

HOOFDSTUK 2 HISTORISCH OVERZICHT

De mens is al sinds de vroegste oudheid geïnteresseerd in sprinkhanen. Deze interesse werd en wordt vooral ingegeven door economische motieven. Naast de eeuwenlange strijd tegen sprinkhaanplagen vormen sprinkhanen voor sommige volken ook een belangrijke component van het voedselpakket. In Zuid-Amerika waren sprinkhanen in beide opzichten belangrijk voor de inheemse bevolking en hun afbeelding komt dan ook veelvuldig terug op lokale gebruiksvoorwerpen (KEVAN 1979). Sprinkhanen zijn door hun economische betekenis beter onderzocht dan de meeste andere insectengroepen. Hierbij hebben vooral aspecten die direct betrekking hebben op de bestrijding, zoals reproductie, fysiologie en natuurlijke vijanden veel aandacht gekregen.

ONTWIKKELINGEN IN HET ONDERZOEK

Onderzoek naar treksprinkhanen

Een grote doorbraak in het onderzoek naar treksprinkhanen bereikte Uvarov (1921) met het ontwikkelen van zijn fasentheorie. Hij ontdekte dat treksprinkhanen in twee vormen voorkomen: solitair en gregair. De ontwikkeling tot de ene of de andere vorm bleek afhankelijk te zijn van de omstandigheden waaronder de nymfen opgroeien. Voor die tijd werden deze in uiterlijk en gedrag verschillende, maar genetisch identieke vormen vaak beschreven als aparte soorten. In het geval van de Europese treksprinkhaan bijvoorbeeld als *Locusta migratoria* en *L. danica*. Uvarov bleef tot aan zijn dood in 1970 een belangrijke schakel in het sprinkhanenonderzoek. Hij was oprichter en jarenlang directeur van het Anti-Locust Research Centre (ALRC) in Londen en schreef drie handboeken over veldsprinkhanen (UVAROV 1928, 1966, 1977). Belangrijke ijkpunten in deze eeuw vormden de congressen in Brussel (1938) en Londen (1970). De laatste werd door het ALRC georganiseerd ter ere van het zilveren jubileum van deze organisatie (HEMMING & TAYLOR 1972). In 1971 werd het Anti-Locust Research Centre omgedoopt tot Centre of Overseas Pest Research. De in 1945 opgerichte FAO (Food and Agriculture Organization) van de Verenigde Naties speelt een belangrijke rol in de financiering en coördinatie van het onderzoek. In Chapman & Joern (1990) (met bijdragen van verschillende prominente auteurs) wordt de meest recente informatie over een aantal aspecten van de biologie van veldsprinkhanen (met speciale aandacht voor treksprinkhanen) samengevat.

Taxonomie en faunistiek

Nadat Linnaeus in 1758 de binominale naamgeving had ingevoerd ontwikkelde zich ook de naamgeving van Orthoptera. In de achttiende en negentiende eeuw richtte het onderzoek zich vooral op het beschrijven van soorten. Pas wanneer men weet welke soorten binnen een gebied voorkomen is het mogelijk om de verspreiding van de soorten in kaart te brengen (faunistiek). De faunistiek van de Europese Orthoptera kwam dan ook pas in de loop van deze eeuw op gang en er bestaan ook nu nog grote verschillen in de kennis tussen verschillende deelgebieden in Europa.

De Westeuropese landen zijn over het algemeen goed onderzocht en vaak zijn er verspreidingsatlassen gepubliceerd. In Zuid- en Oost-Europa zijn vaak alleen nog maar catalogi beschikbaar, meestal met zeer summiere faunistische informatie. Fischer (1853), Brunner von Wattenwyl (1882) en Harz (1969, 1975) hebben overzichtsboeken van de Europese Orthoptera-fauna geschreven. Vooral Kurt Harz heeft veel betekend voor de faunistiek en systematiek in Europa. Zo richtte hij in 1975 het blad *Articulata* op. Hoewel opgezet als algemeen entomologisch tijdschrift, lag de nadruk vanaf het begin sterk op Orthoptera. Naast taxonomische en faunistische artikelen verschenen er regelmatig aanvullingen en verbeteringen op de boeken van Harz. In november 1988 werd, op aandringen van Harz de Deutsche Gesellschaft für Orthopterologie (DGfO) opgericht (fig. 1). Deze organisatie houdt zich bezig met allerlei aspecten betreffende de Middeneuropese rechtvleugeligen en organiseert om de twee jaar een druk bezocht lezingenweekend. Er zijn ook plannen om een landelijke kartering in Duitsland op poten te zetten en recent verscheen een faunistische bibliografie van de Europese Orthoptera (DETZEL 1994). De DGfO verzorgt nu ook de uitgave van *Articulata*. Lag de nadruk van het begin af aan al op Orthoptera, nu is het tijdschrift er op gespecialiseerd, met vooral oecologische en faunistische artikelen over midden- en West-Europa.

