

HOOFDSTUK 4 LEVENSWIJZE

Hoe worden sprinkhanen geboren, hoe groeien ze, wat eten ze, door wie worden ze gegeten? Dit hoofdstuk gaat over deze vragen, die we kunnen samenvatten als vragen naar de biologie van sprinkhanen. Er is veel bekend over de biologie van de inheemse soorten, omdat de meeste soorten makkelijk in het veld te bestuderen te zijn en eenvoudig te houden zijn in het laboratorium. In tabel 1 wordt een aantal van de biologische kenmerken van de Nederlandse soorten samengevat. Eén van de best bestudeerde facetten, de zang, wordt in hoofdstuk 5 besproken. In hoofdstuk 6 (Oecologie) gaan we nader in op de relatie tussen de biologie en de leefomgeving van de soorten.

REPRODUKTIE

Balts en paring

De paring van sprinkhanen en krekels wordt voorafgegaan door gedrag dat dient om de partners bij elkaar te brengen. Bij de meeste insecten lokken de wijfjes de mannetjes met behulp van geurstoffen (sekslokstoffen of seksferomonen). Bij de meeste sprinkhanen en krekels lokken de mannetjes de wijfjes echter met geluid. Dit hebben ze gemeen met de meeste cicaden en sommige waterwantsen (zie verder hoofdstuk 5). Er zijn echter ook soorten die helemaal geen geluid maken (o.a. grottsprinkhanen, doornsprinkhanen, veel uitheemse veldsprinkhanen) waarbij aantrekking met feromonen een rol zou kunnen spelen. Feromonen zijn overigens nog maar bij weinig sprinkhanen aangetoond. Bij veel soorten spelen naast het geluid vooral visuele signalen een rol bij de aantrekking, en soms zijn er alleen maar visuele signalen. In zulke gevallen zijn de mannetjes vaak agressief en bespringen elk bewegend voorwerp in hun omgeving. Soortherkenning vindt dan pas plaats bij het eerste lijfelijke contact (WHITMAN 1990). Nadat de partners elkaar gevonden hebben en gedurende de balts de seksuele prikkeling hebben opgevoerd door visuele en akoestische signalen begint de eigenlijke paring. Bij de paring vindt er een nauwe verankering plaats van de mannelijke geslachtsorganen in de vrouwelijke organen. Deze organen zijn te beschouwen als de veranderde laatste segmenten van het achterlijf en hebben vaak een voor de soort zeer karakteristieke vorm. Het principe dat alleen de genitaliën van mannetjes en vrouwtjes van dezelfde soort bij elkaar passen wordt wel het ‘slot en sleutel’ principe genoemd. Dat precies passen is overigens minder strikt dan wel eens wordt gedacht.

Bij de paring van kortsprieten kruipt het mannetje op de rug van het vrouwtje en draait zijn achterlijfspunt van onder tegen haar geslachtsopening. De geslachtsopeningen van beide dieren worden verankerd door middel van haken aan het mannelijk geslachtsorgaan (aan de zgn. epiphallus en de cerci). Bij de paring van langsprieten heeft het vrouwtje meestal een actievende rol. Na de inleidende balts bestijgt het vrouwtje het mannetje. Bij krekels zit het vrouwtje simpelweg op het mannetje, maar bij sabelsprinkhanen hangt het mannetje vaak onder het achterlijf van het vrouwtje en wordt zo soms zelfs meegesleept gedurende de paring. Ook bij de langsprieten hebben de (soms

op ingewikkelde wijze aangepaste) cerci een belangrijke functie bij het verankeren van de geslachtsopeningen.

Het sperma wordt niet vrij naar de vrouwelijke voortplantingsorganen getransporteerd, maar evenals bij de meeste andere insecten als pakketje in een zogenaamde spermatofoor. Deze complexe, tijdelijke structuur bestaat bij kortsprieten uit een spermareservoir en een buis die via de aedeagus (een soort penis) door het hele spermathecakanaal van het vrouwtje loopt. De spermatofoor wordt slechts enkele minuten voor de paring gevormd door uitscheidingen van de mannelijke accessorische klieren. Als het mannetje en vrouwtje aan het eind van de copulatie uit elkaar gaan breekt de spermatofoorbuis (ALEXANDER & OTTE 1967, FARROW 1963, UVAROV 1966).

De spermatofoor van de langsprieten bestaat uit een ampul met sperma en een daar omheen liggende geleachtige massa (de spermatofylax). Deze spermatofoor wordt, in tegenstelling tot bij de kortsprieten, in zijn geheel overgedragen aan het vrouwtje. Bij sabelsprinkhanen is de spermatofylax vaak groot (zie tekening van *Tettigonia viridissima* op blz. 147), bij krekels meestal klein of afwezig (GWYNNE 1990). Nadat het mannetje de spermatofoor aan het achterlijf van het wijfje heeft bevestigd gaat het paar uit elkaar. Soms blijft het mannetje nog enige tijd op het vrouwtje zitten om het risico te verkleinen dat de sperma-ampul vroegtijdig verwijderd wordt of dat het vrouwtje paart met een ander mannetje. Van krekels, onder andere de veldkrekkel, is bekend dat na het uit elkaar gaan het mannetje het vrouwtje om die redenen enige tijd bewaakt. Bij de sabelsprinkhanen begint het vrouwtje na de paring van de spermatofylax te eten, terwijl het sperma vanuit de sperma-ampul naar de spermatheca van het vrouwtje migreert. Dit binnen de dierenwereld unieke verschijnsel is nog het best te vergelijken met de overdracht van een bruidsgeschenk, zoals dat o.a. voorkomt bij bidsprinkhanen, schorpioenvliegen en sommige spinnen. *Osmylus fulvicephalus*, een gaasvlieg, is de enige andere insectesoort waarvan spermatofoor-consumptie door het vrouwtje bekend is (WITHYCOMBE 1922).

Na de paring wordt het sperma in de spermatheca bewaard. De bevruchting vindt pas vlak voor de eileg plaats.

Functie van de spermatofylax

Omdat de spermatofylax zo uniek en makkelijk te kwantificeren is, krijgt deze tegenwoordig veel aandacht van evolutiebiologen. Gwynne (1990) maakt aannemelijk dat de spermatofylax zich oorspronkelijk heeft ontwikkeld om te voorkomen dat het vrouwtje de sperma-ampul vroegtijdig consumeert of verwijdert. De functie is in de loop van de tijd veranderd en aangetoond is dat de nakomelingen profiteren van de nutriënten uit de spermatofylax. Het blijft echter onduidelijk wat het oorspronkelijke voordeel was van een uitwendige spermatofoor boven een inwendige. Een interessant fenomeen dat gerelateerd is aan de spermatofylax-consumptie is de rolwisseling in het seksueel gedrag. Bij de meeste dieren concurreren mannetjes onderling om paringen met vrouwtjes. Dit hangt samen

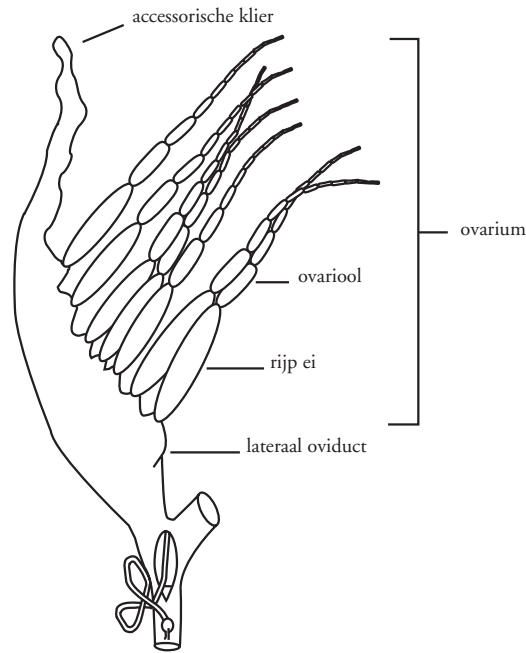
Tabel 1
Biologische karakteristieken van de Nederlandse sprinkhanen en krekels.

	substraat eiafzet	eiafzet	nymfale stadia	ontwikkeling (jaar)	overwintering als	voedsel
sabelsprinkhanen						
<i>Phaneroptera falcata</i>	blad	los	6	I	ei	plant
<i>Leptophyes punctatissima</i>	schors	los	6	I(-2)	ei	plant
<i>Meconema thalassinum</i>	schors	los	5	(I-2)	ei	dier
<i>Meconema meridionale</i>	schors	los	5	(I-2)?	ei	dier
<i>Conocephalus dorsalis</i>	stengel	los	5	I	ei	plant/dier
<i>Conocephalus discolor</i>	stengel	los	5	I	ei	plant/dier
<i>Tettigonia viridissima</i>	in bodem	los	7(6-9)	2-7	ei	plant/dier
<i>Tettigonia cantans</i>	in bodem	los	6	2-7	ei	plant/dier
<i>Decticus verrucivorus</i>	in bodem	los	6-7	2-7	ei	plant/dier
<i>Gampsocleis glabra</i>	in bodem	los	7	2-?	ei	plant/dier
<i>Platycleis albopunctata</i>	stengel	los	7	I	ei	plant/dier
<i>Metrioptera brachyptera</i>	stengel/in bodem	los	6	2-3	ei	plant/dier
<i>Metrioptera roeselii</i>	stengel	los	7	I-2	ei	plant
<i>Pholidoptera griseoptera</i>	dode plant	los	7	2	ei	plant/dier
<i>Ephippiger ephippiger</i>	in bodem e.a.	los	5-6	2-3	ei	plant/dier
krekels						
<i>Gryllus campestris</i>	in bodem	los/cluster	10-11(12)	I	nymf	plant/dier
<i>Acheta domesticus</i>	in bodem e.a.	los/cluster	11(7-13)	0,3-0,8	alle stadia	detritus
<i>Nemobius sylvestris</i>	in bodem	los/cluster	8-9	2	ei+nymf(imago)	detritus/plant/dier
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	in bodem	nest	10	2	nymf(imago)	plant/dier
grotsprinkhanen						
<i>Tachycines asynamoros</i>	in bodem (bloem?)	los/cluster	11	I	alle stadia	plant/dier
doornsprinkhanen						
<i>Tetrix subulata</i>	in bodem	cluster	5-6	I(2)	nymf(nymf+imago)	plant/detritus
<i>Tetrix ceperoi</i>	in bodem	cluster	5-6	I(2)	nymf(nymf+imago)	plant/detritus
<i>Tetrix undulata</i>	in bodem	cluster	5-6	I(2)	nymf(nymf+imago)	plant/detritus
<i>Tetrix bipunctata</i>	in bodem	cluster	5	I(2)	nymf(nymf+imago)	plant/detritus
<i>Tetrix tenuicornis</i>	in bodem	cluster	5?	I	nymf/imago	plant/detritus
veldsprinkhanen						
<i>Psophus stridulus</i>	in bodem	pakket	4	I	ei	plant
<i>Locusta migratoria</i>	in bodem	pakket	5	I	ei	plant
<i>Oedipoda caerulea</i>	in bodem	pakket	5-6	I	ei	plant
<i>Stethophyma grossum</i>	in/op bodem	pakket	4(-5)	I	ei	plant
<i>Chrysocraon dispar</i>	afgebr. stengel	pakket	4?	I	ei	plant
<i>Stenobothrus lineatus</i>	in/op bodem	pakket	4	I	ei	plant
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	in/op bodem	pakket	4?	I	ei	plant
<i>Omocestus viridulus</i>	op bodem	pakket	4	I	ei	plant
<i>Omocestus rufipes</i>	in bodem	pakket	4	I	ei	plant
<i>Chorthippus apricarius</i>	in bodem?	pakket	4?	I	ei	plant
<i>Chorthippus vagans</i>	in bodem	pakket	4	I	ei	plant
<i>Chorthippus brunneus</i>	in bodem	pakket	4(5)	I	ei	plant
<i>Chorthippus biguttulus</i>	in (/op?) bodem	pakket	4?	I	ei	plant
<i>Chorthippus mollis</i>	in bodem	pakket	4?	I	ei	plant
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	op bodem	pakket	4(-5)	I	ei	plant
<i>Chorthippus dorsatus</i>	op bodem	pakket	4?	I	ei	plant
<i>Chorthippus parallelus</i>	in bodem	pakket	4(-5?)	I	ei	plant
<i>Chorthippus montanus</i>	in/op bodem	pakket	4	I	ei	plant
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	in bodem	pakket	4	I	ei	plant
<i>Gomphocerippus rufus</i>	in bodem	pakket	4	I	ei	plant

