

HOOFDSTUK 5 ZANG

Het zingen of tsjirpen van sprinkhanen en krekels is één van de opvallendste kenmerken van deze dieren. Iedere natuurliefhebber kent dit zomerse geluid. Maar waarom maken ze eigenlijk geluid, en hoe doen ze dat? Dit hoofdstuk gaat nader in op dit interessante aspect van het leven van sprinkhanen en krekels. De bij het boek horende cd maakt het mogelijk om de voorbeelden direct te beluisteren.

ZINGEN EN HERKEND WORDEN

Sprinkhanen en krekels behoren met de zangcaden tot de weinige groepen insecten, waarbij het produceren van geluid een functie heeft. Voor de meeste andere insecten is geluid een toevallig bijproduct van bijvoorbeeld vliegen of eten. Sprinkhanen bezitten een zogenaamd stridulatie-apparaat om geluid te maken en bovendien goed ontwikkelde organen om geluid te horen. De geluiden worden meestal benoemd met de algemene termen zingen, tsjirpen en striduleren. Meer specifiek en afhankelijk van het karakter van de zang worden ook wel termen als tikken, zoemen, sissen en dergelijke gebruikt.

Het Euraziatische continent is rijk aan overdag zingende veldsprinkhanen. In vele andere delen van de wereld zijn vooral - de overwegend na zonsondergang zingende - sabelsprinkhanen en krekels te horen, terwijl de meeste veldsprinkhanen daar helemaal geen geluid maken (RIEDE 1987). Het (geluids)beeld van een zonnig zingend grasland of heideveld is dus vrij uniek in de wereld.

De zang wordt niet aangeleerd, maar is genetisch vastgelegd. De meeste soorten hebben een unieke zang, die te onderscheiden is van die van andere soorten. Door de genetische basis worden bastaarden van twee verwante soorten (bijvoorbeeld tussen de ratelaar, *Chorthippus biguttulus* en de bruine sprinkhaan, *C. brunneus*) gekenmerkt door een min of meer intermediair geluid, met elementen uit de zang van beide ouders. Omdat de vrouwtjes vrij sterk selecteren op de zang van mannetjes van de eigen soort, is de kans op kruisingen in de natuur echter klein (O. VON HELVERSEN & ELSNER 1977, PERDECK 1957, RAGGE 1976, 1984).

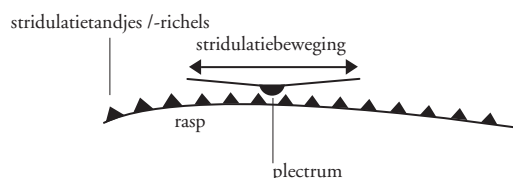
Individen van een soort produceren onder dezelfde omstandigheden in principe hetzelfde geluid. Bij nadere beschouwing klinkt ieder individu toch net weer iets anders dan andere individuen van dezelfde soort. Deze variatie in de zang is voor onze oren echter lang niet zo duidelijk als wij die van vogels kennen. Toch komen ook bij sprinkhanen lokale 'dialecten' voor, waarbij de status van deze taxa vaak niet eenvoudig te bepalen is. In het verleden zijn reeds enkele morfologisch sterk gelijkende soorten op basis van de verschillen in hun zang onderscheiden. Het belangrijkste voorbeeld daarvan is de groep van *Chorthippus brunneus*, *C. mollis* en *C. biguttulus*. Behalve de zang is ook de bouw van het stridulatie-apparaat een belangrijk onderscheidend kenmerk van deze drie soorten (JACOBS 1953, INGRISCH ET AL. 1992, LATIMER 1981A, LATIMER & SIPPEL 1987, RAGGE ET AL. 1990).

Er zijn ook soorten met een sterk op elkaar lijkende zang, die morfologisch duidelijk verschillen (bijvoorbeeld *Stenobothrus stigmaticus* en *S. apenninus*) (RAGGE 1987A). Bij een ontmoeting

tussen beide soorten zou de zang van de andere soort met die van de eigen soort kunnen worden verward. In vele gevallen komen dergelijke identiek zingende soorten niet in hetzelfde gebied voor, zodat deze verwarring in de praktijk niet optreedt. Aan de andere kant komt het ook voor dat binnen een soort duidelijke, regionale verschillen in morfologie bestaan, maar de zang overal min of meer identiek is (bijv. *Chorthippus binotatus*).

Uit het voorgaande blijkt, dat de zang - hoewel genetisch vastgelegd - lang niet altijd een indicatie geeft van de verwantschap van soorten (RAGGE 1986).

In dit hoofdstuk wordt ingegaan op de geluidsproductie, het gehoor, de structuur van geluid, de diversiteit van geluiden en de functie van zang bij sprinkhanen en krekels, met name die in West-Europa.



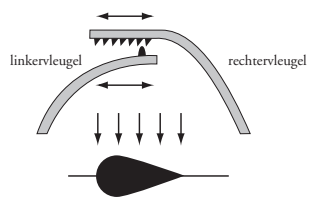
Figuur 1
Schematische weergave van het stridulatie-apparaat bij Orthoptera (algemeen principe).