Andere werelddelen, zoals Zuid-Amerika, Azië en Australië, hebben een veel rijkere fauna dan Europa, maar zijn over het algemeen veel minder goed onderzocht. In Australië heeft men door intensief onderzoek in enkele jaren tijd tientallen nieuwe soorten kunnen ontdekken (RENTZ 1987). In de jaren zeventig werd in Amerika de Pan American Acridological Society (PAAS) opgericht. Tijdens een studie-conferentie in Argentinië in 1976 werd de oprichting voorbereid en in 1978 werden de laatste formaliteiten geregeld. Het doel was de communicatie tussen onderzoekers van de Nieuwe Wereld te vergemakkelijken en onderzoek te stimuleren. In 1986 werd de naam veranderd in Orthopterists' Society (fig. 2) en het is nu een mondiale organisatie die Orthoptera-onderzoekers uit de hele wereld verenigd.

Eénmaal per twee tot vier jaar wordt een symposium georganiseerd en de leden worden op de hoogte gehouden van verenigingsnieuws door middel van de tweemaal per jaar verschijnende nieuwsbrief *Metaleptea*. Sinds 1992 verschijnt jaarlijks een nummer van het meer wetenschappelijke *Journal of Orthoptera Research*, met een grote diversiteit aan onderwerpen, maar met de nadruk op taxonomische studies in Zuid-Amerika.

Biologie en oecologie

Hoewel veel onderzoek de bestrijding van plagen als eerste doel had, is hierdoor ook veel fundamentele kennis over de biologie verkregen. De standaardwerken van Uvarov (1966, 1977) vormen samen met Chapman & Joern (1990), de basis voor onze kennis van de biologie van veldsprinkhanen. Andere vertegenwoordigers van de Orthoptera zijn



Figuur 1
Het logo van de Deutsche Gesellschaft für Orthopterologie.



Figuur 2
Het logo van de Orthopterists' Society.

Figuur 3

De veenmol met nest zoals afgebeeld in het boek van Goedaert (1662).

traditioneel veel minder goed onderzocht. Vooral de doornsprinkhanen (Tetrigidae) vormen een nog vrijwel onontgonnen gebied. In Bailey & Rentz (1990) worden recente denkbeelden over de taxonomie en biologie van sabelsprinkhanen gepresenteerd en de biologie van krekels wordt behandeld door Alexander & Otte (1967). Sinds kort hebben ook ethologen en evolutiebiologen sabelsprinkhanen ontdekt als studie-object. Vooral de studie naar de functie van de spermatofoor heeft belangrijke nieuwe inzichten opgeleverd over voortplantingsstrategieën in de dierenwereld (zie blz. 35).

Bijzonder spannend zijn ook de ontwikkelingen rond het geluid van sprinkhanen, waarbij het onderzoek zich begeeft op het raakvlak van de neurobiologie, fysica en de evolutiebiologie (O. & D. VON HELVERSEN 1994, HUBER 1992). Taxonomen zien tegenwoordig het belang van de geluiden voor soortvorming en soortherkenning in, en gebruiken deze waar mogelijk ook in systematische studies (RAGGE 1990, RAGGE ET AL. 1990, HELLER 1988) (zie ook hoofdstuk 5).