met de ongelijke mate waarin beide ouders in de nakomelingen investeren. Vrouwtjes nemen normaal gesproken meer risico en steken meer energie in de nakomelingen. Ze hebben meer te verliezen bij voortplantingspogingen en zijn daarom kritischer in hun partnerkeuze dan de mannetjes. Anders gezegd: selectie werkt tegen minder kritische vrouwtjes omdat hun eieren vaker door kwalitatief mindere mannetjes bevrucht worden. De nakomelingen hebben een lagere 'fitness' en daardoor een lagere kans op voortplanting zodat de genen van het vrouwtje minder vertegenwoordigd zijn in volgende generaties. Mannetjes van sabelsprinkhanen leveren door de overdracht van de spermatofoor echter wel een relatief grote bijdrage aan het nageslacht. Zo weegt de spermatofoor bij de Noordamerikaanse sabelsprinkhaan *Anabrus simplex* een kwart van het lichaamsgewicht. Bij deze soort is aangetoond dat niet het vrouwtje maar het mannetje de kieskeurige sekse is. De vrouwtjes concurreren onderling om de mannetjes, die eerder grote dan kleine vrouwtjes kiezen (GWYNNE 1981). Deze rolwisseling kan ook binnen de soort optreden. Gwynne & Simmons (1990) toonden bij een Australische sabelsprinkhaan aan dat de sekse-rol mede bepaald wordt door het voedselaanbod. Bij een groot voedselaanbod concurreerden mannetjes om vrouwtjes en bij voedselschaarste was het andersom. De extra nutriënten uit de spermatofoor gaven in het laatste geval de doorslag.

Eileg ★

De eieren van langsprietten worden los of in losse clusters afgezet in allerlei substraten. Soorten met een lange, rechte legboor leggen de eieren vaak in de grond, terwijl soorten met een korte, kromme legboor deze meestal in planten afzetten (tabel 1). Doornsprinkhanen leggen groepen van 10 tot 20 losjes samengekitte eieren in de grond (MARSHALL & HAES 1988). De eieren van veldsprinkhanen worden gelegd in een aantal bij elkaar, in min of meer vaste pakketten. Tijdens het leggen van de eieren kan het achterlijf sterk verlengd worden, doordat de membranen tussen de segmenten van het achterlijf flexibel zijn (zie tekening van *Omocestus rufipes*, blz. 255). Het aantal eieren per pakket wordt bepaald door het totaal aantal ovarioolen (eizakjes) van het vrouwtje (verdeeld over twee ovaria (= eierstokken)) (fig. 1). Elk ovariool levert één ei per pakket, waardoor het aantal eieren per pakket in principe gelijk is aan het totaal aantal ovarioolen. In de praktijk is het aantal eieren per pakket echter meestal wat lager. Veldsprinkhanen van de subfamilie Gomphocerinae bezitten meestal 4+4 of 5+5 ovarioolen, soorten van de subfamilie Acridinae (= Oedipodinae) vaak meer. Zo heeft *Oedipoda caerulea* er bijvoorbeeld 10+10 (WALOFF 1954). Tijdens het leggen van de eieren scheidt het vrouwtje een schuimige massa over de eieren af, die later uithardt tot een sponsachtige massa. De buitenwand van het zo ontstane pakket wordt gevormd door de verharde secretie, een laag bodemdeeltjes of plantaardig materiaal. Eipakketten die bovengronds worden gelegd zijn vaak zachter en flexibeler dan degene die in de bodem worden gelegd. De eieren bevinden zich meestal onder in het pakket en zijn op een voor de soort specifieke manier gerangschikt (fig. 2). Binnen het pakket blijft de secretie zacht en vormt lamellen tussen de eieren en vaak ook een beschermende



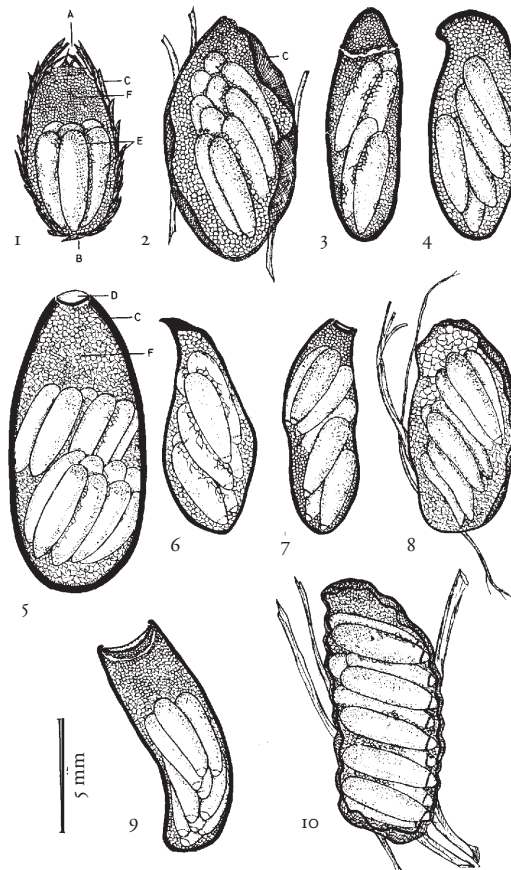
Figuur 1

Ovarium van een veldsprinkhaan; elke ovariool levert één ei voor het pakket. Elk vrouwtje bezit een dubbel ovarium. Deze soort zal dus circa 14 eieren per pakket bezitten (NAAR BROWN 1983).

laag boven de eieren. De top van het pakket, waar later de nymfen uitkomen, is vaak voorzien van een deksel. Waloff (1950) geeft een sleutel waarmee de eipakketten van tien Britse veldsprinkhanen op naam gebracht kunnen worden.

De pakketten van veldsprinkhanen worden afgezet in de bodem of net boven het bodemoppervlak in of tussen plantenmateriaal. De gouden sprinkhaan (*Chrysocraon dispar*) zet echter het eipakket meestal af in afgebroken stengels

★ plaat 2: 5, 6, plaat 3:1



Figuur 2

Eipakketten van Westeuropese veldsprinkhanen. Het aantal eieren en de rangschikking in het pakket zijn per soort verschillend (NAAR WALOFF 1950).

A=top, B=basis, C=wand, D=deksel, E=eieren, F=sponsachtige massa.

- 1 *Stenobothrus lineatus*
- 2 *Omocestus viridulus*
- 3 *O. rufipes*
- 4 *Myrmeleotettix maculatus*
- 5 *Chorthippus brunneus*
- 6 *C. parallelus*
- 7 *C. vagans*
- 8 *C. albomarginatus*
- 9 *Gomphocerippus rufus*
- 10 *Stethophyma grossum*

van bijvoorbeeld braam of riet (zie tekening op blz. 239). Ook de kleine goudsprinkhaan (*Euthystira brachyptera*) zet het eipakket bovengronds af. Het vrouwtje plaatst de eieren tussen samengevouwen bladeren van bijvoorbeeld grassen. Er bestaat een relatie tussen de oecologische eisen van veldsprinkhanen en de bouw en afzetplaats van de eipakketten (ZIMIN 1938). Hoe droger de biotoop van de soort, hoe dieper in de grond de eieren worden afgezet. Soorten van droge terreinen hebben bovendien speciale voorzieningen om de verdamping te beperken, zoals grote sponskussens bovenin het pakket. De Nederlandse soorten leggen de eieren bovengronds of in de bovenste bodemlagen, nooit diep in de grond, zoals de aan droogte aangepaste Zuid Europese soorten dat doen.

Embryonale ontwikkeling

De ontwikkeling van het bevruchte ei verloopt via een aantal fases. De ontwikkeling van de lichaamssegmentering en de extremiteiten is bij sabelsprinkhanen grotendeels door de min of meer doorzichtige eischaal te volgen. Het embryo voedt zich met de dooier binnen het ei, maar water en zuurstof worden via de hiervoor speciaal gestructureerde eischaal opgenomen (HARTLEY 1964). Tijdens de embryonale ontwikkeling kunnen één of meer obligate (= verplichte) of facultatieve diapauzes voorkomen. Een scherpe omlijning van het begrip diapauze is moeilijk te geven, maar hier wordt daaronder verstaan: rustpauze om ongunstige omstandigheden te overleven, die meestal na een gefixeerde periode afloopt, ook als de omstandigheden al eerder gunstig zijn. In gematigde gebieden betreft dit meestal de winter, in warmere streken wordt de droge periode op deze manier overbrugd. Bij West Europese veldsprinkhanen valt de diapauze meestal halverwege de embryonale ontwikkeling. Bij sabelsprinkhanen zijn er twee diapauze-momenten: een eerste diapauze aan het begin van de embryogenese en een laatste diapauze in het volgroeide embryo. Bij soorten met een eenjarige ontwikkeling komt alleen de laatste diapauze voor, terwijl soorten met een twee- of meerjarige ontwikkeling ook de eerste diapauze doormaken. Het is ook mogelijk dat het optreden van de eerste diapauze afhangt van abiotische omstandigheden zoals de daglengte. Deze soorten hebben dan een één- of tweejarige ontwikkeling. Bij soorten als de grote groene sabelsprinkhaan (*Tettigonia viridissima*) en wrattenbijter (*Decticus verrucivorus*) kan de eerste diapauze tot 8 jaar duren (HARTLEY & WARNE 1972, INGRISCH 1984B, 1986A, B, C). (VERDERE LITERATUUR: CHAPMAN & WHITHAM 1968, INGRISCH 1984A, UVAROV 1966).

Nymfale ontwikkeling ★

Orthoptera behoren tot de insecten met een onvolledige gedaanteverwisseling. De jongen lijken al sterk op de volwassen dieren en worden meestal nymfen genoemd. Bij elke vervelling groeien de vleugels een stukje en ontwikkelen de geslachtsorganen zich, maar deze zijn pas functioneel bij de volwassen dieren (bij insecten imago's genoemd). Omdat de vleugels zich buiten het lichaam ontwikkelen worden insecten met een onvolledige gedaanteverwisseling ook wel exopterygote insecten genoemd, terwijl endopterygote insecten een volledige gedaanteverwisseling hebben. Andere exopterygote insectengroepen zijn o.a. wantsen,

bladluizen en libellen. Bij insecten met een volledige gedaanteverwisseling is er sprake van een groot verschil tussen de jonge (larvale) stadia en de imago's en is er bovendien sprake van een popstadium, waarin de metamorfose van larve naar imago plaatsvindt. Hiertoe behoren o.a. de soortenrijke insectenorden kevers, wespen en bijen, vlinders en vliegen en muggen.

Het sprinkhaannymfje dat uit het ei komt wordt eerst nog omhuld door een embryonaal vlies. Deze zogenaamde vermiforme (wormvormige) larve maakt kronkelende bewegingen om zich van het huidje te ontdoen. Bij soorten die de eieren in de grond afzetten is het ook de vermiforme larve die zich naar boven wringt en het huidje pas aan het bodemoppervlak kwijtraakt. Daarna verschijnt pas de nymf van het eerste stadium. Het aantal nymfale stadia is per soort verschillend (zie tabel 1). West Europese veldsprinkhanen hebben meestal 4 stadia, doornsprinkhanen 5, sabelsprinkhanen 5 of 6 en krekels ongeveer 10. Tussen de stadia maakt de nymf telkens een vervelling door, groeit daarna snel en is gedurende korte tijd extra kwetsbaar door de zachte cuticula.