STRIDULATIE-APPARAAT EN GELUIDSPRODUKTIE

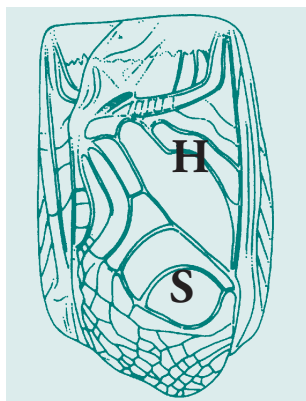
Om geluid te produceren gebruiken de meeste soorten hun stridulatie-apparaat (fig. 1). Dit apparaat bestaat uit een rij tandjes of fijne richeltjes, de rasp, en een richel, het plectrum. Bij de stridulatie bewegen de rasp en het plectrum langs elkaar, zodanig dat het plectrum de tandjes van de rasp aantikt. Bij de meeste soorten fungeren de vleugels als klankkast: ze versterken het geluid en geven het een bepaalde klankkleur. De dichtheid van tandjes op de rasp en de snelheid waarmee wordt geraspt bepalen mede de klank.

Hoewel de tandjes van de rasp min of meer symmetrisch kunnen zijn, staan ze in veel gevallen schuin in één van de bewegingsrichtingen. Daardoor kan één van beide bewegingsrichtingen van het stridulatie-apparaat beduidend meer geluid geven dan de andere. Ook bij rechte tandjes kan het voorkomen dat slechts bij één bewegingsrichting geluid wordt geproduceerd, namelijk als bij de ene bewegingsrichting het stridulatie-apparaat wel en in de andere richting niet wordt gebruikt (JACOBS 1953, KOCH ET AL. 1988, SCHUMACHER 1978). Bij het tsjirpen worden niet altijd alle tandjes van de rasp gebruikt. Zo bedraagt het aantal te onderscheiden geluidspiekjes bij een vleugelbeweging van de roepzang van de sikkelsprinkhaan (*Phaneroptera falcata*) meestal niet meer dan 20-30. Ieder van deze piekjes (pulsen) is toe te wijzen aan het tikken van het plectrum tegen één tandje (één tandstoot). Het aantal tandjes op de rasp van de sikkelsprinkhaan bedraagt echter circa 60. Slechts een deel van deze tandjes wordt dus bij de roepzang gebruikt (HELLER 1988, PERS. OBS. B. ODÉ).

Sommige soorten kunnen het geluid van hun stridulatie-apparaat met akoestische trucs versterken. Zo gebruiken veenmollen een speciaal gevormd hol waarbinnen hun zang maximaal versterkt naar buiten treedt. Boomkrekels optimaliseren de efficiëntie van hun geluidsproductie door aan de

**Figuur 2**

Het stridulatie-apparaat bij krekels (schematisch). Boven: de voorvleugels met de plaats van het stridulatie-apparaat en de stridulatiebeweging, onder: een oscillogram van het voortgebrachte geluid. Door de stridulatiebeweging gaan onderdelen van de vleugel resoneren in een bepaalde frequentie, waardoor individuele pulsen niet te horen zijn. Deze zijn dan ook niet zichtbaar in het oscillogram.

**Figuur 3**

De bovenzijde van de voorvleugels van een veldkrek (Gryllus campestris) met vleugeladering. Aangegeven zijn de voor de zang belangrijke velden (s=spiegel, H=harp).

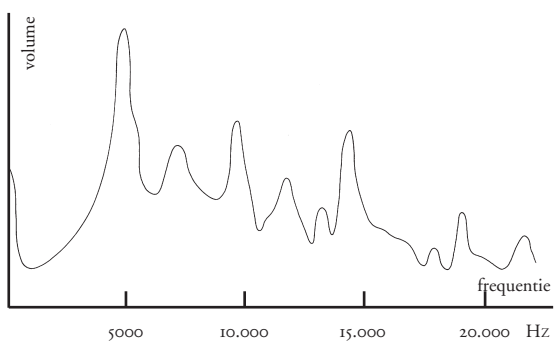
rand van een blad te striduleren (BAILEY 1991, BENNET-CLARK 1970, HUBER 1992).

Bij sabelsprinkhanen en krekels bevindt het stridulatie-apparaat zich op de voorvleugels, terwijl het bij veldsprinkhanen op de voorvleugels en achterpoten zit. Bij de doorsprinkhanen zijn ribbeltjes aanwezig aan de rand van het pronotum waar de mannetjes de achterpoten in bepaalde stadia voor de copulatie langs strijken. Voor zover bekend maakt deze striduleerbeweging bij de Europese soorten geen geluid. Sommige Aziatische soorten striduleren wel (BLACKITH 1987, FABER 1953, JACOBS 1953). Hieronder wordt het stridulatie-apparaat van krekels, sabel- en veldsprinkhanen in detail besproken.

Stridulatie-apparaat bij krekels

Bij mannetjes van krekels zit de rasp op de onderzijde van de rechter voorvleugel (fig. 2). Het plectrum, een speciaal hiervoor aangepaste vleugelader, zit op de bovenzijde van de linker voorvleugel. De vleugels met rasp en plectrum worden (meestal heel snel) over elkaar heen gestreken en produceren zo geluid. De bewegingsmotoriek bestaat in het algemeen uit simpele bewegingen van openen en sluiten.