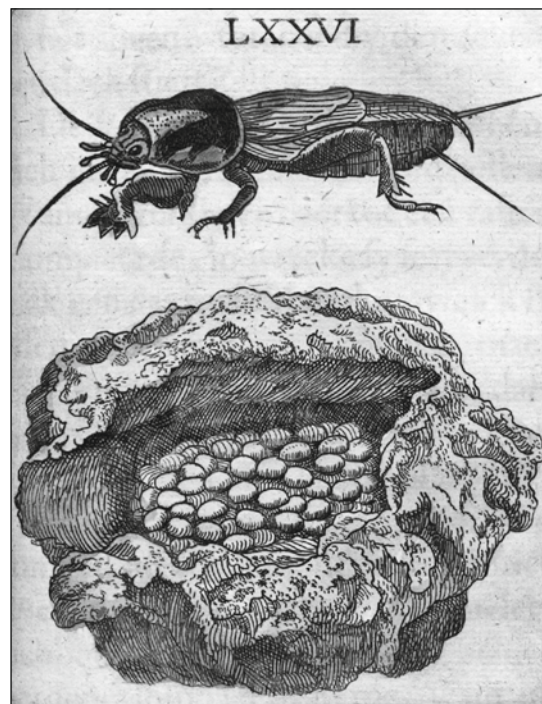
Het is boeiend om te zien hoe doorbraken in onderzoek bereikt kunnen worden door simpelweg alert te zijn op verbeteringen. Zo leverde het onderzoek naar de relatie tussen de pootbeweging en het geluid van veldsprinkhanen (O. VON HELVERSEN & ELSNER 1977) een belangrijke bijdrage aan populatiedynamische studies. Het stripje reflecterende tape dat gebruikt werd bij het registreren van de pootbewegingen bleek uitermate geschikt om sabelsprinkhanen in het veld te merken. Deze strippen lichten op als er 's nachts met een sterke zaklamp op geschoten wordt. Waren vroeger de terugvangst-percentages in populatiestudies een fractie van het totaal, dankzij de reflecterende tape kunnen deze oplopen tot bijna 90%! (HELLER & O. VON HELVERSEN 1990).

In Europa zijn belangrijke vorderingen gemaakt op het gebied van de causale factoren voor het voorkomen van sprinkhanen en krekels. Richards & Waloff (1954) deden belangrijk pionierswerk door de populatiestructuur en -dynamiek van een aantal Britse veldsprinkhanen te ontfaelen. Later werd door een combinatie van veld- en laboratoriumonderzoek duidelijk dat het lokale voorkomen van soorten waarschijnlijk niet zozeer bepaald wordt door voedsel, vijanden of eisen van de volwassen dieren, maar veeleer door de wisselwerking tussen het (micro-)klimaat (afhankelijk van de vegetatiestructuur) en de timing van de ontwikkeling van de eieren en nymfen (INGRISCH 1984A, B, 1986A, B, C, KÖHLER 1989, 1991, VAN WINGERDEN ET AL. 1991B) (zie ook hoofdstuk 6).

Samenvattend kan geconcludeerd worden dat naast het onderzoek aan bestrijding van sprinkhaanplagen een veelheid van onderzoek plaatsvindt die leidt tot het beter begrijpen van sprinkhaangemeenschappen. Aanvankelijk betreft het vooral basaal beschrijvend werk, waarna faunistische gegevens verzameld worden en de biologie van de soorten bestudeerd wordt. In de laatste decennia is men, met de basale kennis van biologie en voorkomen, begonnen aan de causale analyse van verspreidingspatronen en het ontrafelen van evolutionaire processen.

HISTORIE ONDERZOEK NEDERLAND

De oudste vermelding van sprinkhanen en krekels in de



Nederlandse literatuur betreft de vermelding van de veenmol (als vee-mol) met een afbeelding (fig. 3) in de van 1662 tot 1672 in Middelburg uitgegeven 'Metamorphosis naturalis' van J. Goedaert (Goedartio) (1662).

De boomsprinkhaan (*Meconema thalassinum*) is de enige sprinkhaansoort die uit Nederland beschreven is, en wel door Charles Degeer (1773). Deze beroemde Zweedse entomoloog leefde enige tijd in Nederland en beschreef de soort van populieren in Utrecht. Karny beschreef later nog de ondersoort *marginata* van *Oedipoda caerulescens* uit de duinen bij Noordwijk (WILLEMSE 1917), maar deze kleurvariatie bleek echter al snel de status ondersoort niet waard. Degeer meldde ook al het voorkomen van de blauwvleugelsprinkhaan uit Nederland.