Voortplantingscycli

De inheemse sprinkhanen vertonen een grote variatie aan voortplantingscycli, waarbij de variatie in eiontwikkeling de belangrijkste factor is (fig. 3, tabel 1). Van de meeste soorten is de ontwikkeling goed bekend, maar over de cyclus van doornsprinkhanen bestaat op bepaalde punten nog onduidelijkheid.

De verschillende voortplantingscycli kunnen in een achttal groepen worden ingedeeld. Bij groep 1 tot en met 5 ontbreekt de ei-diapauze en overwinteren alleen de nymfen of de imago's. Een ei-diapauze is wel aanwezig bij groep 6 tot en met 8 en hier duurt de totale ontwikkeling meestal ook langer. In figuur 3 wordt schematisch weergegeven in welke tijd van het jaar de verschillende ontwikkelingsstadia (ei, nymf, imago) aanwezig zijn. Hierbij is geen rekening gehouden met mortaliteit. De afname van de aantallen eieren is hierdoor steeds gekoppeld aan een toename van de aantallen nymfen. Evenzo nemen logischerwijze de imago's in aantal toe met de afname van het aantal nymfen.

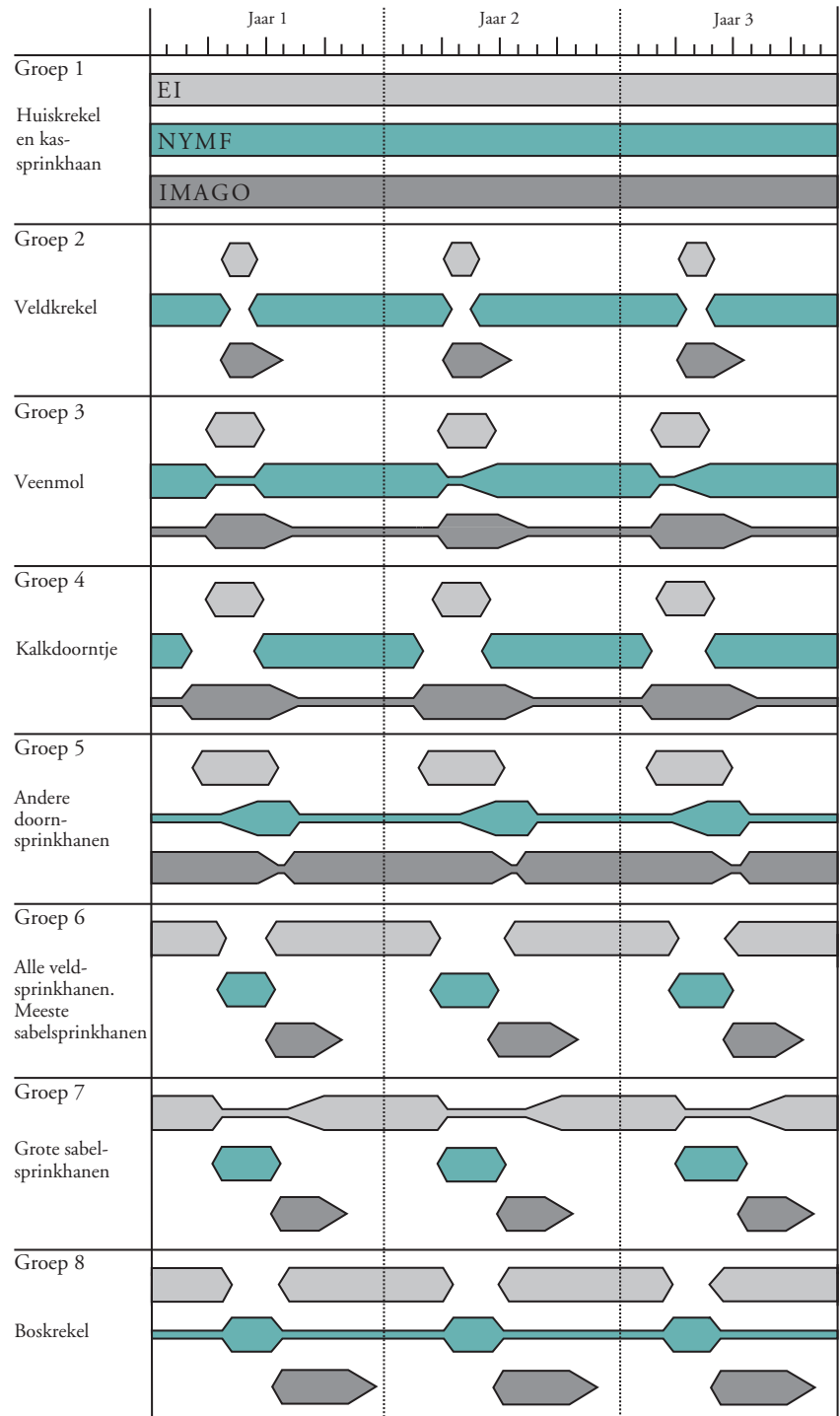
- 1 De huiskrekel en kassprinkhaan wijken af van de andere inheemse Orthoptera doordat er geen sprake is van een gefixeerde voortplantingsperiode. Hierdoor zijn het hele jaar alle ontwikkelingsstadia te vinden en zijn meer generaties per jaar mogelijk. Dit volgt logisch uit de tropische oorsprong van deze soorten.
- 2 Ook bij de veldkrekel ontbreekt een ei-diapauze. Enkele weken na de eileg in mei komen de nymfjes uit. De imago's sterven binnen enkele weken na de reproductieve fase. Dat jaar ontwikkelen de nymfjes zich tot het één-na-laatste nymfale stadium en overwinteren. In het voorjaar vervellen ze nog twee maal en reproductie vindt weer plaats in mei. Incidenteel ontwikkelen de nymfen zich nog voor de winter tot imago (REMMERT 1980).
- 3 De cyclus van de veenmol lijkt op die van de veldkrekel. Ook hier ontbreekt de ei-diapauze, maar bij deze soort is er sprake van een tweejarige cyclus. De nymfen overwinteren tweemaal. Bovendien kunnen de volwassen dieren ook nog een keer overwinteren.

- 4 Het kalkdoortje (*Tetrix tenuicornis*) doorloopt waarschijnlijk een eenjarige ontwikkeling waarbij een deel van de nymfen zich in de loop van hetzelfde seizoen tot imago ontwikkelt en de rest in het volgende vroege voorjaar. Beide groepen nemen in het voorjaar deel aan de voortplanting. In het najaar vindt geen voortplanting plaats (PORAS 1979). Onderzoek zou dit voor ons land moeten bevestigen, aangezien er in het najaar wel imago's worden gevonden, maar in het vroege voorjaar tot nu toe alleen grote nymfen.
- 5 De cyclus van de overige doornsprinkhanen (*Tetrix undulata*, *T. bipunctata*, *T. subulata* en *T. ceperoi*) is één- of tweejarig. Uit de eieren die vroeg in het jaar zijn gelegd komen nymfen die eenmaal overwinteren en zich het volgende voorjaar voortplanten. De nymfen die uit later gelegde eieren komen, overwinteren eenmaal als nymf en ontwikkelen zich in de loop van het jaar daarna tot imago. Deze dieren planten zich dat jaar echter niet voort maar overwinteren eerst nog een keer. Voortplanting vindt alleen in het voorjaar plaats (PORAS 1979, H. DE-VRIESE MOND. MED.).
- 6 Alle veldsprinkhanen en verschillende sabelsprinkhanen (*Phaneroptera falcata*, *Conocephalus dorsalis*, *C. discolor* en *Platycleis albopunctata*) hebben een eenvoudige eenjarige cyclus. De eieren worden afgezet in de zomer, en overwinteren eenmaal. Bij de sabelsprinkhanen ontbreekt de eerste ei-diapauze. De nymfen komen in mei uit en ontwikkelen zich binnen enkele weken tot volwassen dieren, waarna de voortplanting weer begint. In een korte periode van mei tot begin juli zijn geen eieren aanwezig. Bruckhaus (1992) vond dat *Chorthippus brunneus* zich incidenteel zonder eidiapauze kan ontwikkelen. De eieren van *C. brunneus*, *C. parallelus* en *C. biguttulus* bleken soms ook twee maal te overwinteren. Lensink (1963) vond aanwijzingen voor het voorkomen van twee generaties per jaar bij *Myrmeleotettix maculatus*.
- 7 Tot deze groep behoren de overige sabelsprinkhanen. De cyclus komt overeen met die van groep zes, alleen overwinteren de eieren niet eenmaal maar enkele malen. Dit wordt veroorzaakt door het voorkomen van zowel een eerste als een laatste diapauze. Hierdoor zijn het hele jaar door eieren aanwezig. Bij *Metrioptera roeselii* en *Leptophyes punctatissima* zijn zowel een één- als een tweejarige ontwikkeling mogelijk, afhankelijk van temperatuur, vocht of daglengte (INGRISCH 1984A). *M. thalassinum* heeft normaal een tweejarige ontwikkeling, maar incidenteel komen individuen al na één overwintering uit het ei. Bij soorten als *Tettigonia viridissima* en *Decticus verrucivorus* blijkt de eerste diapauze sterk verlengd te kunnen worden en dan komen de eieren soms pas na acht winters uit (INGRISCH 1984A, 1986A, B, C).
- 8 De boskrekel heeft een tweejarige ontwikkeling, waarbij de eieren in de zomer worden afgezet en vervolgens overwinteren. De nymfen komen het jaar daarna uit, overwinteren nog eenmaal en vervellen tot imago. Voortplanting vindt plaats in de zomer van het tweede jaar. De geschetste tweejarige cyclus, met een overwintering als ei en een overwintering als nymf, houdt in dat op één plek steeds twee deelpopulaties voorkomen, waarvan de imago's per jaar alterneren. Genetische uit-

wisseling zou kunnen plaatsvinden door incidenteel overwinterende imago's, maar de eieren van overwinterende vrouwtjes blijken niet levensvatbaar te zijn. Mogelijk dat overwinterende mannetjes wel aan genetische uitwisseling kunnen bijdragen. Een andere mogelijkheid is dat onder gunstige omstandigheden de nymfen zich in het seizoen dat ze uitkomen tot imago ontwikkelen. In Midden- en Zuid-Europa blijkt de soort inderdaad een eenjarige cyclus te kunnen hebben, zonder ei-diapauze. De geografische variatie in de levenscyclus blijkt deels genetisch bepaald te zijn. In het noorden van het areaal heeft de soort een lange obligate ei-diapauze,

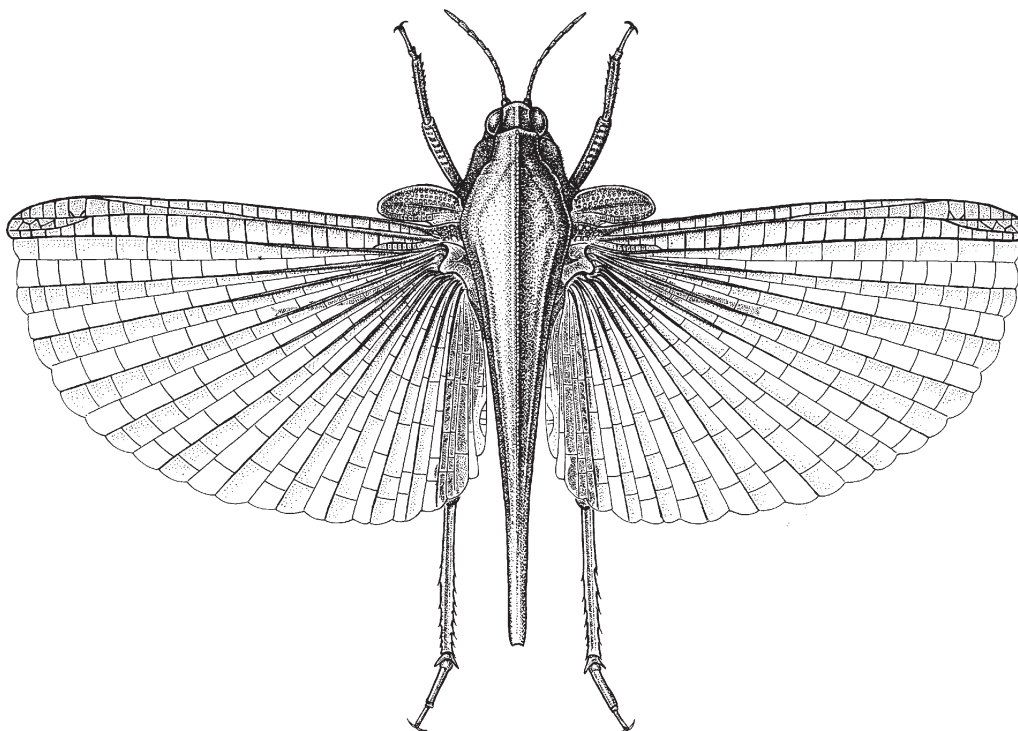
Figuur 3

Voortplantingscycli van sprinkhanen en krekels. Van alle acht in de tekst besproken strategieën worden van drie opeenvolgende jaren de perioden aangegeven waarin eieren, nymfen en imago's aanwezig zijn.