Bij krekels worden de vleugels door de tandjes altijd precies aangeslagen met de resonantie-frequentie van de vleugels. Die resonantie-frequentie wordt sterk bepaald door twee door vleugeladers ingesloten velden, waarvan de z.g. harp het belangrijkste is (fig. 3). Bij iedere resonantie-trilling kan het plectrum één tandje verder klikken en blijft daar hangen tot de volgende trilling ruimte geeft om weer een tandje verder te klikken. De genoemde resonantie-frequentie is de oorzaak van de zuivere fluittoon die in krekengeluid te horen is (fig. 4). Deze grondtoon is bij de meeste soorten niet zo hoog (1500-6000 Hz). Bij krekels zijn daarnaast meestal harmonische boventonen aanwezig. Door de zuivere toon is krekelsang eenvoudig te onderscheiden van sprinkhanenzang (KOCH 1980, KOCH ET AL. 1988, NOCKE 1971, OTTE 1992).

**Figuur 4**

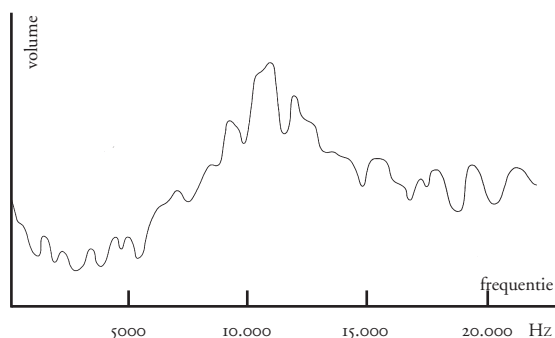
Het frequentiespectrum (geschematiseerd) van de zang van een veldkrek (Gryllus campestris). De overheersende frequenties zijn als pieken zichtbaar. Er is een opvallend smalle piek bij 4800 Hz (toonhoogte/resonantiefrequentie) met boventonen bij 9600 en 14.400 Hz. Daarnaast zijn de lage frequenties van de vleugelbeweging zichtbaar.

Stridulatie-apparaat bij sabelsprinkhanen

Bij mannetjes van sabelsprinkhanen zit de rasp op de onderzijde van de linker voorvleugel (fig. 6). Het plectrum, een speciaal hiervoor aangepaste vleugelader, zit op de bovenzijde van de rechter voorvleugel. De vleugels met rasp en plectrum worden (meestal heel snel) over elkaar heen gestreken en

produceren zo geluid. De bewegingsmotoriek van de vleugels kan bij sabelsprinkhanen heel ingewikkeld zijn. Bij vrouwtjes van enkele groepen sabelsprinkhanen (waaronder de zadelsprinkhaan, *Ephippiger ephippiger* en de struiksprinkhaan, *Leptophyes punctatissima*) ligt de rasp op de bovenzijde van de rechternvleugel. Ook bij mannetjes worden op de bovenzijde van de rechternvleugel lokaal chitinetandjes aangetroffen, die eveneens een rol bij de geluidsproductie zouden kunnen spelen.

Sabelsprinkhanen produceren een min of meer klankloos krassen, tikken of ruisen (fig. 5). Als er enige overheersende toonhoogte in het geluid zit is deze hoog (>9000 Hz). Verder is er meestal sprake van een groot aandeel van ultrasone frequenties (GRABER 1872, HARTLEY & ROBINSON 1976, HELLER 1988, SCHUMACHER 1978).

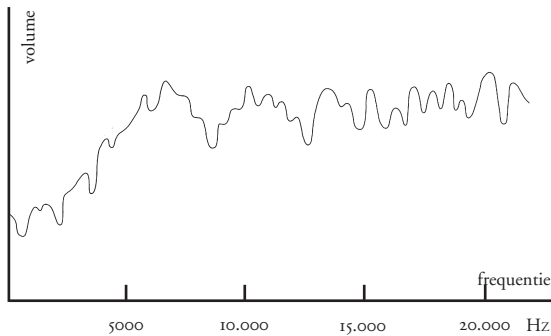
**Figuur 5**

Het frequentiespectrum (geschematiseerd) van de zang van de grote groene sabelsprinkhaan (*Tettigonia viridissima*). De overheersende frequenties zijn als pieken zichtbaar. Er is een brede piek rond 11.000 Hz, met daarnaast hogere frequenties. Verder zijn de lage frequenties van de vleugelbeweging zichtbaar.

Stridulatie-apparaat bij veldsprinkhanen

Bij veldsprinkhanen is het stridulatie-apparaat in tweevoud uitgevoerd; de linker achterpoot strijkt langs de linker voorvleugel en de rechter over de rechter voorvleugel. Het is meestal bij beide seksen aanwezig.