Aan het begin van de vorige eeuw verscheen de eerste naamlijst van de Nederlandse insecten (Bennet & Van Olivier 1825). Alle 12 soorten sprinkhanen en krekels werden door hen nog in het genus *Gryllus* geplaatst (tabel 1). Er spelen twee problemen bij het interpreteren van deze namen. Ten eerste waren Nederland en België in 1825 staatkundig een eenheid (het Koninkrijk der Nederlanden), waardoor het mogelijk is dat soorten alleen uit het huidige België bekend waren en dus niet tot de Nederlandse fauna behoorden: het boek vermeldt nl. geen vindplaatsen. Verder was de soortenkennis van deze auteurs, zelfs voor het begin van de 19e eeuw, waarschijnlijk niet erg groot. Het is in ieder geval merkwaardig dat geen enkele van de nu gewone veldsprinkhaansoorten (vooral *Chorthippus* soorten) genoemd werd. De toelichting bij bijvoorbeeld *Gryllus rufus* ('Zoomers op drooge, zandige plaatsen en op de weiden') doet vermoeden dat hier niet de huidige rosse sprinkhaan mee bedoeld werd, maar waarschijnlijk het knopsprietje, mogelijk gemengd met andere kleine veldsprinkhanen. Ook de beschrijvingen van *viridulum*, *grossum* en *subulatum* doen vermoeden dat het om beschrijvingen van een aantal soorten tegelijk gaat. De

Tabel 1

Door Bennet & Olivier (1825) genoemde Orthoptera met de huidige interpretatie.

wet. naam bij B&O	NL naam B&O	wet. naam nu	NL naam nu
<i>Gryllus subulatus</i>	De elsvormige krekel	<i>Tetrix</i> spp.	doortje, diverse soorten gemengd
<i>Gryllus gryllotalpa</i>	De Molkrekel, de Veenmol	<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	veenmol
<i>Gryllus domesticus</i>	De Huiskrekel	<i>Acheta domesticus</i>	huiskrekel
<i>Gryllus campestris</i>	De Veldkrekel	<i>Gryllus campestris</i>	veldkrekel
<i>Gryllus viridissimus</i>	De groote groene Sabelsprinkhaan	<i>Tettigonia viridissima</i>	grote groene sabelsprinkhaan
<i>Gryllus verrucivorus</i>	De bonte Sabelsprinkhaan	<i>Decticus verrucivorus</i>	wrattenbijter
<i>Gryllus varius</i>	De tweekleurige Sabelsprinkhaan	<i>Meconema thalassinum</i>	boomsprinkhaan
<i>Gryllus caerulescens</i>	De blauwe Sprinkhaan	<i>Oedipoda caerulescens</i>	blauwvleugelsprinkhaan
<i>Gryllus stridulus</i>	De ratelende Sprinkhaan	<i>Psophus stridulus</i>	klappersprinkhaan
<i>Gryllus viridulus</i>	De groenachtige Sprinkhaan	<i>Omocestus viridulus?</i>	wekkertje [gemengd?]
<i>Gryllus rufus</i>	De rosachtige sprinkhaan	<i>Myrmeleotettix maculatus?</i>	knopsrietje
			[gemengd met andere soorten?]
<i>Gryllus grossus</i>	De bontachtige Sprinkhaan	<i>Stethophyma grossum?</i>	moerassprinkhaan?
			[gemengd met zoemertje?]

kleuren van de moerassprinkhaan kloppen wel, maar de beschrijving van biotoop en geluid wijzen eerder op het zoemertje. Auteurs uit het begin van de 19e eeuw hadden nog geen determinatietabellen: ze moesten proberen de vaak summiere beschrijvingen van buitenlandse auteurs te vergelijken met de dieren. Vermoedelijk werd er ook grif van andere auteurs overgeschreven of vertaald.

De eerste meer gefundeerde lijst (met vindplaats-indicaties) kwam van Snellen van Vollenhoven (1859), waarin 24 soorten gepresenteerd werden. De soorten uit de *Chorthippus biguttulus*-groep werden nog samengevat onder de naam *Stenobothrus variabilis*.

Folmer (1900) laat in zijn Orthoptera Neerlandica *Tetrix schrankii* vervallen en voegt *Stenobothrus rufipes* (nu: *Omocestus rufipes*, het negertje) en *Pachytylus cinerascens* toe. Deze laatste soort blijkt later een vorm van de al eerder opgevoerde Europese treksprinkhaan (*Locusta migratoria*) te zijn. Hij splitst de *Chorthippus biguttulus*-groep uit en meldt *C. brunneus* (onder de naam *Stenobothrus bicolor* Charpentier) en *C. biguttulus* (als *Stenobothrus biguttulus*) voor Nederland.

