te groot zijn.

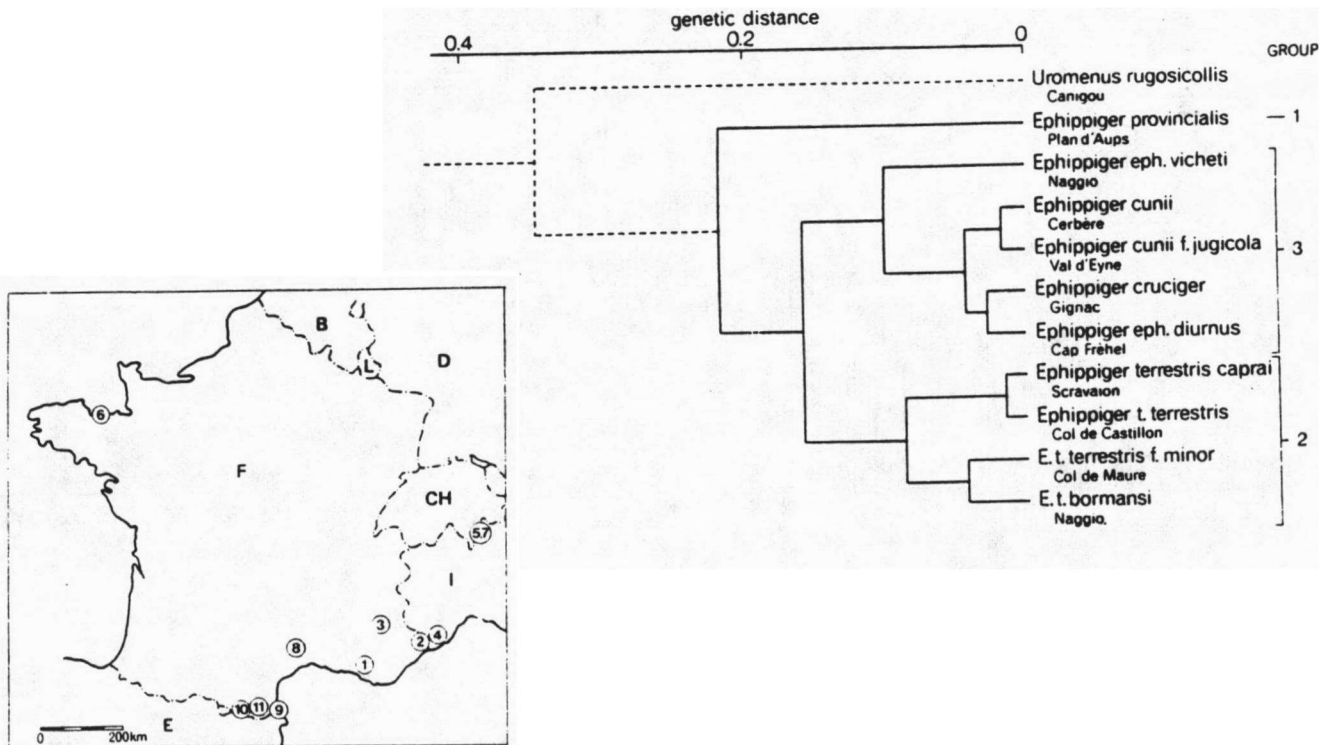
Electroforese

Wij maakten vervolgens dankbaar gebruik van de gelegenheid om, dank zij de expertise en de apparatuur van de afd. Populatiegenetica (Groningen, prof. W. van Delden), een van morfologische gegevens geheel onafhankelijke schatting van verwantschapsgraad te maken. Hiervoor werden dieren in het veld verzameld, gedood, gefotografeerd, gemeten en in koolzuur-ijs (-79°C) ingevroren.

Later, in het laboratorium, werden de dieren ontdood en geprepareerd voor de elektroforetische bepaling van enzymen. Deze methode is erg geschikt voor de bepa-

ling van genetische variatie binnen en tussen soorten en genera. Een van het dier vervaardigd homogenaat wordt gedurende een bepaalde tijd in een gel in een elektrisch veld gebracht. Enzymen gaan zich dan met een bepaalde snelheid verplaatsen. Daarna kunnen diverse enzymen specifiek gekleurd worden. Zo krijgt men individuele bandenpatronen, waaruit kan worden afgeleid of de elektrische lading al dan niet tussen individuen verschilt.

Blijken er van een enzym varianten te bestaan dan spreekt men van allozymen. Men neemt aan dat de genetische variatie, die op deze manier wordt gemeten, bepaald wordt door willekeurige veranderingsprocessen, d.w.z. niet door selectie is gestuurd. Omdat het hierbij dan gaat om willekeurig optredende processen, wordt aangenomen dat het aantal van deze veranderingen per tijdseenheid ongeveer constant is en dat dus geldt: hoe meer verschillen, hoe geringer de verwantschap. De mate van verschil tussen populaties wordt gemeten door de bepaling van de frequenties, waarmee de verschillende enzym-varianten aanwezig zijn. Vervolgens kan uit de combinatie van deze frequenties voor alle enzymen tezamen een waarde worden afgeleid, waarbij de genetische afstand vlg. Nei de meest



Figuur 7. Locaties waarop dendrogram van fig. 8 is gebaseerd. Sites d'où proviennent les animaux utilisés pour la construction du dendrogramme 8.

Figuur 8. Dendrogram op basis van elektroforetisch gemeten genetische variatie. Dendrogramme construit sur base de la variation génétique mesurée par électrophorèse.