Bij de onderfamilie Gomphocerinae zit de rasp op een richel op de binnenzijde van beide achterdijen (fig. 7). Het plectrum is ook hier een speciaal ontwikkelde ader op beide vleugels (vena radialis media). Door de achterpoten op te tillen en de rasp langs het plectrum op en neer te bewegen wordt de vleugel in trilling gebracht. Door verschillende manieren van bewegen kunnen zowel krassende, sissende als tikkende geluiden worden geproduceerd. De achterdijen kunnen precies dezelfde parallelle beweging of juist een aan elkaar tegengestelde beweging maken. De linker- en rechterpoot kunnen dus een verschillend geluid voortbrengen. In combinatie kan dit zeer complexe geluiden opleveren. In het geluid van veldsprinkhanen overheerst geen bepaalde toonhoogte, terwijl ook het aandeel ultrasone frequenties veelal gering is (fig. 8). Bij de Acridinae (bijv. de blauwvleugelsprinkhaan, *Oedipoda caerulea*) is de zang weinig ontwikkeld en ook zelden te horen. Het geluid wordt geproduceerd door met een richel op de beide achterpoten langs een vleugelader te strijken. Deze vena intercalaris is uitgerust met (zwak ontwikkelde) tandjes (JACOBS 1953).



Figuur 8
Het frequentiespectrum (geschematiseerd) van de zang van een veldsprinkhaan (wekkertje, *Omocestus viridulus*). De overheersende frequenties zijn als pieken zichtbaar. Het gaat hier om een zeer breed spectrum aan frequenties, zonder duidelijke pieken. Frequenties onder de 5000 Hz zijn duidelijk minder sterk.

Andere geluidsproducerende organen

Soms wordt geluid gemaakt zonder gebruik te maken van de hierboven beschreven typen van het stridulatie-apparaat. Zo slaan vrijwel alle veldsprinkhanen onder bijzondere omstandigheden met één of beide achterschenen naar achteren, waarbij de achterscheen al dan niet de vleugels aantikt. Dit scheenschoppen geeft bij het aantikken van de achtervleugel een kort geluid. Bij een enkele soort (bijvoorbeeld de moerassprinkhaan, *Stethophyma grossum*) is dit tikken het belangrijkste zangtype. De boomsprinkhaan (*Meconema thalassinum*) trommelt met één (of beide) achterpoten op de ondergrond. De klappersprinkhaan (*Psophus stridulus*) maakt klapperende vlieggeluiden en heeft daarvoor speciaal ontwikkelde achtervleugels. Onder de veldsprinkhanen zijn verder enkele soorten (o.a. de rosevleugel, *Calliptamus italicus*) die mandibelgeluiden maken; ze kunnen als het ware knarsetanden. Een heel bijzondere vorm van geluidsproductie komt voor bij een Afrikaanse veldsprinkhaan, die tijdens het balt-sen geluid maakt door met de topjes van de antennen tegen elkaar te slaan (SCHMIDT 1978).

Gehoorgaan

De gehoororganen (tympanaal-organen) zitten bij krekels en sabelsprinkhanen in de beide voorschenen, juist onder de knie. Bij veldsprinkhanen zijn de gehoororganen in het achterlijf gelokaliseerd, enigszins verscholen onder de vleugels, vlak boven de basis van de achterpoten. Het gehoororgaan (met bijbehorende delen van het zenuwstelsel) is bij sprinkhanen en krekels optimaal ontwikkeld om in een wereld vol geluid de zang van soortgenoten te kunnen herkennen en om die vervolgens te kunnen opsporen. Voor de herkenning spelen zowel de toonkwaliteiten (frequenties) als ritmische kwaliteiten (patronen) van de zang een rol. Verschillende soorten krekels en sabelsprinkhanen blijken extra gevoelig te zijn voor frequenties die in hun eigen zang voorkomen. Het ultrasone deel van het geluidsspectrum kan daarbij van belang zijn, met name bij sabelsprinkhanen. Ook zeer lage frequenties (lager dan circa 100 Hz) spelen een belangrijke rol. Het gaat hier meestal om detectie van de snelle bewegingen van de vleugels (bij sabelsprinkhanen en krekels). Bij krekels zijn met name de cerci in staat om de lage frequenties van tsjirpende soortgenoten te detecteren. Veld-

sprinkhanen schijnen minder gevoelig te zijn voor de overheersende frequenties in het geluid. Het onderscheidingsvermogen in temporele zin is bij sprinkhanen en krekels goed ontwikkeld. Ze zijn vooral gevoelig voor tempo en duur van het geluid (of stiltes binnen het geluid). Van bepaalde soorten is bekend, dat de soortgeïmprimeerde ritmische patronen worden herkend en andere patronen worden genegeerd. Zo zijn sommige soorten zelfs in staat de aan- of afwezigheid van zeer kleine onderbrekingen (1,5 milliseconden!) in geluid vast te stellen (ELSNER & POPOV 1978, HARTLEY 1993, D. VON HELVERSEN 1972, O. & D. VON HELVERSEN 1994, KALMRING ET AL. 1990, KRIEGBAUM 1989B, LATIMER & SCHATRAL 1986, NOCKE 1972, RHEINLÄNDER & RÖMER 1990, ROBINSON 1990).

Het gehoororgaan is steeds 'in stereo' uitgevoerd, waarbij het linker- en rechteroor onafhankelijk functioneren. Hierdoor zijn de dieren in staat op hun gehoor in de richting van een zingende soortgenoot te bewegen (DUIJM & VAN OYEN 1948, D. & O. VON HELVERSEN 1983, RHEINLÄNDER ET AL. 1986, RHEINLÄNDER & RÖMER 1990).