Van der Weele (1907) voegt *Chorthippus parallelus* toe, evenals *C. apricarius* en *Conocephalus discolor*. Deze laatste twee soorten blijken later echter onjuist gedetermineerd te zijn. Daarna zijn het vooral D. Mac Gillavry en C. Willemse die aan de Nederlandse sprinkhanen werken. De laatstgenoemde mag met recht de grondlegger van het Nederlandse sprinkhaanonderzoek genoemd worden. Hij is niet alleen de eerste die op een systematische en kritische manier naamlijsten samenstelt, maar hij spant zich ook in om de sprinkhanen bij een breder publiek bekend te maken. In 1917 levert C. Willemse de eerste kritische lijst en geeft tevens een historisch overzicht over de ontwikkelingen tot dan toe. Hij laat een aantal soorten vervallen (*C. apricarius*, *C. discolor* en ook *C. biguttulus*) en voert nieuw op: *Tetrix kraussi* (waarschijnlijk onze *T. bipunctata*), *Chrysocbraon dispar*, *Stenobothrus stigmaticus* en *S. lineatus*. De volgende lijst volgt meer dan dertig jaar later (C. WILLEMSE 1939). Hierin worden al 36 soorten genoemd. Na de Tweede Wereldoorlog gebeurt er lange tijd weinig op het gebied

van de faunistiek. C. Willemse richt zijn aandacht meer en meer op Zuidoost-Azië en opvolgers staan niet in de rij. Er worden nog wel enkele nieuwe soorten voor de fauna gemeld (C. WILLEMSE 1940, F. WILLEMSE 1949, 1968). C. Willemse overlijdt in 1962 en in een volledig aan hem gewijde aflevering van het Jaarboek van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg verzorgt J. van Boven een 'In Memoriam' en zijn zoon F. Willemse een bibliografie (VAN BOVEN 1966, F. WILLEMSE 1966). In fig. 4 is het aantal voor de Nederlandse fauna gemelde soorten samengevat.

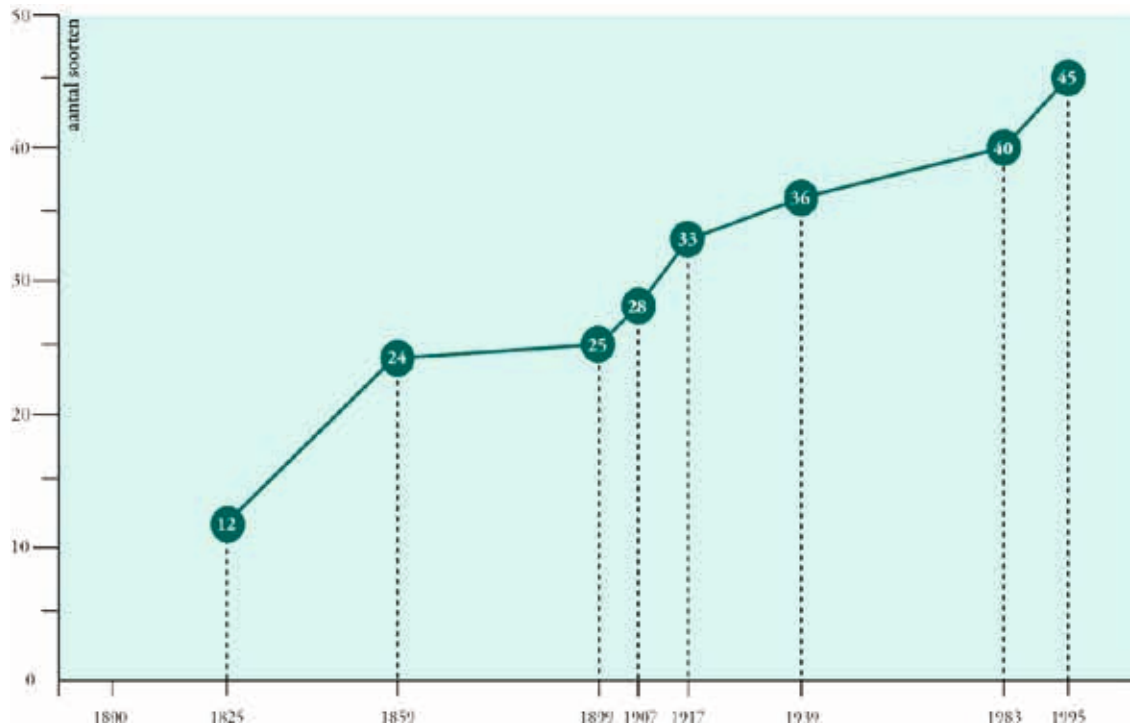
Terwijl na de oorlog de belangstelling voor beschrijvende vakken als systematiek en faunistiek afnam, groeide de belangstelling voor meer experimentele disciplines als oecologie en ethologie. Het ter gelegenheid van het 150-jarig bestaan van de Nederlandse Entomologische Vereniging verschenen boek 'Insekten Onderzoeken' geeft een goed overzicht van deze ontwikkelingen in Nederland (KOOMEN ET AL. 1995B). In deze periode verschenen de enige twee proefschriften met Nederlandse sprinkhanen als onderwerp. Perdeck (1957) leverde een belangrijke bijdrage aan de opheldering van de soorten binnen de *Chorthippus biguttulus*-groep. Hij toonde o.a. aan dat zang hybridisatie tussen soorten grotendeels kan voorkomen. In de recente literatuur over de rol van geluiden in de systematiek van sprinkhanen wordt nog steeds veelvuldig naar dit proefschrift verwezen. Lensink (1963) verrichtte een gedetailleerde studie naar de relatie tussen vegetatiestructuur en het voorkomen van veldsprinkhanen in de duinen van Voorne. De resultaten uit dit onderzoek zijn van groot belang geweest voor de denkbeelden over de oecologie en bescherming van sprinkhanen.