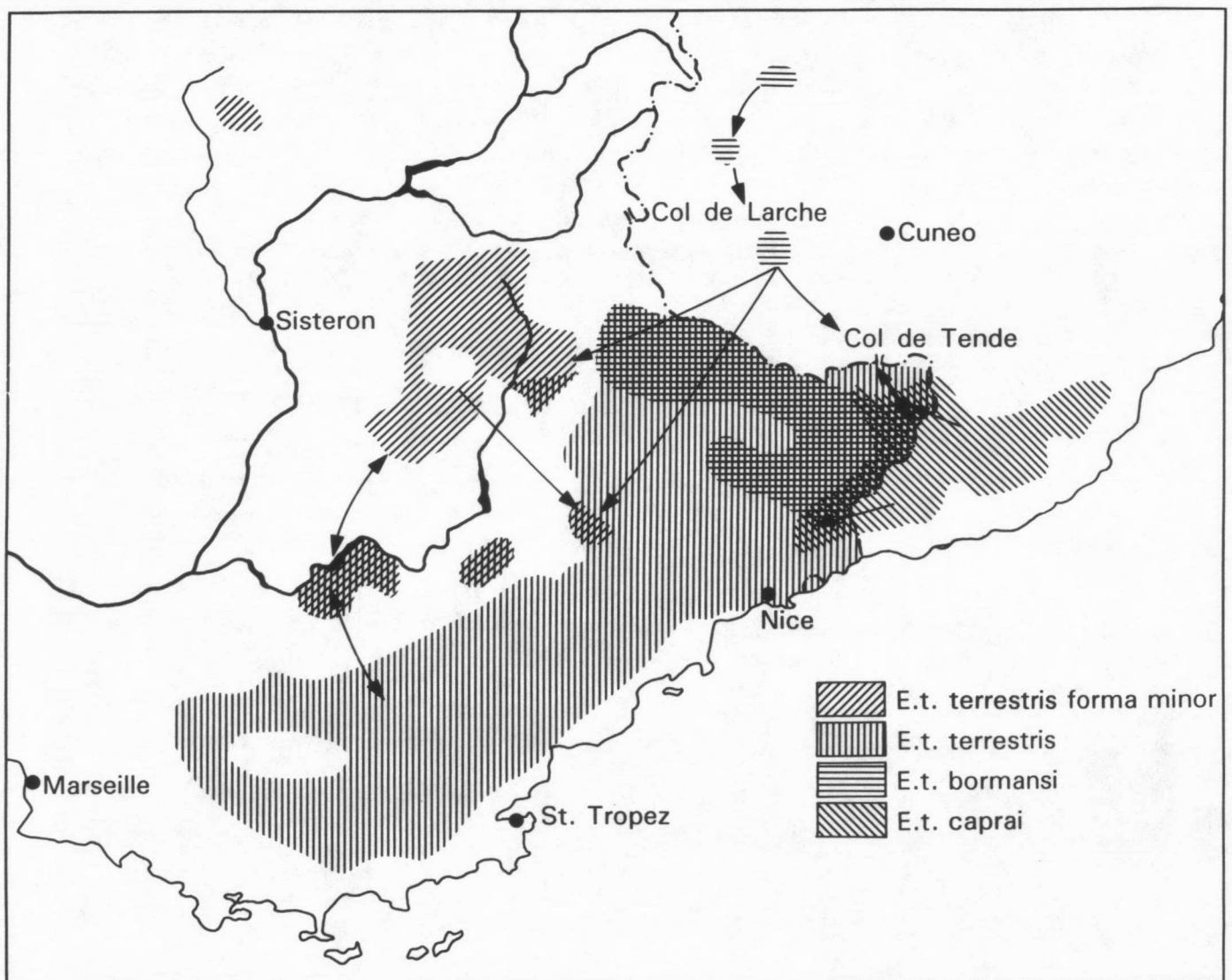
gebruikelijke is. Voor een groep kunnen de genetische afstanden door middel van een dendrogram worden weergegeven.

Voor de door ons onderzochte soorten selecteerden wij enkele karakteristieke locaties (fig. 7). Landman onderzocht 13 enzymen waarvan er 5 polymorf bleken te zijn. Op basis van de variatie in die enzymen kon het dendrogram van fig. 8 worden samengesteld. De in eerste instantie onderscheiden groepering in drieën bleek door de genetische variatie bevestigd te worden. De gevonden genetische afstanden bleken in vergelijking met de uit de literatuur bekende waarden klein te zijn voor afstanden tussen soorten en genera. Ook de afstanden binnen groep 3 zijn erg klein: ze liggen in de groot-

te-orde die bij ondersoorten gebruikelijk is.