Het gehoor heeft tevens een belangrijke rol bij het ontwijken van natuurlijke vijanden. De meeste sprinkhanen en krekels hebben daartoe een gehoor dat gevoelig is voor een zeer breed spectrum aan toonhoogten. Ze zijn daarmee in staat ultrasone frequenties van vleermuizen of bewegingen in de vegetatie te horen. Ook kunnen veel soorten de laagfrequente trillingen van de ondergrond, die kunnen duiden op de nadering van een predator, waarnemen. Bij krekels zijn de poten en cerci sterk ontwikkeld om dit soort trillingen van de ondergrond te voelen. Vandaar dat veel soorten bij onze nadering al zo snel stilvallen (ELSNER & POPOV 1978, HUBER 1992).

TYPEN ZANG

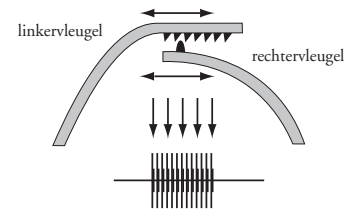
Hieronder worden de meest voorkomende typen zang besproken. Of een bepaald type wordt voortgebracht hangt af van de sociale omstandigheden waarin het zingende dier verkeert (fig. 9). De functie van de zang wordt in een volgende paragraaf besproken.

Roepzang

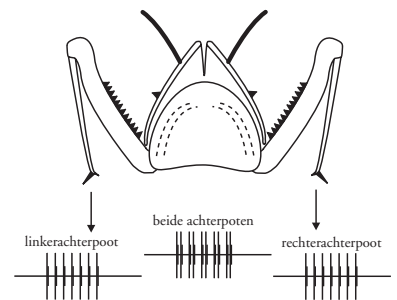
Dit is het normale geluid dat een mannetje produceert zonder dat sprake hoeft te zijn van interactie met soortgenoten. Het horen van roepzang kan stimulerend werken op mannelijke soortgenoten, waardoor koorzang kan ontstaan. In een eerste interactie met een ander mannetje wordt bij diverse soorten de roepzang afwisselend (alternerend) door beide mannetjes voortgebracht, terwijl het geluid niet noemenswaardig afwijkt van de roepzang. Soms is er een geleidelijke overgang van dit alterneren naar een waarschijnlijk meer afwerend bedoeld rivaliseergeluid. In de natuur is de roepzang veruit het meest te horen.

Antwoordzang

De antwoordzang kan worden geuit door vrouwtjes, als reactie op de roepzang van een mannetje. Meestal lijkt de antwoordzang op de roepzang, maar is zachter en korter (fig. 10). Dit type geluid komt bij vrijwel alle Gomphocerinae en enkele sabelsprinkhaan voor. Antwoordzang is in de natuur echter zeer zelden te horen. Onder de Nederlandse sabelsprinkhanen is het antwoorden van vrouwtjes alleen bij de struiksprinkhaan goed ontwikkeld (ROBINSON 1990).



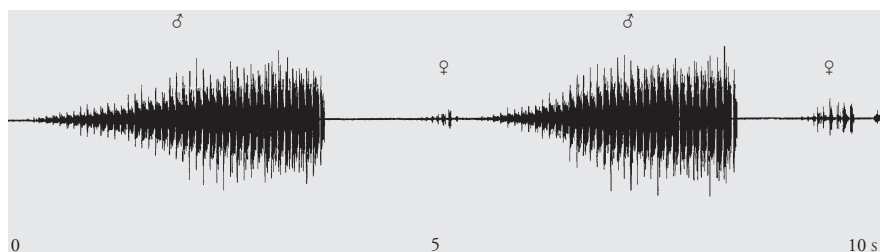
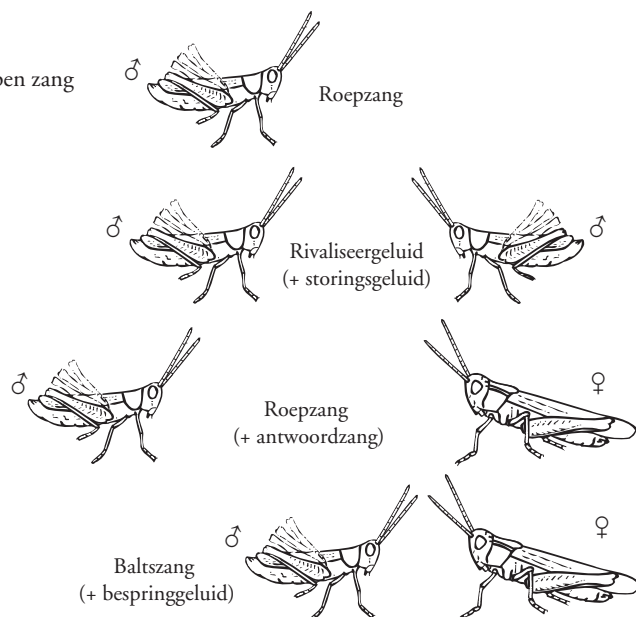
Figuur 6
Het stridulatie-apparaat bij sabelsprinkhanen (schematisch). Boven: de voorvleugels met de plaats van het stridulatie-apparaat en de stridulatiebeweging, onder: een oscillogram van het voortgebrachte geluid. Door de stridulatiebeweging klinken individuele pulsen, die bij een snelle stridulatiebeweging min of meer kunnen versmelten. Resonantie speelt slechts in geringe mate een rol.