In het toegepast onderzoek aan treksprinkhanen en plagen speelde Nederland een bescheiden rol met twee proefschriften over fysiologische aspecten van de Europese treksprinkhaan en enkele projecten in het kader van de ontwikkelingssamenwerking (ZIE VAN HUIS 1995A).

In de jaren zestig ging G. Kruseman (conservator aan het Zoologisch Museum Amsterdam) zijn aandacht steeds

Figuur 4

Toename van het aantal voor de Nederlandse fauna gemelde soorten per naamlijst.



meer verleggen van de muggen (Chironomidae) en hommels naar de Nederlandse en Franse Orthoptera. Samen met M. Duijm, die aan de Rijksuniversiteit van Groningen onderzoek verrichtte aan soortcomplexen van zeldsprinkhanen (*Ephippiger*) in Zuid-Frankrijk (LANDMAN ET AL. 1989, DUIJM 1992), publiceerde hij in 1983 een boek over de sprinkhanen en krekels van de Benelux (DUIJM & KRUSEMAN 1983). Dit boek, met tabellen en verspreidingskaarten, zorgde samen met de Jeugdbondstabel (BEUKEBOOM 1986B) voor een stimulans aan het verspreidingsonderzoek. Kruseman overleed in 1992 (JEEKEL & DUFFELS 1993, WIERINGA 1993).

Aan het eind van de jaren tachtig begint een samenwerking tussen de Belgische en Nederlandse sprinkhaanonderzoekers. De Nederlanders zijn inmiddels verenigd in een werkgroep van de European Invertebrate Survey - Nederland (EIS-NL) met als werkgroepscoördinator eerst Leo Beukeboom, en na diens vertrek naar de Verenigde Staten, Jan Wieringa. Ieder jaar wordt een sprinkhanenweekend (aanvankelijk symposium genoemd) georganiseerd, met lezingen en excursies. Sinds 1988 wordt tweemaal per jaar Nieuwsbrief Saltabel uitgegeven, met artikelen, medede-

lingen en verslagen van excursies. Nummer 1 tot en met 5 werden uitgegeven door Hendrik Devriese, vanaf nummer 6 is EIS-Nederland de uitgever.

Naast het verspreidingsonderzoek vindt vanaf het begin van de jaren tachtig ook onderzoek naar de oecologie van veldsprinkhanen plaats op het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (nu: Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, IBNDLO). Het betreft fundamenteel onderzoek naar de relatie tussen de voortplantingscyclus en het microklimaat met als doel een bijdrage te leveren aan het beheer van grasland-oeco-systemen (VAN WINGERDEN ET AL. 1991B, VAN WINGERDEN & DIMMERS 1993).

Het taxonomisch onderzoek aan sprinkhanen werd na het overlijden van C. Willemse voortgezet door zijn zoon F. Willemse, die zich vooral op de fauna van Griekenland heeft gericht (WILLEMSE 1984, 1985A, B) en later door zijn kleinzoon L. Willemse. De al genoemde G. Kruseman verrichte o.a. in het kader van faunistisch onderzoek aan de Franse sprinkhanen ook taxonomisch onderzoek en beschreef enkele nieuwe soorten.