Groep 2: *Ephippiger terrestris*

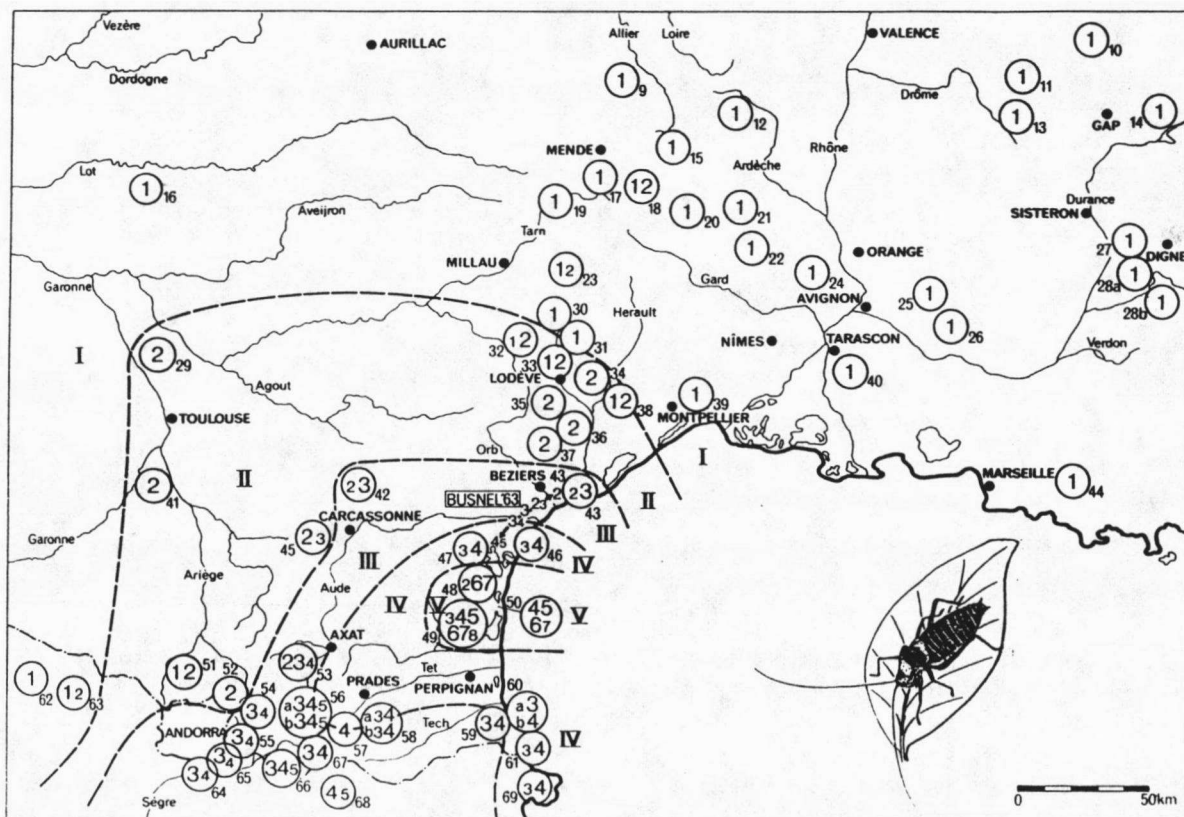
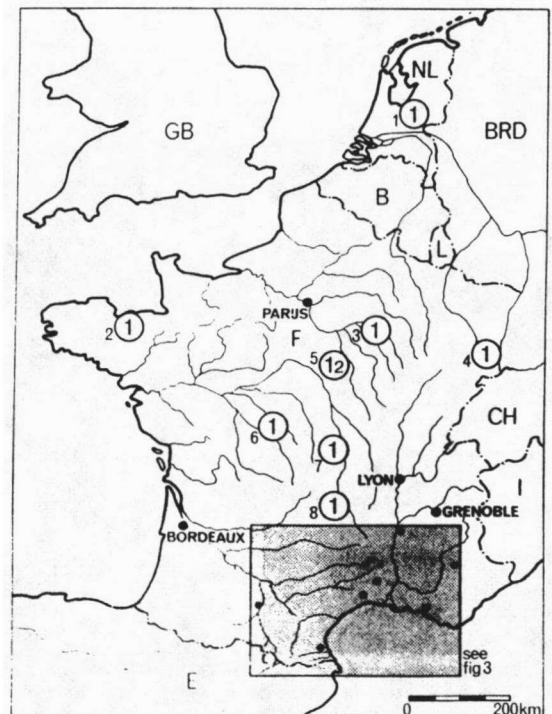
Ephippiger terrestris komt voor in zuidelijke delen van de Franse Alpen. Daarnaast is de soort *E. bormansi* door Brunner von Wattenwyl in 1882 beschreven, oorspronkelijk uit de omgeving van Varese in N. Italië. In 1960 gaf A. Nadig er een verbeterde beschrijving van; hij toonde aan dat *bormansi* niet als aparte soort opgevat moest worden, maar als ondersoort van *E. terrestris*. Maar *bormansi* was in het verleden ook gemeld voor diverse plaatsen in de Franse Alpen. Nadig (1980) bestudeerde deze zaak meer in detail. In die publicatie beschreef hij een nieuwe ondersoort van *E. terrestris*,



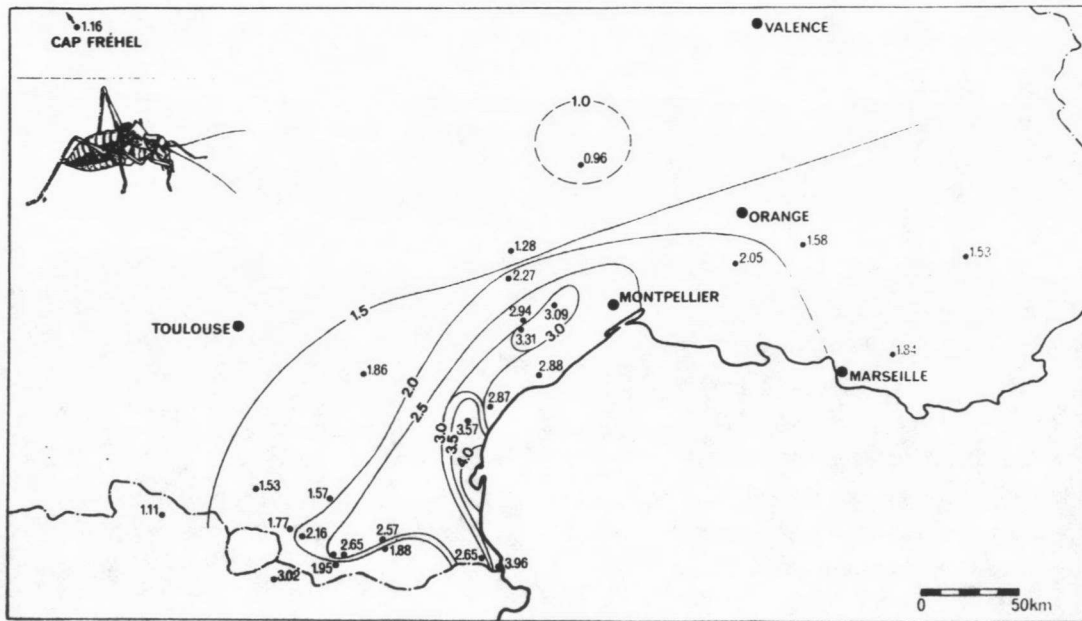
Figuur 9. Verspreiding van de ondersoorten van *E. terrestris* met hun intermediaren; de pijlen duiden 'beïnvloeding' aan. In de dubbel gearceerde gebieden in het verspreidingsgebied van *E. t. terrestris* en *E. t. terrestris* f. minor werden overgangsvormen aangetroffen die niet aan één van beide vormen konden worden toegeschreven. Ook in het gebied ten zuiden van de Col de Tende komen overgangsvormen voor. Répartition géographique des sous-espèces de *E. terrestris* et des formes intermédiaires. Les flèches indiquent "l'influence".