Figuur 7
Het stridulatie-apparaat bij veldsprinkhanen (van achteren). Zichtbaar zijn de rasp op de poten en het plectrum op de voorvleugels. Net als bij sabelsprinkhanen klinken door de stridulatiebeweging individuele pulsen. Omdat de stridulatiebeweging door twee poten wordt uitgevoerd zijn individuele pulsen meestal moeilijk te onderscheiden. Resonantie speelt slechts in geringe mate een rol.

Figuur 9

Overzicht van sociale omstandigheden en typen zang bij een veldsprinkhaan.

**Figuur 10**

Oscillogram van een veldsprinkhaan (ratelaar, *Chorthippus biguttulus*). Roepzang mannetje (♂) met antwoordzang vrouwtje (♀).

Rivaliseergeluid

Het rivaliseergeluid wijkt af van de roepzang en wordt alleen voortgebracht als twee of meer mannetjes dicht bij elkaar bevinden. Bij de krekels is het rivaliseergeluid in het algemeen langer dan de roep. Bij de veldsprinkhanen en sabelsprinkhanen is het rivaliseergeluid juist vaak korter dan de roep. Enkele soorten hebben de neiging door te gaan met de roepzang en daarnaast af en toe een kort rivaliseergeluid te laten horen. Soms is het niet goed mogelijk een scheiding te maken tussen rivaliseergeluid, roepzang en storingsgeluid (zie onder). Bij een enkele soort is het rivaliseergeluid regelmatig waar te nemen (bijvoorbeeld de krasser, *Chorthippus parallelus*), maar bij de meeste soorten is het in het veld niet zo vaak te horen. In enkele gevallen rivaliseren ook de vrouwtjes onderling (HARTLEY 1993). Voor zover bekend komt dit niet bij de Nederlandse soorten voor.

Baltzang

Als een mannetje en vrouwtje in elkaars directe nabijheid zitten kan het mannetje een baltzang voortbrengen. In het algemeen zijn hierin elementen van de roepzang te herkennen. Baltzang is echter minder luid dan roepzang en gaat soms gepaard met specifieke gedragingen. Bij krekel-mannetjes bestaat de baltzang meestal uit elkaar afwisselende soorten geluid, waaronder snorrende geluiden en korte geluidspieken met een hoge toon. Vaak is een luide en een zachte fase in de baltzang te onderscheiden. Baltzang is lang niet altijd meteen bij de ontmoeting tus-

sen potentiële partners te horen. Het mannetje kan zelfs in eerste instantie met rivaliseergeluid reageren, alsof hij een ander mannetje voor zich heeft.

Bij veldsprinkhanen kan de baltzang zeer uitgebreid zijn, waarbij verschillende geluiden in een min of meer vaste volgorde herhaald worden. Lang niet alle soorten hebben een dergelijke gevarieerde baltzang. Veel soorten rekken de geluiden van de roepzang een beetje uit en produceren ze wat zachter. Een uitgebreide baltzang kan tientallen minuten duren voordat een poging tot copulatie wordt gedaan. Mannetjes maken veelal één of enkele korte geluiden vlak voor het bespringen van een vrouwtje (bespringgeluid). Na een mislukte copulatiepoging hervat het mannetje vaak de baltzang en gaat door tot de copulatie wel lukt of het vrouwtje definitief wegloupt. Mannetjes van sommige soorten kunnen afwijkende geluiden (zoekgeluiden) maken, als ze tijdens de baltzang het contact met het vrouwtje verliezen. Het baltzen wordt veelal hervat, zodra het vrouwtje weer gevonden is. Sabelsprinkhanen hebben nauwelijks een specifieke baltzang ontwikkeld. Uitzonderingen zijn *Barbitistes serricauda* (FABER 1953) en *Phaneroptera falcata*, waarvan het mannetje een specifiek geluid maakt, zodra hij de aanwezigheid van een vrouwtje bemerkt en op haar toeloopt (zie blz. 123, cd 1). Hoewel de baltzang uitgebreid kan zijn, is dit type zang in de natuur weinig te horen.

Overige geluiden

Bij verstoring produceren diverse soorten (meest) korte, felle storingsgeluiden. Dat komt voor bij sterk rivaliserende mannetjes of als een mannetje bij de paring met lastige soortgenoten te maken krijgt. Bij de veldsprinkhanen kunnen ook vrouwtjes storingsgeluiden laten horen als ze door zingende mannetjes worden benaderd. Bij veldsprinkhanen gaat het meestal om een korte stridulatiebeweging of scheenschoppen (het met grote snelheid naar achteren zwiepen van de achterschenen), hetgeen niet altijd geluid maakt. Bij sabelsprinkhanen is het storingsgeluid vaak hetzelfde als de roepzang of een afgeleide daarvan. Sommige sabelsprinkhanen (bijvoorbeeld *Ephippiger ephippiger*) kunnen een storingsgeluid produceren als ze door een predator (of mens) beetgepakt worden.

Het kort fladderen met de vleugels, terwijl het dier op de grond blijft zitten ('zitfladderen') komt voor bij veldsprinkhanen en doornsprinkhanen. De betekenis hiervan is onduidelijk.