Figuur 4

Vrouwte van het Zeggedoorntje, *Tetrix subulata*, met uitgespreide vleugels. Deze soort blijkt veel beter te kunnen vliegen dan tot voor kort gedacht werd.



terwijl deze in het midden van het areaal korter is en voor een deel van de eieren facultatief. Op grotere hoogten in Frankrijk, waar de omstandigheden meer lijken op die in het noorden van het areaal, blijkt de ei-diapauze obligaat te zijn (BROWN 1978, CHOPARD 1951, KUNZE ET AL. 1994, RÖBER 1949).

Parthenogenese

Parthenogenese, of ongeslachtelijke voortplanting, is een normaal verschijnsel bij de aan de sprinkhanen verwante wandelende takken (Phasmatodea), evenals bij veel andere insekten groepen (bladluizen, wespen, mieren en bijen, cicaden). Ook *Saga pedo* (een Zuid Europese sabelsprinkhaan) is parthenogenetisch en bij veel andere sprinkhaansoorten komen incidenteel onbevuchte eieren uit. De treksprinkhaan *Schistocerca gregaria* kon zelfs gedurende enkele generaties parthenogenetisch gekweekt worden. Bij de Nederlandse soorten is parthenogenese alleen incidenteel waargenomen bij *Tetrix undulata*, *Chorthippus apricarius* en *Gomphocerippus rufus* (GUSEVA ET AL. 1989, PORAS 1979, SCHÄLLER & KÖHLER 1981, UVAROV 1966).

VOORTBEWEGING

Bij sprinkhanen komt vrijwel het gehele scala aan voortbewegingsmogelijkheden voor, soms zelfs bij één en dezelfde soort. *Tetrix subulata* is bijvoorbeeld in staat om te springen, lopen, vliegen, zwemmen en zelfs duiken. De veenmol kan ook goed lopen, vliegen en zwemmen, maar niet springen. Daarentegen kan de soort weer wel graven. De meeste soorten zijn wat beperkter in hun mobiliteit.

Springen en lopen

Springen is de meest karakteristieke en bekende manier van voortbewegen van sprinkhanen en krekels. De achterdijen

zijn hiertoe sterk verbreed, vooral bij de op de grond levende soorten, zoals de meeste veldsprinkhanen en doornsprinkhanen.

De lichaamsbouw kan ook nog op andere manieren aan de wijze van voortbewegen zijn aangepast. Krekels en grot-sprinkhanen die in een omgeving leven waar ze zowel voor- als achteruit moeten bewegen, hebben lange, sterk ontwikkelde cerci aan het achterlijfsuiteinde. Deze fungeren als tastorganen bij het achteruit lopen, zoals de antennen dat doen bij het vooruit lopen. Bij de sabelsprinkhanen, die voornamelijk vooruit lopen, zijn de cerci kort en stomp. Ze hebben bij deze groep een functie bij het vasthouden van het vrouwtje tijdens de copulatie.

Zwemmen

Sprinkhanen begeven zich meestal alleen onder uitzonderlijke omstandigheden te water (bijvoorbeeld om predatoren te ontvluchten). Sommige doornsprinkhanen blijken echter goed te kunnen zwemmen. Tropische soorten hebben soms verbrede achterscholen die als peddels gebruikt kunnen worden. Ze kunnen net als waterkevers een luchtbel onder het halsschild mee onder water nemen, om zuurstof uit op te nemen, zodat ze enige tijd onder water kunnen blijven (MARSHALL & HAES 1988, RAGGE 1965, C. WILLEMSE 1941).

Vliegen ★

Onder de sprinkhanen en krekels bevinden zich veel goede vliegers, hoewel er ook veel soorten met gereduceerde vleugels voorkomen. In subtropische droge gebieden, zoals de Noordafrikaanse woestijn en Sahel, worden door sommige soorten enorme afstanden afgelegd om voedselbronnen te bereiken of nieuwe leefgebieden te koloniseren. Zo vloog de treksprinkhaan *Schistocerca gregaria* in 1988 van Afrika tot het Caraïbisch gebied. Ook de zuidelijke veldkrekkel, *Gryllus*

★ plaat 3:2

bimaculatus, is tot lange en massale vluchten in staat. Aan het eind van 1969 vermeerdeerde de soort zich massaal in westelijk Senegal, waarna een groot aantal dieren in zwermen migreerde. Er kwamen meldingen van duizenden exemplaren die op twaalf verschillende schepen voor de kust van West-Afrika geland waren. Ook werden grote zwermen vliegend boven zee waargenomen. Een groot aantal dieren landde zelfs op een schip dat 933 kilometer uit de kust lag. Deze waarnemingen doen vermoeden dat *G. bimaculatus* ook vliegend Madeira, de Canarische Eilanden en de Kaap-Verdische eilanden gekoloniseerd heeft. In de collectie van het museum te Leiden zijn individuen van een Afrikaanse *Tetrix*-soort aanwezig die gevangen zijn op een lichtschip voor de Afrikaanse kust.

De meeste Nederlandse soorten zijn echter slechte vliegers, hoewel dat denkbeeld voor sommige soorten recent bijgesteld moest worden. Zo dacht men lang dat zelfs de macroptere vorm van de krasser (*Chorthippus parallelus*) niet kon vliegen. Tegenwoordig is bekend dat deze hiertoe wel degelijk in staat is. Ook inheemse doornsprinkhanen blijken beter te kunnen vliegen dan tot voor kort gedacht werd (fig. 4). Waarschijnlijk speelt het optreden van langvleugeligheid of macropterie van normaal kortvleugelige soorten zelfs een belangrijke rol in de kolonisatie van nieuwe gebieden (hoofdstuk 6). Onder invloed van hoge populatiedichtheden ontstaan bij sommige soorten relatief veel macroptere individuen of extra-langvleugelige dieren, die ook meer geneigd zijn om op te vliegen. Dit is o.a. aangetoond bij *Chorthippus parallelus* en *Conocephalus discolor*. In extreme vorm kan dit leiden tot het ontstaan van het hierna besproken trekgedrag (ANDO & HARTLEY 1982, GROENENDIJK 1993B, KLEUKERS 1993, OTTE 1986, RAGGE 1972).

Trekgedrag

Treksprinkhanen zijn vanwege hun vraatzucht de bekendste vertegenwoordigers onder de sprinkhanen en krekels en de meest beruchte insecten. Omdat de mechanismen achter de zwermvorming biologisch zo interessant zijn, gaan we hier kort op deze dieren in.

Treksprinkhanen ('locusts' in het Engels) voldoen aan het volgende profiel: er treden, afhankelijk van de populatiedichtheid in de jonge nymfestadia, twee vormen ('fasen') op die verschillen in uiterlijk, fysiologie en gedrag. Indien de nymfen in een lage dichtheid voorkomen, ontwikkelt zich de zogenaamde solitaire fase. De individuen daarvan leven net als andere sprinkhanen en trekken niet. Als onder gunstige omstandigheden (vaak langdurige regenval) de dichtheid van de nymfen echter extreem hoog wordt en de dieren dicht opeen gepakt zitten, ontwikkelen ze zich tot de gregaire vorm. Onderzoek heeft aangetoond dat zowel het aantal aanrakingen van de dieren (fysieke stress) als ook geurstoffen (feromonen) hierbij een belangrijke rol spelen. De gregaire dieren verschillen van de solitaire in kleur en vorm, maar vooral ook in gedrag. Gregaire individuen blijken elkaar namelijk sterk op te zoeken en gezamenlijk op te trekken. Dit wordt gregarisatie genoemd en kan al in het nymfale stadium optreden; dan ontstaan de zogenaamde 'hopperbands'. Dit zijn enorme groepen nymfen die grote oppervlakten van vegetatie kunnen ontdoen. Ook de vol-

wassen dieren zijn sterk sociaal ingesteld, waardoor de treksprinkhaanzwermen ontstaan. Een zwerm kan verschillende tientallen km² groot zijn, met dichtheden tot 150 miljoen individuen per km².

Sinds 1860 hebben er zeven grote plagen van treksprinkhanen plaatsgevonden, de laatste aan het eind van de jaren tachtig. Het betrof een groot aantal soorten: *Oedaleus senegalensis* (in West-Afrika), *Locustana pardalina* (in zuidelijk Afrika), *Nomadacris septemfasciata* (in Oost-Afrika), *Locusta migratoria migratoroides* (in West- en Oost-Afrika) en *Schistocerca gregaria* (in het Midden-Oosten en de Sahel) (VAN HUIS 1992, 1995B). Zwermen *Schistocerca* wisten in 1988 vanuit West-Afrika zelfs het Caraïbisch gebied te bereiken. Specialisten hadden zo'n vlucht van 5000 kilometer niet voor mogelijk gehouden.

In totaal zijn wereldwijd nu enkele tientallen soorten bekend die tot de treksprinkhanen gerekend worden. Op het totaal van enkele duizenden soorten Acrididae is dit een zeer gering aandeel. Treksprinkhanen behoren niet tot een taxonomisch afgegrensde groep, maar zijn bekend uit diverse onderfamilies binnen de Acrididae. Hoewel het verschil tussen treksprinkhanen en andere veldsprinkhanen duidelijk lijkt, kunnen waarschijnlijk nog veel andere soorten zich tot treksprinkhanen ontwikkelen, indien de omstandigheden hiertoe de mogelijkheid bieden.

Hoewel al vele miljarden guldens geïnvesteerd zijn in het onderzoek naar bestrijding van treksprinkhanen zijn de resultaten nog maar matig. De laatste plaag in Afrika werd pas een halt toegeroepen toen in 1989 harde wind de sprinkhanen de Atlantische Oceaan opdreef. Ondanks geavanceerde technieken als radar slaagt men er niet in om broedgebieden tijdig te herkennen en preventief te werk te kunnen gaan. Als de plagen eenmaal ontstaan zijn blijken ze zeer moeilijk te bestrijden.

Ook in Europa kwamen in het verleden regelmatig sprinkhaanplagen voor, en afsplitsingen van zwermen van *Locusta migratoria migratoria* bereikten ook regelmatig Nederland. Plaatselijk kon de soort zich zelfs enkele jaren handhaven (zie blz. 227). In de vijftiger jaren werden in Europa de problemen met *Locusta* gereduceerd door het ontginnen van de broedgebieden (vooral aan de Zwarte Zee) en het massaal gebruik van insecticiden. Tegenwoordig treden in Hongarije en Albanië opnieuw problemen op met treksprinkhanen. Door het achterwege blijven van chemische bestrijding, het braakleggen van landbouwgrond en mogelijk ook klimatologische veranderingen blijkt o.a. *Docostaurus maroccanus* zich hier tot plaagdichtheden te kunnen ontwikkelen. Of een verdere opwarming van het klimaat opnieuw aanleiding zal geven tot omvangrijke sprinkhaanplagen in Europa zal de toekomst ons leren (VAN HUIS 1992, 1995B, NAGY 1990, 1994, WALOFF 1940, WEIDNER 1953B, 1986).