nl. *E. terrestris caprai*. Deze komt voor in de Ligurische Alpen, d.i. de zuidelijke rand van de Alpen tussen Sanremo en Savona. Verder beschreef hij enige vindplaatsen van *bormansi* meer noordelijk aan de Italiaanse kant van de Franse Alpen. Bovendien vond hij hybriden van *E.t. terrestris* en *E.t. bormansi* in een vrij groot gebied ten N en NO van Nice (zie fig. 9).

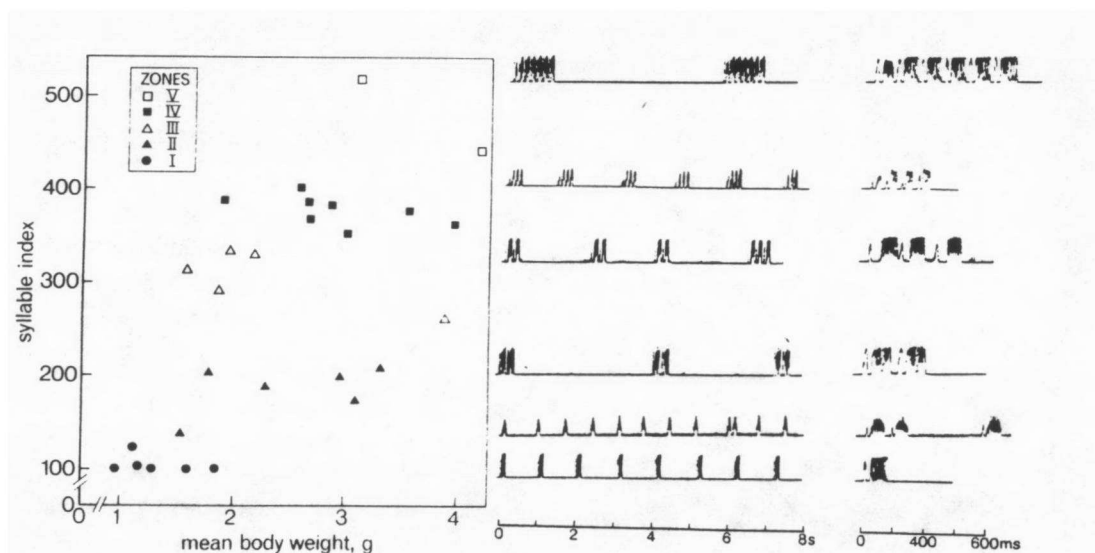
Een verdere complicatie is nog dat van *E. terrestris* een forma minor is beschreven. Dit is geen aparte ondersoort. De nominaatvorm, *E.t. terrestris* bleek vooral in het zuiden voor te komen tussen Draguignan/Fréjus en Menton. Hoe verder naar het noorden en hoger boven de zeespiegel, des te kleiner zijn de *terrestris*-individuen en hoe duidelijker zij tot de *minor*-vorm behoren. Wij verzamelden op een aantal plaatsen materiaal en onderzochten dat zowel biometrisch als electroforetisch. Wij konden de opvattingen van Nadig bevestigen en op sommige punten aanvullen. Zo bleek in het hybridisatie-gebied ook de invloed van *caprai* aanwezig. Wij vergeleken 6 populaties langs een transect tussen Tende (830 m.) en de Col de Tende (1600 m.), een afstand van



Figuur 10 a en b. Verspreiding van de zangtypen van *E. ephippiger diurnus* complex: in de cirkels is het aantal syllaben per sjirp aangegeven, hoe groter cijfer, hoe vaker dat type voorkomt. Het kleine cijfer naast elke cirkel is het nummer van de waarnemingsplaats. Er is een zonering aangegeven van I (1-syllabige tsjirps overwegen zeer sterk) naar zone V met polysyllabige tsjirps. Répartition des types de chant dans le complexe *E. ephippiger diurnus*: nombre de syllabes (les sites en petits caractères). Cinq zones sont distinguées.



Figuur 11. Geografische verschillen in lichaamsgewicht (in g) in *E. ephippiger diurnus* complex. Variation géographique du poids des animaux du complexe *E. ephippiger diurnus*.



Figuur 12. De relatie tussen zangtype en lichaamsgewicht. Rechts oscillogrammen (met twee verschillende tijdschalen). Syllabe-index = gemiddeld aantal syllaben per 100 tsjirpen. Relation entre type de chant et poids. A droite: oscillogrammes.

10 km. Bij Tende is sprake van nauwe verwantschap met *caprai*. Langs het transect treden geleidelijk veranderingen op, zodat de dieren vlak bij de Col veel meer op *bormansi* lijken. Alles bij elkaar genomen kwamen wij tot het beeld dat over het gehele gebied gesproken

kan worden van *E. terrestris*; dat in dit gebied drie ondersoorten kunnen worden onderscheiden, maar dat scherp onderscheid er tussen alleen mogelijk is in de "uithoeken" van het verspreidingsgebied. In het middegebied komen intermediairen voor, die niet tot één

ondersoort gebracht kunnen worden. Terwijl bij andere soorten nog al wat smalle hybridisatie-zones beschreven zijn, is hier sprake van een breed gebied (fig. 9).