Er zijn diverse veldsprinkhanen die bij het begin van de copulatie een kort, ritselend geluid maken bij het naar achteren strekken van de achterpoten.

FUNCTIE VAN HET GELUID

De belangrijkste functie van de zang van sprinkhanen en krekels is het contact tot stand brengen tussen de beide geslachten van de eigen soort. Door middel van de roepzang maakt het mannetje het vrouwtje er op attent waar hij zich bevindt en dat hij paringsbereid is. In verband met deze functie zingen alleen volwassen dieren. Nymfen (met name van veldsprinkhanen) maken soms wel striduleerbewegingen, maar omdat de rasp en de voorvleugels nog niet ontwikkeld zijn wordt hierbij geen geluid voortgebracht. Jonge imago's van veldsprinkhanen beginnen pas enkele dagen na

de laatste vervelling te striduleren (FABER 1953, D. & O. VON HELVERSEN 1983, JACOBS 1953, KUTSCH 1976, WEIH 1951).

Hoe de volwassen dieren elkaar vinden met behulp van de zang is verschillend voor veldsprinkhanen aan de ene kant en krekels en sabelsprinkhanen aan de andere kant.

Veldsprinkhanen

Mannetjes van veldsprinkhanen verplaatsen zich roepend en paringsbereide vrouwtjes antwoorden op de roepzang van het mannetje. Het kan dan komen tot een dialoog tussen de partners, waarbij het mannetje op het antwoordende vrouwtje toe loopt (D. & O. VON HELVERSEN 1983).

Vaak voert het mannetje na het eerste lichamelijke contact (met eventueel een eerste copulatiepoging) een baltsritueel met baltszang op. Het succes van de baltszang wordt mede bepaald door de bereidheid tot paring van het vrouwtje. De mate van ontvankelijkheid van vrouwtjes wordt hormonaal bepaald. Daarbij zijn verschillende fasen te onderscheiden. De eerste paar dagen na de laatste vervelling zijn de jonge vrouwtjes helemaal niet bereid tot paring, zelfs niet met baltsende mannetjes. Ze weren mannetjes door met hun schenen naar achteren te schoppen of springen weg. Daarna volgt een fase van enkele dagen waarin ze bereid zijn te paren met baltsende mannetjes. Indien ze dan nog niet bevrucht zijn, volgt een periode waarin ze antwoorden op de roepzang van een mannetje en ook een copulatie toelaten zonder dat er baltszang nodig is. Na een copulatie is het vrouwtje niet ontvankelijk tot de eileg geheel of ten dele achter de rug is. Daarna is ze door baltszang weer aan te zetten tot copulatie. Bij verschillende soorten veldsprinkhanen is overigens pas uitgebreide baltszang te horen, nadat het vrouwtje bij de eerste copulatiepogingen niet paringsbereid bleek. De baltszang van het mannetje lijkt dan bedoeld om het vrouwtje alsnog in de juiste stemming te krijgen. Vrouwtjes van de rosse sprinkhaan (*Gomphocerippus rufus*) worden bij het horen van baltszang minder actief (RIEDE 1983).

Rivaliseergeluiden zijn bij diverse soorten veldsprinkhanen te horen als mannetjes te dicht bij elkaar komen en elkaar horen, zien en/of voelen. Deze geluiden hebben als belangrijkste functie het benadrukken van de sekse van de participerende dieren. Het rivaliseren resulteert er veelal in, dat de mannetjes meer afstand tot elkaar nemen en weer verder gaan zoeken naar vrouwtjes (JACOBS 1953).

Sabelsprinkhanen en krekels

Mannetjes van de meeste sabelsprinkhanen en krekels blijven tijdens het roepen op één plek zitten en wachten af tot er een vrouwtje op hun roepzang afkomt. De vrouwtjes antwoorden, op een enkele uitzondering na, niet op de mannetjes. Om de vrouwtjes van grotere afstand te lokken roepen de mannetjes meestal luid en vanaf markante plekken. Hiertoe zoeken ze elkaar vaak op en zingen afwisselend (alternerend) of in koor. Een vrouwtje kan zo'n groep door het luidere geluidsvolume makkelijker vinden in een groot gebied. Binnen de groep heeft het vrouwtje ook een relatief grote trefkans op een geschikte partner (JONES 1966). Van sommige soorten is bekend, dat de vrouwtjes mannetjes prefereren met bepaalde zangkwaliteiten. Zo kunnen vrouwtjes van enkele soorten het grootste en/of meest vitale

mannetje vinden aan de hand van de zang. Deze mannetjes bezitten genen voor een sterk nageslacht en kunnen ook de grootste spermatofoor overdragen. Het is bevorderlijk voor de eiproduktie van het vrouwtje om een grote spermatofoor te bemachtigen (zie ook hoofdstuk 4) (BAILEY 1985, LATIMER & SIPPEL 1987).