VOEDSEL ★

Sprinkhanen zijn over het algemeen niet erg kieskeurig in hun voedselkeuze. Voedsel is dan ook meestal geen belangrijke beperkende factor in de oecologie van de Europese soorten (hoofdstuk 6). Anderzijds is de invloed van Orthoptera op ecosystemen vaak wel groot. Veldsprink-

★ plaat 3:3

hanen die in hoge dichtheden voorkomen consumeren soms aanzienlijke hoeveelheden gras en hebben dan een grote invloed op de vegetatie-ontwikkeling in grasland-systemen. De krasser (*Chorthippus parallelus*) eet tijdens zijn leven ongeveer 1,5 gram drooggewicht aan grassen (plaat 3:3). Een populatie in het Leutra-dal (Duitsland) consumeerde drie tot vier procent van de produktie van het grasland. In Noord-Amerika werden in produktie-graslanden nog veel hogere percentages aangetroffen, zodanig dat bestrijding van de sprinkhanen nodig was (SCHÄLLER & KÖHLER 1981).

De voedselvoorkeur van sprinkhanen en krekels kan nogal verschillen, waarbij vooral de langsprietten een grote diversiteit vertonen. Bovendien blijken nymfen nogal eens een ander dieet te hebben dan de volwassen dieren. Hierna worden vier verschillende voedingswijzen besproken aan de hand van de literatuur. Doordat het soms veldobservaties betreft en soms laboratoriumexperimenten is die niet altijd eenduidig samen te vatten. Bovendien blijkt het voedselaanbod in belangrijke mate te bepalen wat er gegeten wordt. We hebben er naar gestreefd zoveel mogelijk de voedselkeuze in het vrije veld te beschrijven.

1 imago's en nymfen herbivoor

Nymfen van *Leptophyes punctatissima* en *Phaneroptera falcata* eten bloeiwijzen van lage kruiden, terwijl de imago's leven van het blad van loofbomen (DUNCAN 1960, INGRISCH 1976). Doornsprinkhanen eten vooral mossen, algen en dode bladeren. Ook alle veldsprinkhanen zijn herbivoor. De Gomphocerinae zijn over het algemeen weinig specifieke graseters, terwijl de Acridinae vaker polyfaag zijn en vooral kruiden eten.

Er is vrij veel onderzoek verricht naar de voedselkeuze van veldsprinkhanen, vooral van de schadelijke soorten. De Europese fauna is in vergelijking met de Noord Amerikaanse relatief slecht onderzocht. In de tropen blijken veldsprinkhanen meestal veel kieskeuriger te zijn dan in gematigde gebieden. De meeste soorten van noordelijke streken zijn tamelijk polyfage planteneters (meestal graseters), hoewel alle onderzochte soorten een bepaalde mate van selectiviteit vertonen in hun dieet. Wat de dieren in het veld eten lijkt in eerste instantie bepaald te worden door het voedselaanbod. De chemische samenstelling en fysische eigenschappen als beharing, bepalen de keus uit de beschikbare plantensoorten. Zo blijken bijvoorbeeld nymfen van het eerste stadium van *Chorthippus parallelus* gehinderd te worden bij het eten van de opgerolde bladeren van *Festuca*-soorten, terwijl de imago's deze grassen wel veel eten. Bij keuze-experimenten bleken de krasser (*C. parallelus*), de ratelaar (*C. biguttulus*) en de rosse sprinkhaan (*Gomphocerippus rufus*) verschillende soorten gras te eten, in verschillende verhoudingen. Zo prefereerden ratelaar en rosse sprinkhaan uit een aanbod van negen grassoorten kropaar (*Dactylus glomerata*) en glanshaver (*Arrhenaterum elatius*), in tegenstelling tot de krasser, die geen voorkeur vertoonde (BERNAYS & CHAPMAN 1970A, B, CHAPMAN 1990, SCHÄLLER & KÖHLER 1981).

2 imago's herbivoor / nymfen carnivoor of omnivoor

De sabelsprinkhanen *Conocephalus dorsalis*, *C. discolor*, *Me-*

trioptera brachyptera, *M. roeselii* en *Decticus verrucivorus* behoren tot deze groep (CHERRILL 1989, INGRISCH 1976, MARS-HALL & HAES 1988).

De positie van de wrattenbijter is niet helemaal duidelijk. Cherrill (1989) vond in faeces van de jongste nymfen tot 35% dierlijk voedsel (onder andere vlinders, vliegen, slakken), maar bij de oudere stadia nam dit percentage af. De faeces van imago's bestaan grotendeels uit vegetatieve plantedelen en slechts voor 1% uit dierlijk materiaal. In het laboratorium werd door de imago's wel actief op sprinkhanen gejaagd en werden verder bloemknoppen, bloemen en grassen gegeten. Mogelijk dat het verschil tussen veldobservaties en laboratoriumwaarnemingen veroorzaakt wordt door een geringe beschikbaarheid van prooi en bloemen in het veld.

3 imago's carnivoor / nymfen herbivoor of carnivoor

Dit geldt waarschijnlijk alleen voor *Meconema thalassinum*, *M. meridionale* en *Gampsocleis glabra*. De nymfen van *Meconema thalassinum* zijn volgens sommige onderzoekers carnivoor, volgens andere eten ze voornamelijk plantaardig voedsel. De voeding van de nymfen van *M. meridionale* en *G. glabra* is onbekend (BROWN 1983, CLAUSNITZER 1994, CURRIE 1953, INGRISCH 1976, TRÖGER 1986).

4 imago's en nymfen omnivoor

Dit geldt voor een groot aantal inheemse sabelsprinkhanen: *Tettigonia viridissima*, *T. cantans*, *Platycleis albopunctata*, *Pholidoptera griseoaptera* en *Ephippiger ephippiger*. De krekels zijn ook omnivoor, maar eten vaak dood organisch materiaal. Voor de veenmol is dierlijk voedsel de belangrijkste component. De veldkrekel eet vooral plantaardig materiaal en de huiskrekel heeft allerlei dood dierlijk en plantaardig voedsel op het menu staan. De boskrekel heeft een breed voedselspectrum van allerlei dood en levend plantaardig materiaal, schimmels en dode dieren.

NATUURLIJKE VIJANDEN

Natuurlijke vijanden kan men verdelen in predatoren, parasitoiden en parasieten. Predatoren zijn meestal groter dan de prooi en doden en consumeren deze meteen. Parasitoiden zijn meestal kleiner dan of even groot als de gastheer en leven inwendig of uitwendig op het (meestal nog levende) prooidier. In de regel doden parasitoiden hun gastheer pas na langere tijd. Parasieten zijn meestal veel kleiner dan de gastheer en leven gedurende het grootste deel van hun ontwikkeling of gedurende tenminste één stadium in of op de gastheer. Zij leven van weefsels van de gastheer of van zijn voedsel, maar doden in de regel de gastheer niet. Alleen bij massale parasitering kan de gastheer sterven. Sommige parasieten zoals schimmels of bacteriën leiden echter meestal wel tot de dood. Het onderscheid tussen parasitoiden en parasieten is daardoor niet altijd strikt te maken. Er is veel onderzoek gedaan naar de natuurlijke vijanden van treksprinkhanen, met als doel het vinden van kandidaten voor biologische bestrijding. Zoals steeds is van de overige sprinkhanen veel minder bekend. Ook in Nederland is hier vrijwel geen onderzoek aan gedaan. Belangrijke samenvattende boeken zijn: Balduf (1935), Clausen (1940), Greathead (1963) en Askew (1971).

Hierna worden achtereenvolgens de predatoren, parasitoiden en parasieten besproken. De nadruk ligt hierbij op de in Nederland te verwachten of gevonden soorten. Enkele andere bekende voorbeelden worden echter ook genoemd. Er wordt speciale aandacht gegeven aan de verschillende voedingsstrategieën. De besproken informatie is grotendeels ontleent aan de literatuur, maar enkele observaties komen van medewerkers van het EIS-sprinkhanenproject. In hoofdstuk 6 wordt ingegaan op de invloed die natuurlijke vijanden hebben op de populatiedichtheid.

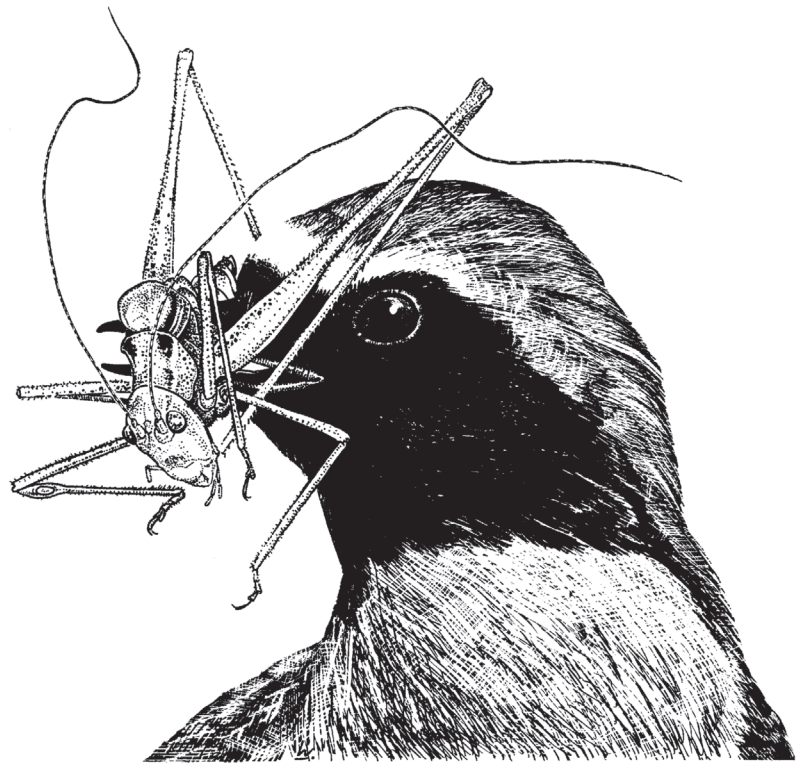
Predatie

Omdat sprinkhanen en krekels vaak in grote dichtheden kunnen optreden zijn ze geliefd voedsel voor een groot aantal andere dieren. Veel niet-gespecialiseerde insecteneters zullen in de zomer, wanneer de sprinkhanen talrijk zijn, er regelmatig enkele verschalken. Omdat ze vergeleken met andere insecten relatief groot en dus voedszaam zijn nemen ze bij grotere dieren vaak een belangrijke plaats op het menu in. Vergeleken met even grote kevers zijn ze aantrekkelijker omdat het chitinepantser zachter en dus makkelijker te doorbreken is. Sommige predatoren weten gebruik te maken van het geluid van de sprinkhanen of krekels en sporen zo hetzij het zingende mannetje of juist de erop afkomende wijfjes op. Dit is vooral bekend van 's nachts actieve dieren als vleermuizen, uilen, katten en gekko's. De belangrijkste groepen predatoren worden hierna nader belicht, echter vele andere groepen dieren vangen wel eens sprinkhanen of krekels. Zo zullen per ongeluk te water geraakte soorten wel eens ten prooi vallen aan vissen. Bij Boskoop werd bijvoorbeeld waargenomen dat een snoek een zwemmende veenmol ving (DHR. VAN DER LAAN SCHRIFT. MED.). Zelfs van planten zoals zonnedauwsoorten is bekend dat ze zo nu en dan een sprinkhaan vangen (VAN ACHTERBERG 1973).