Groep 3: *Ephippiger ephippiger diurnus complex*

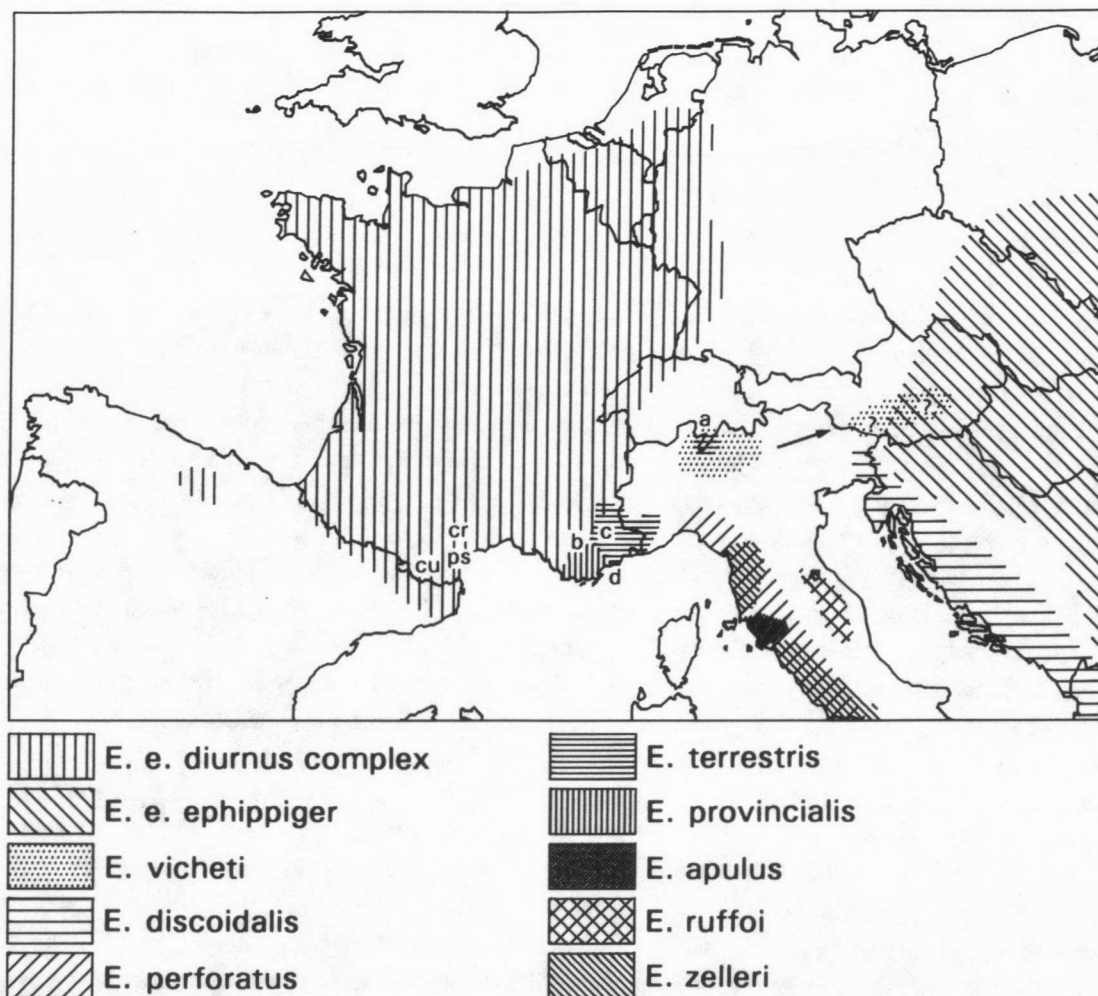
Door Oudman werd een flink aantal populaties uit groep 3 zowel biometrisch als electroforetisch bestudeerd. Lichaamsmaten werden in het veld bepaald aan pas gedode exemplaren, titillatoren werden uitgerepareerd, cerci en epiproct gefotografeerd t.b.v. meting in het laboratorium. Bij het vervaardigen van een homogenaat voor de electroforese werd de achterlijfspunt gespaard t.b.v. latere referentie. Binnen elke populatie bleek de variabiliteit erg groot te zijn, zo bleek de vorm van epiproct, van cercus, noch van titillator bruikbaar voor het met zekerheid determineren van soorten als *cruciger* of *cunii*. Kijk je naar gemiddelden per populatie dan blijken voor elk kenmerk geleidelijke geografische overgangen, clines aanwezig. Dat geldt ook voor de lichaamsgrootte. De grootste zwaarste dieren komen voor in het kustgebied van Zuid-Frankrijk tussen Narbonne en Cerbère (fig. 11). Meer naar het noorden en ook hoog in de bergen zijn de dieren kleiner. Iets dergelijks geldt voor de d.m.v. electroforese bepaalde genetische variatie: van de 13 enzymen bleken er vier polymorf. Ook hier werden in het algemeen geleidelijke overgangen gevonden tussen populaties. Belangrijk is daarbij dat de biometrische zowel als de electroforetische clines in het algemeen onafhankelijk van elkaar verlopen. De genetische afstanden bleken steeds zeer gering. Op basis van deze gegevens kan wel een dendrogram worden opgesteld, maar als er geen echte afsplitsingen zijn geweest en er nog steeds uitwisseling tussen de populaties optreedt, levert zo'n dendrogram nauwelijks zinvolle informatie. Principal component analyse is dan in principe beter. Ook deze leverde binnen groep 3 geen duidelijk afzonderlijke clusters op, noch op basis van biometrie, noch op basis van electroforese.

Verder hebben we natuurlijk aandacht geschonken aan de "zang" van onze dieren. *Ephippigers* zijn vaak gemakkelijk op te sporen dank zij hun luide tsjirpen. Over het grootste deel van het verspreidingsgebied van onze westelijke ondersoort (Nederland, Noord-, Midden- en Oost-Frankrijk) produceren zij éénsyllabige tsjirps met tussendoor af en toe een tweesyllabige. In Zuid-Frankrijk worden meer-syllabige regel met een geleidelijke overgang van 2- over 3-à 4 naar 5 à 6-syllabige in een beperkt gebied aan de kust bij Leucate (fig.

10). Ook wat betreft de zang bestaat binnen elke populatie en zelfs per individu een grote variabiliteit, maar de gemiddelden zijn karakteristiek voor de populaties. De overgangen er tussen verlopen zeer geleidelijk behalve op enkele punten met zeer sterke hoogteverschillen, zoals op de passen Puymorens en de l'Escalette (resp. no. 31 en 54 in fig. 10). Op zulke punten is de genetische uitwisseling tussen populaties kennelijk gering. Het lijkt erop dat des te meer syllaben per tsjirp plegen te worden gecombineerd naarmate het lichaamsgewicht groter is. De correlatie-coëfficiënt van 0,63 is significant, maar het is een open vraag in hoeverre dit verband causaal is (fig. 11 en 12).

Zoals in de inleiding al vermeld kan een ♀ een sjirpend ♂ vinden door zich op zijn geluid te richten: het geluid stimuleert een daarvoor gevoelig ♀ en oriënteert haar. Het aantal syllaben per tsjirp speelt waarschijnlijk een beperkte rol bij de onderlinge herkenning: Dumortier (1963) toonde aan dat ♀ enige voorkeur hadden voor zulke tsjirpen, als ze in hun omgeving pleegden te horen, maar ze discrimineerden niet scherp; ze maakten b.v. geen onderscheid tussen 1- en 2-syllabige tsjirps. Ritchie (1991) vond in een keuzeproef een sterke voorkeur voor 1-syllabige boven 4-syllabige tsjirps bij wijfjes van 1-syllabige oorsprong mits zij opgekweekt waren in acoustische isolatie; wijfjes opgekweekt in de buurt van zingende mannetjes toonden echter nauwelijks voorkeur.

Uit al deze verschillende gegevens concluderen we dat er geen reële soorten of ondersoorten zijn te onderscheiden: er zijn geen clusters gevonden met zinvolle en consequente combinaties van kenmerken. Er is dus sprake van een polymorf complex (vgl. Hartley & Warne, 1984). Wat was er nu aan de hand met die oorspronkelijk als aparte soorten beschreven *cunii* en *cruciger*? Het is nog steeds heel goed mogelijk populaties in de oostelijke Pyreneeën als *cunii*-achtig aan te duiden en populaties ten noorden van Béziers als *cruciger*-achtig. Ook *cunii* forma *jugicola* Bolivar 1898 in Eyne is te herkennen: het zijn kleine dieren met korte poten en een relatief lang pronotum. Zo zijn er nog veel meer locale vormen, die echter geen naam hebben gekregen. Taxonomische onderscheiding van al deze vormen, die in het algemeen door geleidelijke overgangen met elkaar verbonden zijn, lijkt niet zinvol. Ook al zijn dergelijke vormen hier en daar enige tijd geïsoleerd



Figuur 13. De verspreiding van *Ehippiger*-(onder)soorten in West-en Midden-Europa volgens onze huidige interpretatie, mede gebaseerd op gegevens van Harz (1969) en Nadig (1968, 1980, 1987). Zie tekst voor de overlappingsen a, b, c en d. Voorts zijn aangeduid centra voor bepaalde eigenschappen: cr - "cruciger" - achtig, cu - "cunii" - achtig, ps - polysyllabig tsjirpende extra zware dieren. *Répartition géographique des espèces et sous-espèces d' Ehippiger en Europe occidentale et centrale suivant les connaissances actuelles.*

geweest, waarbij enige genetische drift is opgetreden, toch is het genetisch contact niet volledig verbroken. Opvallend is dat de hoge mate van variabiliteit in het bijzonder in Zuid-Frankrijk voorkomt en niet zozeer in het zo veel omvangrijkere verspreidingsgebied in de rest van Frankrijk en daarbuiten. Uit onze gegevens is geen steun te vinden voor een hypothese over een (of meer) andere soort(en), die zich in Zuid-Frankrijk met *E. ehippiger* vermengd heeft. Het lijkt erop dat de grote variatie in dit deel van Frankrijk a.h.w. ter plaatse ontstaan is ten gevolge van tijdelijke onvolledige isolaties en waarschijnlijk mede onder invloed van de klimatologische omstandigheden.

Geruime tijd is voor onze West-Europese *Ehippiger* de ondersoortsaanduiding *E. ehippiger vitium* Serville, 1831 in gebruik geweest. Kruseman (1988) heeft er op

gewezen dat dit niet juist is, maar dat de naam *E. ehippiger diurnus* Dufour 1841 moet zijn met Les Landes als terra typica. Daarom moet onze groep 3 aangeduid worden als *E. e. diurnus* complex. Onze interpretatie is weergegeven in figuur 13 met daarin enkele punten als centra voor resp. *cunii*-achtige en *cruciger*-achtige eigenschappen en bovendien een centrum voor zeer zwaar gebouwde dieren met een groot aantal syllaben per tsjirp. Men kan zich voorstellen dat vanuit deze centra de bedoelde eigenschappen zich verspreid hebben.