Gewervelde dieren

Zeer veel gewervelde dieren leven van sprinkhanen of consumeren tenminste zo nu en dan eens een sprinkhaan of krek. Waarschijnlijk zijn de gewervelden kwantitatief de belangrijkste predatoren van sprinkhanen. Dit gaat vooral op voor vogels. Bij allerlei zangvogels (vooral kraaiachtigen, lijsters en klauwieren), uilen, ooievaars en enkele roofvogels kunnen sprinkhanen een belangrijk onderdeel van het voedselpakket vormen (fig. 5). Omdat sprinkhanen bij ons pas vanaf mei talrijk gaan optreden, zal dit vooral gelden voor later broedende soorten. Het gaat bovendien om vogels die foerageren in biotopen met hoge sprinkhaandichtheden, zoals heideterreinen, schrale graslanden en bermen. In West-Europa zijn er geen vogelsoorten gespecialiseerd op sprinkhanen; ze worden gegeten in verhouding tot het totale voedselaanbod. Mogelijke uitzonderingen zijn vogels die de geluiden van de sprinkhanen goed kunnen horen en daarvan gebruik maken.

Bekende sprinkhaneneters zijn de klauwieren. Illustratief zijn de foto's bij een artikel over de grauwe klauwier (*Lanius collurio*) (GALLACHER 1994). Hierop zijn zeven prooien te herkennen, waarvan één veenmol, één krek en vier sabelsprinkhanen. In Noord-Nederland werd waargenomen dat



de grauwe klauwier vooral ei-afzettende vrouwtjes van *Conocephalus dorsalis* voor zijn jongen ving. In 1112 monsters van het voedsel dat jonge spreeuwen (*Sturnus vulgaris*) van de ouders kregen, zaten 765 sprinkhanen en krekels, verdeeld over 7 soorten. Verschillende medewerkers van het sprinkhanenproject waren in het voorjaar van 1992 en 1993 getuige van predatie op veldkrekels door pleisterende roodpootvalken (*Falco tinnunculus*) bij de Stulp in de provincie Utrecht (ESSELINK ET AL. 1993, FLINKS & PFEIFER 1987, HISSMANN 1990, KLUIJVER 1933, RICHARDS & WALOFF 1954, WHITHERBY ET AL. 1945).

In Zwitserland bleek bijna 70% van de prooien van de dwergooruil (*Otus scops*) uit sabelsprinkhanen te bestaan. Van *Tettigonia viridissima* werden ongeveer evenveel mannetjes als vrouwtjes naar het nest gebracht, terwijl van andere soorten duidelijk meer vrouwtjes werden gevangen. Een verklaring is dat vrouwtjes een verhoogde predatiekans hebben doordat ze actiever zijn (zoeken naar eiafzetplaatsen en mannetjes), maar dat dit bij *T. viridissima* gecompenseerd wordt door een verhoogde predatie van zingende mannetjes. Dit is nl. de enige soort die geluid maakt dat laag genoeg is (10 kHz) om door de uilen gehoord te kunnen worden (HELLER & ARLETTAZ 1994).

Een interessant fenomeen is het verband tussen populatieschommelingen bij de ooievaar (*Ciconia ciconia*) en het aanbod aan sprinkhanen tijdens de overwintering in Afrika. Mogelijk dat de bestrijding van treksprinkhanen, via afname van prooidieren en vergiftiging, de achteruitgang van de ooievaar heeft veroorzaakt. Ook in West-Europa kan de ooievaar grote hoeveelheden sprinkhanen eten. Bij Celle in Noord-Duitsland werd waargenomen dat een ooievaar in een kwartier 266 sprinkhanen at (LORZ & CLAUSS-NITZER 1988).

Figuur 5

Gekraagde roodstaart met een struiksprinkhaan, *Leptophyes punctatissima* in de snavel.

Van zoogdieren zijn veel minder gegevens van prooidieren bekend dan van vogels. Alle insectenetters (Insectivora) consumeren wel eens Orthoptera, maar in Europa zijn geen op sprinkhanen gespecialiseerde soorten bekend. Net als bij de vogels worden ze naar gelang het aanbod gegeten. In het laboratorium eten aardmuis (*Microtus agrestis*), bosmuis (*Apodemus sylvaticus*), gewone bosspitsmuis (*Sorex araneus*) en rosse woelmuis (*Clethrionomys glareolus*) graag sprinkhanen. Ook egels (*Erinaceus europaeus*) blijken regelmatig Orthoptera te consumeren. In de maag van een in Frankrijk doodgereden steenmarter (*Martes foina*) werden resten van de veldsprinkhaan *Calliptamus italicus* en de sabelsprinkhaan *Tettigonia viridissima* aangetroffen. Huiskatten vangen sprinkhanen op het geluid, zoals kon worden aangetoond door experimenten met opgenomen geluiden (GROSSHANS 1983, HISSMANN 1990, RICHARDS & WALOFF 1954, WALKER 1979, W. VAN WINGERDEN MOND. MED.).

De mens (*Homo sapiens*) is, doordat hij voor eigen gebruik biotopen vernietigt en verandert, de belangrijkste vijand van sprinkhanen. Minder bekend is dat de mens ook een niet onbelangrijke predator van sprinkhanen en krekels is, met name in Afrika, waar tenminste 25 soorten als menselijk voedsel bekend zijn. Samen met andere insecten vormen ze een niet onbelangrijke bron van eiwitten. Vooral treksprinkhanen worden veel gegeten. Ze brengen op de markt in de Sahellanden vaak zelfs meer op dan het gewas dat ze opgegeten hebben: een reden voor veel boeren om geen bestrijdingsmiddelen te gebruiken. In zuidelijk Afrika wordt de sabelsprinkhaan *Ruspolia nitidula* (een ook in Europa voorkomende verwant van de spitskoppen) als een lekkernij beschouwd. Hoewel insecten eten in Europa nauwelijks voorkomt, konden in 1995 verschillende Nederlandse entomologen (waaronder twee van de auteurs) tijdens een diner ter gelegenheid van het 175-jarig bestaan van de Nederlandse Entomologische Vereniging kennis maken met geroosterde treksprinkhanen (VAN HUIS 1996).

Sommige tropische vleermuizen zijn gespecialiseerd op sabelsprinkhanen, waarbij ze het geluid van de mannelijke sprinkhanen, en niet de gebruikelijke echolocatie, gebruiken om de dieren op te sporen (BELWOOD & MORRIS 1987, TUTTLE ET AL. 1985). Dit gedrag is van de Westeuropese soorten niet bekend, hoewel deze soms wel Orthoptera eten. Bij de vale vleermuis (*Myotis myotis*), de kleine vale vleermuis (*M. blythii*) en de rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*) werd met name predatie van veenmollen waargenomen. Bij de vale vleermuis bestond zelfs 15% van alle prooien uit veenmollen. Omdat veenmollen alleen onder de grond zingen, zullen de vleermuizen de dieren niet op het geluid lokaliseren, maar ze in de vlucht vangen. In Oost-Engeland predeerde de rosse vleermuis op de massaal van een vuilnisbelt vliegende huiskrekels (ARLETTAZ ET AL. 1988, CRANBROOK & BARRETT 1965, KOLB 1958).

Waarschijnlijk hebben alle dagactieve reptielen en amfibieën wel sprinkhanen op het menu staan. Vooral van reptielen mag verwacht worden dat het ook een aanzienlijk deel van hun menu is, aangezien ze vaak in dezelfde open, grazige vegetaties voorkomen. Van de zandhagedis (*Lacerta*

agilis) is bekend dat sprinkhanen tot de belangrijkste prooien behoren. Bij een Russisch onderzoek bleken in 20% van de meer dan 18.000 onderzochte magen sprinkhanen voor te komen. In Nederland werd evenwel bij faeces-analyse gevonden dat slechts 1,4% van het voedsel van de zandhagedis uit sprinkhanen bestond. De Nederlandse kikkers en padden eten in de zomerbiotoop nauwelijks sprinkhanen. Dit is waarschijnlijk een gevolg van hun grotendeels nachtelijke leefwijze (BISSCHOFF 1984, BOSMAN ET AL. 1988, COX ET AL. 1984).

Insekten en spinachtigen

Diverse grotere insectivore insecten eten sprinkhanen en krekels, vaak als onderdeel van een wijder menu. Carnivore sabelsprinkhanen als *Decticus verrucivorus*, *Tettigonia viridissima* en *Gampsocleis glabra* eten regelmatig veldsprinkhanen of kleinere sabelsprinkhanen en sommige sabelsprinkhanen zijn berucht als kannibalen. Libellen zullen minder vaak sprinkhanen vangen omdat ze vooral prooien in de lucht en bij het water vangen, maar toch komt dit af en toe voor. Zo nam Guido Keyl in 1994 op de Hoge Veluwe waar dat een gewone pantserjuffer (*Lestes sponsa*) een nymf van een veldsprinkhaan ving.

Roofvliegen (Asilidae) zijn over het algemeen weinig specifieke rovers, die hun omgeving vanaf een vaste uitkijkpost observeren. De prooien, meestal insecten, worden in de vlucht met de poten gevangen. Met de sterke steeksnuut wordt een gat geprikt in zowel kop, borststuk als achterlijf, waardoor het dier wordt leeggezogen. ★ Sprinkhanen en roofvliegen komen veel samen voor, vooral op heideterreinen en schrale graslanden. Door de grote beschikbaarheid van sprinkhanen mag worden aangenomen dat deze een belangrijke voedselbron vormen voor roofvliegen. Het is mogelijk dat de grote roofvlieg *Asilus crabroniformis*, die vooral op heidevelden voorkomt, gespecialiseerd is op sprinkhanen. Er zijn waarnemingen van predatie op *Omocestus rufipes*, *O. viridulus*, *Chorthippus* spec., *Myrmeleotettix maculatus* en *Stenobothrus lineatus*. Andere waarnemingen betreffen predatie door de roofvlieg *Dysmachus trigonus* op *Omocestus rufipes* en de roofvlieg *Philonicus albiceps* op een mannetje van *Myrmeleotettix maculatus* (VAN DER GOOT 1985, RICHARDS & WALOFF 1954, VAN VEEN 1996A, M. VAN VEEN EN W. VAN WINGERDEN, MOND. MED.).

De sociale en solitaire plooiwleugelwespen (Vespidae) zijn generalistische predatoren die ook wel eens sprinkhanen vangen. De volwassen dieren zelf zijn vegetariër en voeden zich alleen met vloeibare stoffen. Er wordt echter wel actief op andere insecten gejaagd als voedsel voor de larven. Nadat de werksters de prooi in een snelle duikvlucht overvalen hebben, wordt deze voorgekauwd en naar het nest gebracht. Richards & Waloff (1954) zagen een werkster van *Vespula germanica* een mannetje van *Stenobothrus lineatus* vangen. Onze grootste wesp, de hoornaar (*Vespa crabro*) blijkt zelfs in staat zo'n groot insect als de wrattenbijter te overmeesteren, zoals Gonnert (1985) met fraaie kleurenfoto's liet zien.

Spinnen (Araneida) zijn meestal generalistische predatoren. De trechterwebben van *Agelena labyrinthica* vormen dik-

★ plaat 3:4

wijls de laatste rustplaatsen van nymfen van sabelsprinkhanen en nymfen en imago's van veldsprinkhanen. Ook in het web van de wespspin *Argiope bruennichi* zijn vaak de ingekapselde mummies van veldsprinkhanen te vinden. In duingraslanden zijn het vooral wolf- en krabspinnen die sprinkhanen eten, vermoedelijk vooral nymfen van het eerste stadium (CHERRILL & BEGON 1989, MARSHALL & HAES 1988, RICHARDS & WALOFF 1954).