Ehippiger vicheti

Deze ondersoort werd door Harz in 1966 beschreven voor de zuidhelling van de Alpen (Tessin, Trentino, Oost Piemonte). Nadig (1968) wees er op, dat het verspreidingsgebied van deze ondersoort voor een deel samenvalt met dat van *E. t. bormansi* (fig. 13), maar

dat in gebieden waar beiden voorkomen *vicheti* niet hoger dan ca. 1000 m leeft, terwijl *bormansi* niet beneden die hoogte voorkomt en wel tot 1900 m gaat. Tussen 900 en 1100 meter komt enige overlap voor. Noordelijker, dus in die gebieden waar *bormansi* niet voorkomt, leeft *vicheti* tot op grotere hoogten (tot 1650 m). Harz onderscheidde *vicheti* vooral op basis van de morfologie van titillatoren, cerci en epiproct. Wij vonden vooral de titillator kenmerkend (fig. 5): apicale delen kort en sterk bedoord. Een opvallend kenmerk werd door Oudman vastgesteld: de beide mediane gesclerotiseerde schildjes van de subgenitale plaat bij de ♀♀ ontbreken bij *vicheti* (fig. 6). Oudman stelde ook vast dat een ♂ van *E. e. vitium* niet kon paren met een ♀ van *vicheti* (3 gevallen). Ook wat betreft de genetische afstand bleek *vicheti* (fig. 8) een afwijkende positie in te nemen. Verder is ook de zang afwijkend. Nadig (1987) stelde vast dat *vicheti* ook duidelijk onderscheiden is van de Oost-Europese ondersoort *E. e. ephippiger*. Op grond van diverse argumenten verhoogde hij de status van *vicheti* van ondersoort tot aparte soort. Wel achtte hij *vicheti* nauw verwant met *E. e. ephippiger*.

De verspreiding van diverse Ephippiger-soorten

E. ephippiger diurnus komt ook in Noord-Spanje voor, tot aan de Picos de Europa. Voor de provincie Lerida beschreef Harz (1969) een aparte ondersoort, *E. e. moralesagacinoi* op basis van morfologische kenmerken van cerci, titillatoren, enz. Wij hebben dieren, afkomstig van zijn locus typicus in ons onderzoek betrokken en vonden geen enkele aanleiding hier van een aparte ondersoort te blijven spreken. De dieren pasten volledig in de clines van het *diurnus*-complex.

Verder komen in Spanje vele Ephippigerinae voor, maar die worden tot andere genera gerekend, zoals *Platystolus*, *Steropleurus*, *Uromenus*, *Ephippigerida* en *Callicrania*. Hiervan komt *Uromenus rugosicollis* in een groot deel van Zuid-Frankrijk voor, terwijl twee *Steropleurus*-soorten incidenteel en zeldzaam in Frankrijk doorgedrongen zijn.

Twee verwante vormen worden als echte soorten onderscheiden, wanneer zij in het zelfde gebied (sympatrisch) voorkomen en niet hybridiseren. Dergelijk overlappend voorkomen constateerden wij in de volgende gevallen (fig. 13a, b, c en d):

- a) *E. terrestris bormansi* en *E. ephippiger vicheti* bij de Italiaans-Zwitserse meren, waar ze tussen 900 en 1100 meter tezamen kunnen voorkomen (zie hierboven): *bormansi* leeft op lagere planten en dwergstruiken in het open veld, terwijl *vicheti* veel meer op beschutte plaatsen leeft, tot hoog in struiken en bomen. De geluiden verschillen sterk: bij *vicheti* zijn 1-syllabige tsjirpen zeldzaam; overdag hoorden we voornamelijk 2-syllabige en 's nachts overwegend veel-syllabige.
- b) *E. ephippiger diurnus* en *E. provincialis* op het Plan d' Aups bij Marseille. De zang van *diurnus* was daar voornamelijk 1-syllabig, die van *provincialis* 3- à 4-, maar ook wel 5 à 6-syllabig. Er is waarschijnlijk sprake van enig verschil in micro-habitat: we vonden *diurnus* vooral in hogere struiken en boompjes (eik, braam) en *provincialis* in het bijzonder in dwergstruikjes, niet hoger dan 50 cm.
- c) *E. ephippiger diurnus* en *E. terrestris (forma minor)* in de omgeving van Digne, waar *diurnus* tot op 1100 meter voorkwam en *terrestris* vanaf 800 m. Ook bij de Gorges du Verdon vonden we beide soorten samen en wel tussen 750 en 850 meter. Beide soorten tsjirpen hier 1-syllabig. Misschien is ook hier sprake van een zekere scheiding in microhabitat.
- d) *E. provincialis* en *E. t. terrestris* bij Collobrières. Hier is het verschil in zang evident. We vonden *provincialis* vooral in wijngaarden en *terrestris* ook in diverse andere struiken.

Ook langs deze weg is dus duidelijk, dat *E. ephippiger*, *E. terrestris* en *E. provincialis* als afzonderlijke goede soorten kunnen worden onderscheiden.

Voor Italië zijn nog vier aparte soorten beschreven, die elkaar nogal wat overlappen. Van één van deze soorten, *E. perforatus*, zijn vroeger twee vindplaatsen in Zuid-Frankrijk gemeld. We mogen aannemen dat deze op vergissingen berusten.

Voor oostelijk Midden-Europa (Oostenrijk, Slowakije, Polen, Hongarije, Joegoslavië, Albanië, Bulgarije, Roemenië) is de ondersoort *E. ephippiger ephippiger* aangegeven, met als zuidelijkste punt van voorkomen de berg Athos in Griekenland. Voor de Oekraïne vermeldt Harz weer een andere ondersoort, nl. *E. e. mitschenkoi*. Ook over deze beide ondersoorten is heel weinig bekend.

Langs de Joegoslavische kust van Istrië tot en met Albanië komt voor *Ephippiger discoidalis*, opvallend door de vrijwel zwarte elytra met witte vlek. Zijn zang is

meer-syllabig.

In Nederland komt de zadelsprinkhaan nog op enkele plekken voor. Deze lijkt morfologisch het meest op de in Midden- en Noord-Frankrijk voorkomende populaties en behoort derhalve tot het *Ephippiger ephippiger diurnus* complex.

Literatuur

- Chopard, L., 1922. Orthoptères et Dermaptères. Faune de France 3: 1-212.
- Chopard, L., 1951. Orthoptéroïdes. Faune de France 56: 1-359.
- Dumortier, B., 1963. Etude expérimentale de la valeur interspécifique du signal acoustique chez les Ephippigères. Annales Epiphyties 14: 5-23.
- Duijm, M. & T. van Oyen, 1948. Het sjiirpen van de zadelsprinkhaan. De levende Natuur 51: 81-87.
- Duijm, M., L. Oudman & B. G. Veldstra, 1983. Copulation in *Ephippiger*. Tijdschr. V. Ent. 126: 91-96.
- Duijm, M. & L. Oudman, 1983. Interspecific mating in *Ephippiger*. Tijdschr. V. Ent. 126: 97-108.
- Duijm, M., 1990. On some song characteristics in *Ephippiger* and their geographic variation. Netherlands Journal of Zoology 40: 428-453.
- Hartley, J.C. & A.C. Warne, 1984. Taxonomy of the *Ephippiger ephippiger* complex (*ephippiger*, *cruciger* and *cunii*), with special reference to the mechanics of copulation. Eos 60: 43-54.
- Harz, K., 1966. La Chichara *Ephippiger ephippiger* Fieb. y sus razas. Graellsia 22: 123-133.
- Harz, K., 1969. Die Orthopteren Europas I. Den Haag, 749 p.
- Kruseman, G., 1988. Matériaux pour la faunistique des Orthoptères de France III: Les Ensifères. Verslagen en Technische Gegevens I. T. Z. Amsterdam, 164 p.
- Landman, W., L. Oudman & M. Duijm, 1989. Allozymic and morphological variation in *Ephippiger terrestris*. Tijdschrift voor Entomologie 132: 183-198.
- Nadig, A., 1960. Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren der Schweiz und angrenzender Gebiete I: Neubeschreibung von *Ephippiger bormansi*. Mitt. d. Schweiz. Entomol. Ges. 33: 27-46.
- Nadig, A., 1968. Ueber die Bedeutung des Massifs de Refuge am südlichen Alpenrand (dargelegt am Beispiel einiger Orthopterenarten). Mitt. d. Schweiz. Entomol. Ges. 41: 341-358.
- Nadig, A., 1980. *Ephippiger terrestris* und *E. bormansi*: Unterarten einer polytypischen Art. Rev. Suisse de Zool. 87: 473-512.
- Nadig, A., 1987. Saltatoria der Süd- und Südostabdachung der Alpen zwischen der Provence im W. dem Pannonischen Raum in NE und Istrien im SE. I Tettigoniidae. Rev. Suisse de Zool. 94: 257-356.
- Oudman, L., W. Landman & M. Duijm, 1989. Genetic distance in the genus *Ephippiger* - a reconnaissance. Tijdschrift voor Entomologie 132: 177-181.
- Oudman, L., M. Duijm & W. Landman, 1990. Morphological and allozyme variation in the *Ephippiger ephippiger* complex. Neth. J. Zool. 40: 454-483.
- Ritchie, M.G., 1991. Female preference for 'song races' of *Ephippiger ephippiger*. Animal Behaviour 42: 518-520.

Résumé

En quête de l'*Ephippigère*

L'article donne un aperçu des études faites sur le genre *Ephippiger* en Europe occidentale. En dehors des études éthologiques, morphologiques et biométriques, des études biochimiques ont été réalisées en vue d'éclaircir la position systématique des différents taxons.

Trois groupes sont actuellement distingués:

1. *Ephippiger provincialis*, espèce endémique dans la Provence méridionale;
2. *Ephippiger terrestris* avec les sous-espèces *E. t. bormansi* et *E. t. caprai* dans les Alpes franco-italiennes (fig. 9), qui ont une aire d'hybridisation large, comme déjà décrit par Nadig (1980);
3. *Ephippiger ephippiger vitium* dans une grande partie de l'Europe occidentale, et *E. cunii* et *E. cruciger*, dont l'aire de répartition réduite se situe dans l'extrême sud de la France entre Marseille et Andorre.

Il existe des variations continues et graduelles (clines) des dimensions du corps (fig. 11), de la forme des cerques, titillateurs et du periprocte, et du chant (fig. 10), ainsi que de la présence des allo-enzymes. Ces clines ne sont pratiquement jamais égales, ce qui a comme effet qu'il n'est pas possible de distinguer des combinaisons de caractères. Il en résulte que *E. cruciger* et *E. cunii* ne peuvent pas être reconnus comme espèces, mais uniquement comme formes d'un complexe extrêmement polymorphe. Il s'agit de formes locales, qui ont reçu dans le passé un nom spécifique à l'instar d'autres formes non dénommées. La constatation que toutes ces formes sont capables de copuler, pour autant que leurs dimensions le permettent, et qu'elles donnent naissance à des descendants (Hartley & Warne, 1984) et qu'il n'est pas possible de tracer des lignes de séparation, ont induit l'auteur à la thèse qu'il y a un complexe de *E. ephippiger vitium*, dont font partie *E. cunii* et *E. cruciger*. Pour des raisons taxonomiques (Kruseman, 1988) le nom du complexe est *E. ephippiger diurnus*.

Un cas spécial est *E. vicheti*. Harz (1966) l'a décrit comme sous-espèce de *E. ephippiger*, mais Nadig (1987) le considère comme espèce distincte.

La répartition géographique des différents taxons est présentée (fig. 13) en soulignant la présence sympatrique.

De auteur bedankt Ruut Wegman (IBN-DLO Arnhem) voor het tekenen van figuur 1, 9 en 13.

M. Duijm

Onnerweg 41

9751 VB Haren