Predatie van eieren

Naast de predatoren die zich toeleggen op de nymfen of volwassen dieren, zijn er vrij veel predatoren die vooral eieren van sprinkhanen eten. Meestal zijn deze meer gespecialiseerd dan de predatoren van nymfen en imago's, omdat het opsporen van eipakketten tamelijk lastig is. De meeste eipredatoren behoren tot de vliegen (Diptera), enkele tot de kevers (Coleoptera).

Volwassen wolzwevers (Bombyliidae) zijn opvallende vliegen, met een kolibrie-achtige vlucht en vaak donker getekende vleugels. De larven van veel soorten leven in rupsen en poppen van vlinders of in nesten van solitaire bijen, waar ze zich voeden met de larven en mogelijk ook met voedsel dat voor deze larven is opgeslagen. De soorten die van sprinkhanen afhankelijk zijn prederen op eipakketten. In Europa is van de enkele genera bekend dat ze een relatie met sprinkhanen hebben. De vrouwtjes laten de eieren op beschaduwde plaatsen in spleten in de grond vallen. De larve is in het eerste stadium aangepast aan een actieve voortbeweging. Deze gaat op zoek naar eipakketten van sprinkhanen waarin de twee volgende made-achtige stadia worden doorgebracht. De larven voeden zich door de eieren aan te prikken en uit te zuigen. Van de 17 Nederlandse soorten komen alleen *Systoechus ctenopterus* en *Thyridanthrax fenestratus* in aanmerking als predator van sprinkhaaneieren. De eerste is alleen in de vorige eeuw eenmaal in Nederland aangetroffen. De laatste soort zou ook geassocieerd kunnen zijn met vliegelarven die in de buurt van de eipakketten voorkomen (ASKEW 1971, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1987, GREATHEAD 1963, HULL 1973, SMITH 1989).

Sommige halmvliegen (Chloropidae) zijn predatoren van veldsprinkhanen. De eieren worden afgezet op de eipakketten en de larven ontwikkelen zich binnen het ei (GREATHEAD 1963).

Binnen de grote familie van de vleesvliegen (Calliphoridae) heeft alleen *Stomobina lunata* een directe relatie met sprinkhanen. De soort kan een enorme ravage aanrichten op eiafzetplaatsen van treksprinkhanen in Afrika, waarbij het verlies van eieren kan oplopen tot 100%. De vliegen volgen waarschijnlijk de zwermen sprinkhanen en zetten een ei af in de nog niet verharde sponsachtige massa van een pas afgezet eipakket. De larve vreet zich naar binnen en consumeert meestal alle eieren van het pakket. *S. lunata* is uit Groot-Brittannië bekend en werd recent ook in Nederland aangetroffen (VAN AARTSEN IN KOOMEN 1995, ASKEW 1971, GREATHEAD 1963, HUIJBREGTS PERS MED.).

Larven van roofvliegen (Asilidae), viltvliegen (Therevidae) en snavelvliegen (Rhagionidae) zijn opportunistische preda-

toren en eten incidenteel eipakketten van sprinkhanen. Kevers zijn geen belangrijke eipredatoren van sprinkhanen. Uit Europa is dit alleen bekend van larven van Cleridae (genus *Trichodes*) en oliekevers (Meloidae), en, incidenteel, imago's van spiegelkevers (Histeridae), zwartlijven (Tenebrionidae) en loopkevers (Carabidae). De larven van de meeste soorten oliekevers leven van eieren en voedselvoorraden van solitaire bijen, maar het genus *Myalabris*, dat in Zuid-Europa voorkomt, is gespecialiseerd op sprinkhanen. De vrouwelijke kevers leggen honderden eieren in een ondiepe kuil en bedekken deze met aarde. Dieren van het eerste larvestadium zoeken actief naar eipakketten van sprinkhanen en prederen hierop. De volgende drie made-achtige larvale stadia worden in het ei doorgebracht, waarna in twee weken het hele pakket vernietigd is (BALDUF 1935, FREUDE, HARDE & LOHSE 1965, GREATHEAD 1963).

Parasitoiden

De grote groep van sluipwespen en enkele families vliegen zijn te karakteriseren als parasitoiden. Vroeger werden deze dieren parasieten genoemd, maar in tegenstelling tot bij echte parasieten wordt de gastheer meestal in zijn geheel geconsumeerd. Naar de plaats van waaruit de larve eet worden resp. endo- (inwendige) en ectoparasitoiden (uitwendige parasitoiden) onderscheiden. Tegenwoordig worden parasitoiden naar hun levenswijze ingedeeld in zgn. koinobionten en idiobionten (ASKEW & SHAW 1986). Koinobionten laten de gastheer nog doorgroeien en vaak ook vervellen na het geparasiteerde stadium. Omdat de vitale organen niet direct worden aangetast lijkt de gastheer zich eerst nog normaal te ontwikkelen en sterft vaak pas in een later stadium. Idiobionten verlammen hun prooi en leggen er een ei op. De uitgekomen larven verorberen vervolgens de gastheer in het stadium waarin hij verlamd werd. Koinobionten zijn in het algemeen veel beter aangepast aan de gastheer en daardoor meestal veel specifiekere dan idiobionten, die een groot gastheerspectrum kunnen hebben. De hieronder besproken sluipvliegen en dambordvliegen kan men koinobionten noemen, de graafwespen zijn typische idiobionten. Overigens is bij koinobionten de grens tussen parasiet en parasitoid weer vaag omdat ze in veel gevallen de gastheer niet doden.

Parasitoïde vliegen (Diptera)

Diverse vliegenfamilies hebben parasitoïde larven, waarbij een groot aantal insecten, maar ook miljoenpoten, pissebedden en slakken worden aangevallen. Slechts weinig soorten hebben een relatie met sprinkhanen; de belangrijkste worden hieronder besproken.

Het genus *Blaesoxipha* (Sarcophagidae, dambordvliegen) behoort tot de bekendste en meest spectaculaire sprinkhaanparasitoiden. De meeste soorten zijn gebonden aan veldsprinkhanen, maar sommige soorten zijn op sabelsprinkhanen gespecialiseerd. De vliegen zijn larvipaar, wat wil zeggen dat de eieren zich binnen het lichaam van het vrouwtje ontwikkelen en uitkomen. De wijze waarop de larven bij de gastheer worden afgezet is gerelateerd aan de vorm van de legboor. Bij *B. cochlearis* is deze recht afgesneden en worden de larven tegen het borststuk van een sprinkhaan geplaatst. Soorten van het subgenus *Servaisia*

bezitten een spitse legboor waarmee ze een intersegmentale membraan in het achterlijf doorboren en de larven direct in het lichaam van de sprinkhaan brengen. Bij vrouwtjes van *B. agrestis* is de legboor niet ontwikkeld. Ze vliegen over de sprinkhaan en beschieten deze met hun larven. Deze boren zich door de intersegmentale membranen naar binnen. *B. pygmaea* loopt achterwaarts met uitgestoken ovipositor en deponeert de larven tussen de eilegkleppen of in de mondholte van de gastheer. De larven leven vrij in de lichaamsholte van de sprinkhaan en tasten de vitale delen niet aan. Meestal wordt de gastheer via de nekmembraan verlaten en graaft de larve zich in de grond in. De verpopping vindt pas na de overwintering plaats. Uit Nederland zijn alleen *B. agrestis* en *B. plumicornis* bekend (LÉONIDE & LÉONIDE 1986, VELTEROP 1991).

Alle soorten van de vrij grote familie der sluipvliegen (Tachinidae) hebben een parasitoïde levenswijze. Van de volgende genera zijn Europese soorten bekend die relaties met Orthoptera hebben: *Acemyia*, *Ceracia*, *Meigenia*, *Therobia*. In Zwitserland is vastgesteld dat nymfen van het eerste stadium van *Chorthippus mollis* door *Acemyia rufitibia* geparasiteerd worden. Tachinidae leggen de eieren op de nymfen of volwassen sprinkhanen. Deze komen snel uit, de larven vreten zich naar binnen en vestigen zich in de lichaamsholte. Het eerste stadium leeft vrij, het tweede bevestigt zich aan een tracheestam in het borststuk, bij een ademhalingsopening. De gastheer reageert hierop door een gesclerotiseerde ademhalingstunnel te maken, waarin het voorste deel van de larve gevangen zit. Het laatste (derde) stadium breekt door een intersegmentaal membraan, de tunnel achterlatend en verpopt in de grond. De larven tasten alleen het vetlichaam aan, waardoor de gastheer vaak blijft leven. De vruchtbaarheid is bij geïnfecteerde dieren vaak wel lager (ASKEW 1971, GREATHEAD 1963, KLEINE 1909, THORENS 1990).

Sommige sluipvliegen lokaliseren de gastheer aan de hand van het geluid. Zo is bij *Therobia leonidei* in Griekenland het prosternum (een onderdeel van het borststuk) opgeblazen en fungeert als gehoororgaan. Hiermee vangt de vlieg ultrasone geluiden van soorten van het sabelsprinkhaan-genus *Poecilimon* op (CADE 1981, LAKES-HARLAN & HELLER 1992).

Het genus *Acridomyia* (Muscidae, echte vliegen) is parasitoïd van oudere nymfen en imago's. Er zijn drie soorten bekend, waarvan *A. sacharovi* bekend is uit Rusland en Frankrijk. Het vrouwtje maakt een gat in het integument van bijvoorbeeld *Locusta migratoria* en voedt zich met lichaamsvloeistoffen. De legboor wordt vervolgens door het gat gestoken, waarna 20 tot 30 eieren in de lichaamsholte worden gelegd. Er zijn drie larvale stadia die alle in de lichaamsholte leven. De volgroeide larve breekt door een intersegmentaal membraan en verpopt in de grond. De soort is niet uit Nederland bekend.

★ Vliesvleugelige parasitoiden (Hymenoptera) ★

Binnen de grote orde van de Hymenoptera (wespen, bijen, mieren) is de parasitoïde levenswijze zeer wijd verbreid. De zeer grote groep van sluipwespen is daar vooral om bekend, maar ook angeldragende wespen als goudwespen en graaf-

wespen hebben een parasitoïde levenswijze. Vrijwel alle insectengroepen hebben wel hun specialistische parasitoiden binnen deze orde. Verschillende soorten gebruiken sprinkhanen of krekels als voedselbron.

De tot de angeldragers (Aculeata) behorende graafwespen (Sphecidae) zijn gespecialiseerde parasitoiden. Sommige soorten vangen vliegen, andere snuitkevers, wantsen, rupsen of andere insecten. Een beperkt aantal soorten is op sprinkhanen gespecialiseerd.

De vrouwelijke graafwesp is een actieve jager. Nadat ze een sprinkhaan overvallen heeft verlamt ze deze door enkele malen in het borststuk te steken. De prooi wordt naar een zelf gegraven hol vervoerd en er wordt een ei op gelegd. Voordat de prooi begraven wordt, kauwt de graafwesp soms eerst nog een deel van het lichaam van de prooi voor. Niet lang nadat het hol wordt afgesloten, komt de larve uit het ei. Deze voedt zich met de verlamde sprinkhaan, waarbij zo lang mogelijk gewacht wordt met het aantasten van de vitale delen. De verpopping vindt plaats in het hol en de volwassen wesp komt het jaar daarna uit. In Nederland zijn acht soorten graafwespen gespecialiseerd op sprinkhanen: *Tachytes europaeus* (op *Stenobothrus* en *Oedipoda*), *Tachysphex fulvitaris* (sabelsprinkhanen), *T. helveticus* (veldsprinkhanen), *T. nitidus* (veldsprinkhanen), *T. panzeri* (veldsprinkhanen), *T. pompiliiformis* (veldsprinkhanen, o.a. *Chorthippus* en *Stenobothrus*), *T. psammobius* (veldsprinkhanen) en *T. unicolor* (Orthoptera) (plaat 3;5) (GREATHEAD 1963, LEFEBER 1979, NOORDAM 1993, PEETERS 1992).

Binnen de tot de sluipwespen (Parasitica) behorende familie Scelionidae zijn uit diverse genera eiparasieten van Orthoptera bekend. Bij een aantal soorten komt het verschijnsel foresie (=meeliften) voor. De vrouwtjes klampen zich met de sterke kaken vast aan het lichaam van een vrouwelijke sprinkhaan en liften mee tot het moment dat de eieren gelegd worden. Parasitering van eipakketten door *Scelio* soorten kan flinke proporties aannemen: ca. 10 - 30% met gemiddeld tussen de 1 en 3,1 geparasiteerde eieren per pakket. In Groot-Brittannië werden bij een inspectie van 23 uit het veld verzamelde eipakketten (met in totaal 123 eieren) van *Chorthippus brunneus* en *C. parallelus* 7 pakketten met in totaal 19 door *Scelio* geparasiteerde eieren aangetroffen. Uit Nederland zijn nog geen gedocumenteerde gevallen van parasitering van sprinkhanen door sluipwespen bekend (BROWN 1983, CLAUSEN 1940, KOZLOV 1988, RICHARDS & WALOFF 1954).

Waaivleugeligen (Strepsiptera)

Deze weinig bekende, kleine orde is verwant aan de kevers en wordt soms zelfs als keverfamilie (Stylopidae) beschouwd. Het is een kleine groep van in totaal circa 500 soorten, waarvan het merendeel een parasitoïde leefwijze heeft bij Hymenoptera en Hemiptera. Uit de subfamilie Tridactylophaginae van de Halictophagidae zijn zes soorten bekend die parasiteren bij Tridactylidae. Alle circa 60 soorten van de Myrmecolacidae zijn afhankelijk van Orthoptera. Deze groep komt voor in de tropen en in Australië en vertoont een unieke geslachtsgebonden gastheerkeuze. De wijfjes parasiteren sprinkhanen en krekels en de mannetjes mieren. Infectie met Strepsiptera leidt meestal niet tot de

dood van de gastheer, maar de fecunditeit en activiteit neemt wel af en ook zijn sekse-veranderingen aangetoond (ASKEW 1971, KATHIRITHAMBY 1989, 1991A, B, 1993).

Parasieten

Parasieten leven doorgaans gedurende langere tijd in of op het lichaam. Soms brengen ze een deel van de ontwikkeling buiten de gastheer door, soms in een andere gastheer (gastheerwisseling). De meeste parasieten veroorzaken wel overlast en verminderde vitaliteit (ziekte) maar leiden niet direct tot de dood. Parasieten die buiten op het dier leven worden ectoparasieten genoemd, endoparasieten leven in de lichaamsholte of in het darmkanaal.

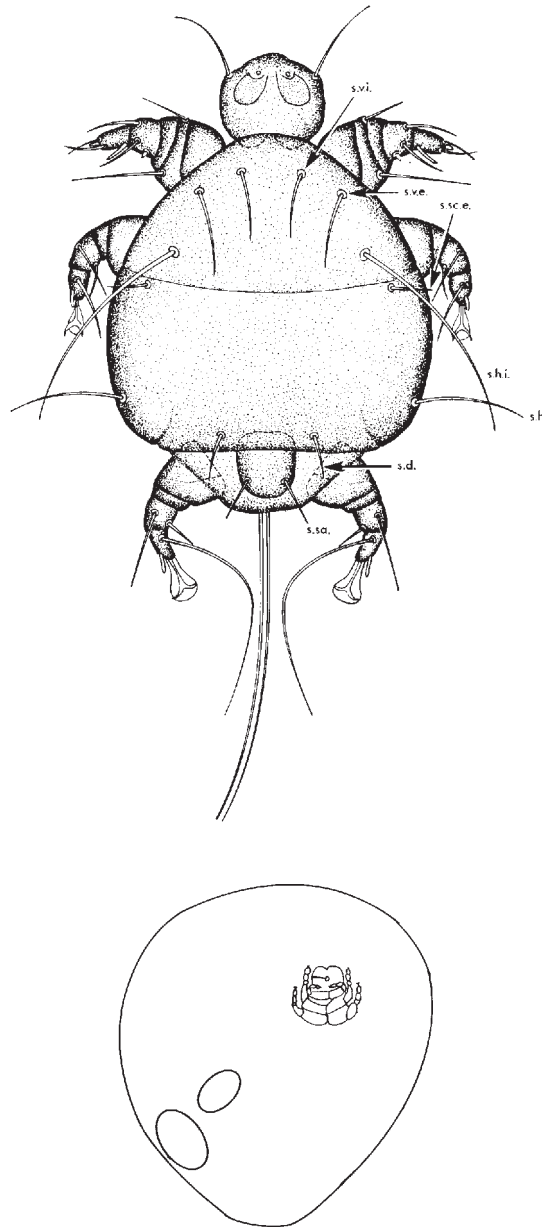
Ectoparasieten

Diverse mijten (Acari) zijn gedurende enkele stadia ectoparasiet bij insecten. Mijten uit de familie van de Trombididae en Erythraeidae (bijvoorbeeld *Erythraeus phalangii*) zijn als larve parasiet bij sprinkhanen, maar de volwassen dieren leven vrij op de bodem. De parasitaire larven vallen op als kleine, rode bolletjes op de sprinkhaan. Sommige soorten zoeken sprinkhaaneieren, eten ervan en zetten hun eieren erop af. De larven zoeken een gastheer en bijten zich vast op zwakke plekken. Dit is meestal aan de intersegmentale membranen, onder de vleugels of bij de gewrichten. Zo worden ze vervoerd en kunnen door de membranen heen bloed zuigen (HARZ 1957A).

De Podapolipidae vormen één van de meest gespecialiseerde mijten-families. Ze leven alle parasitair bij arthropoden. Er zijn achttien genera, waaronder *Podapolipoides*, die zich extern voedt op sprinkhanen. *Locustacarus* (fig. 6) leeft in het tracheënstelsel van Orthoptera en Hymenoptera. De mijten infecteren vooral volwassen vrouwelijke sprinkhanen via de stigmata. Er zijn slechts drie stadia; ei, nymf en imago (mannetje en larviform vrouwtje). De vrouwtjes zijn sterk gezwollen en bezitten slechts drie paar poten. Individuele mijten kunnen hun hele cyclus in het lichaam van de gastheer doorbrengen. Waarschijnlijk worden alleen imago's geparasiteerd omdat bij de vervelling van sprinkhanen ook het inwendige van de tracheeën vernieuwd wordt. Schadelijke effecten treden op doordat de mijten zich door de membranen van de trachee voeden met lichaamsvloeistoffen. Daarnaast kunnen de luchtwegen verstopt raken door grote hoeveelheden mijten en eieren. In Europa komen *L. masoni* en *L. trachealis* voor, de laatste bij Acridinae. Podapolipidae zijn nog niet uit ons land bekend, maar er zeker te verwachten (HUSBAND 1972, HUSBAND & SINHA 1970, KRANTZ 1978, WEHRLE & WELCH 1925).

Endoparasieten

Van de op sprinkhanen parasiterende rondwormen of aaltjes (Nematoda) is vooral veel bekend van de soorten uit het genus *Mermis*. Deze tot 20 cm lange parasitaire aaltjes komen vooral voor op vochtige plaatsen. De vrouwtjes komen tijdens warme, vochtige dagen uit de grond en kruipen over de bodem en in de vegetatie. Tijdens het eileggen (op grassen) is het grootste deel van het lichaam in contact met het substraat en zwaait het kopeinde op en neer. De eieren (circa 14.000 per vrouwtje) hebben aan twee kanten uitgroeisels waarmee ze aan grassen worden vastgehecht. De



Figuur 6

Volwassen vrouwtje (onder) en nymf (boven) van de mijt *Locustacarus trachealis*. Grote aantallen van deze mijten en hun eieren kunnen voorkomen in het luchtwegensysteem (tracheeën) van sprinkhanen (UIT HUSBAND & SINHA 1970).

sprinkhaan krijgt de eieren met het voedsel binnen. De aaltjes ontwikkelen zich tot het één-na-laatste stadium in de lichaamsholte en darmen van de gastheer. Daarna verlaten ze het lichaam en overwinteren in de bodem. In het voorjaar vervellen de dieren voor de laatste maal en vindt de copulatie (in de bodem) plaats. Pas het jaar daarna worden de eieren afgezet (MARSHALL & HAES 1988, POINAR 1975, 1983).

De paardehaarwormen (Nematomorpha) lijken een beetje op Nematoden. Sommige soorten van de familie Gordiidae worden bij sprinkhanen aangetroffen, maar er lijkt geen sprake te zijn van een grote mate van specificiteit in gastheerkeuze. De eieren worden met honderdduizenden tegelijk in snoeren in het water afgezet. Het eerste larvestadium dringt met een speciale boorvormige snuit bij de gastheer (allerlei insecten) naar binnen. De larve vormt eerst een kapsel (cyste) en kan zich of direct ontwikkelen binnen de gastheer of zich pas verder ontwikkelen als de

eerste gastheer door een rover opgegeten wordt. Hoe de paardehaarwormen in sprinkhanen terecht komen is onduidelijk. De meeste paardehaarwormen bezitten geen mond en nemen voedsel op via de huid. Tegen de tijd dat de wormen volwassen worden begeeft de gastheer zich naar het water. De wormen verlaten de gastheer en brengen de rest van hun leven in het water door. In tijden van droogte kunnen de dieren ook op de bodem overleven en vormen dan soms grote onontwarbare kluwens. Linnaeus noemde het genus daarom *Gordius*, naar analogie met de Gordiaanse knoop. De gastheer overleeft de parasitering meestal niet. Er is geen informatie over de infectie van sprinkhanen door Gordiidae in Nederland; de groep is vrijwel niet onderzocht en er is slechts één soort (*Gordius setiger*) vastgesteld (GOODEY 1963, HEINZE 1941, KOOMEN ET AL. 1995A, MOL 1984).

★ plaat 3:6

Schimmels, bacteriën en eencelligen ★

Insekten worden vaak bevolkt door tal van micro-organismen, die soms pathogeen zijn, maar soms ook een nuttige functie in de stofwisseling van het dier vervullen. Vaak is de functie van bacteriën in het geheel niet bekend, en bij veel insecten is nog nauwelijks onderzoek naar de micro-organismen verricht. Een bekende doodsoorzaak van sprinkhanen is de schimmel *Entomophthora grylli*. De laatste stadia van de besmet-

ting verlopen snel; een schijnbaar gezond exemplaar van *Chorthippus brunneus* werd 4 dagen na het merken dood gevonden met de schimmel. De door de schimmel gedode sprinkhanen bevinden zich in een kenmerkende houding boven in grashalmen (plaat 3:6). De geëxponeerde positie van de sprinkhanen wordt waarschijnlijk bewerkstelligd door de schimmel, met het doel een zo gunstig mogelijke positie voor de verspreiding van de sporen te verkrijgen. Aldus opgehangen sprinkhanen worden soms gegeten door plooiwleugelwespen. Bij de Noordamerikaanse veldsprinkhaan *Camnula pellucida* verlopen er 13 dagen tussen besmetting en dood. Het optreden van deze schimmel is sterk gecorreleerd met zware regenval of warm vochtig weer. Onder experimentele omstandigheden bevordert regenval vlak na de dood van de sprinkhaan de groei van vruchtlichamen van de schimmel en vervolgens verspreiding van sporen. Wanneer sprinkhanen aan deze schimmel stierven bij droog en warm weer werd sporenvorming niet waargenomen (DEWHURST 1978, PICKFORD & RIEGERT 1964, RICHARDS & WALOFF 1954).

Van het voorkomen van bacteriën (Bacteria) bij sprinkhanen is zeer weinig bekend, alleen van *Coccobacillus acridiorum* wordt het voorkomen bij sprinkhanen gemeld. Over de schadelijkheid van deze parasieten is niets bekend (HARZ 1957A, RICHARDS & WALOFF 1954).