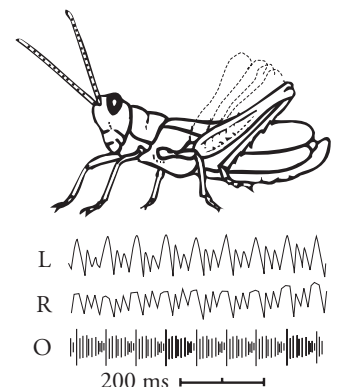
Hoewel verschillende soorten in koor roepen, heeft de roepzang met name bij sabelsprinkhanen ook een functie in het op afstand houden van andere mannetjes. In het veld roepen de mannetjes veelal op een zekere minimumafstand, die bepaald wordt door het geluidsniveau van de meest nabijge burens. Er is bij sommige soorten zelfs sprake van concurrentie om de betere zangposten (LATIMER 1980, 1981B, LATIMER & SCHATRAL 1986, RHEINLÄNDER & RÖMER 1990, SCHATRAL ET AL. 1984). Bij verschillende sabelsprinkhanen spelen naast de zang ook trillingen van het substraat een rol bij het vinden van roepende mannetjes. Vrouwtjes van de kleine groene sabelsprinkhaan (*Tettigonia cantans*) laten zich mede leiden door de trillingen die het roepende mannetje doorgeeft aan de tak of spriet waar hij op zit. Mannetjes van de zadelsprinkhaan (*Ephippiger ephippiger*) sidderen geluidloos bij het signaleren van een vrouwtje ter aanvulling op hun zang. Dit helpt het vrouwtje eveneens om een mannetje te vinden (KEUPER & KÜHN 1983, LATIMER & SCHATRAL 1983, STIEDL & KALMRING 1989).

Risico's

Het maken van geluid kan echter ook negatieve gevolgen hebben. Zo zijn sommige parasieten en predatoren in staat om hun prooi te lokaliseren aan de hand van het geluid (zie ook blz. 43 e.v.). Er is een aantal manieren te bedenken waarmee zulke risico's te beperken zijn:

- Als alleen de mannetjes zingen, lopen die in principe veel risico op predatie, terwijl vrouwtjes niet op het gehoor kunnen worden opgespoord. Een nadeel is echter, dat de vrouwtjes, die op het geluid van mannetjes afkomen (met name bij sabelsprinkhanen en krekels) door hun activiteit eerder worden opgemerkt. Sommige predatoren zijn gespecialiseerd in het vinden van vrouwtjes in de omgeving van (onbeweeglijke of verstopt) zingende mannetjes (O.A. SAKALUK ET AL. 1984).
- Door alleen in de avond en nacht te zingen wordt de kans verkleind om gevonden te worden door predatoren die ook hun gezichtsvermogen nodig hebben om hun prooi op te sporen. Dit beperkt predatie door o.a. vogels.
- Door voldoende stiltes in de zang te laten vallen om goed te kunnen luisteren naar eventueel naderend gevaar (O. & D. VON HELVERSEN 1994).
- Door snel stil te vallen bij het minste geluid of de geringste trilling van het substraat.
- Door minder goed te lokaliseren geluid te produceren. Dit kan door alternerend te zingen of in koren. Hierdoor zijn individuele dieren niet goed te vinden. Ook korte, onregelmatige en hoogfrequente geluiden zijn voor predatoren minder goed te lokaliseren.
- Door tijdens het zingen stil te blijven zitten, en alleen geluidloos rond te lopen.
- Door verborgen te zingen: in een hol, in een struik of net onder de top van een hoge plant (SCHATRAL ET AL. 1984).

Figuur 11
Detail van pootbewegingen van de ratelaar (*Chorthippus biguttulus*) met bijbehorend oscillogram. De verschillen tussen de bewegingen van beide achterpoten zijn opvallend. L=linkerpoot, R=rechterpoot, O=oscillogram. Naar O. & D. von Helversen (1994).



STRUCTUUR VAN HET GELUID

In de literatuur wordt niet erg consequent omgegaan met de begrippen die de structuur van het geluid van sprinkhanen en krekels beschrijven. Dat is voor een belangrijk deel het gevolg van de grote variatie in de structuur en de manier van voortbrengen van de geluiden. Deze variatie wordt nog eens versterkt doordat tempo en klank van de zang van een soort afhankelijk zijn van de temperatuur. Bovendien worden (ook bij lage temperaturen) de meeste geluiden zo snel voortgebracht, dat het zonder audio-visuele hulpmiddelen vrijwel onmogelijk is alle facetten van de structuur en de manier van voortbrengen te ontdekken. Vroeger werd de structuur dan ook voornamelijk beschreven op basis van de door het menselijk oor te onderscheiden eenheden (BROUGHTON 1963: chirp, zie ook onder echeme), een techniek, die nu nog wordt toegepast op de zang van soorten, waarvan alleen het geluid bekend is en niet de bewegingen van het stridulatie-apparaat.

Tegenwoordig is door (grafische) detailanalyse van de geluiden, gekoppeld aan analyse van de poot- of vleugelbewegingen, de structuur van het geluid beter weer te geven en te beschrijven (fig. 11, 12, 13). Met name wat de poot- of vleugelbewegingen betreft zijn pas vrij recent technieken ontwikkeld en gedetailleerde gegevens bekend geworden. Er zijn op dit moment nog maar weinig soorten in de Benelux,

waarvan de bewegingen van het stridulatie-apparaat nog niet in detail bekend zijn (O.A. ELSNER 1974, HELLER 1988, O. VON HELVERSEN & ELSNER 1977).

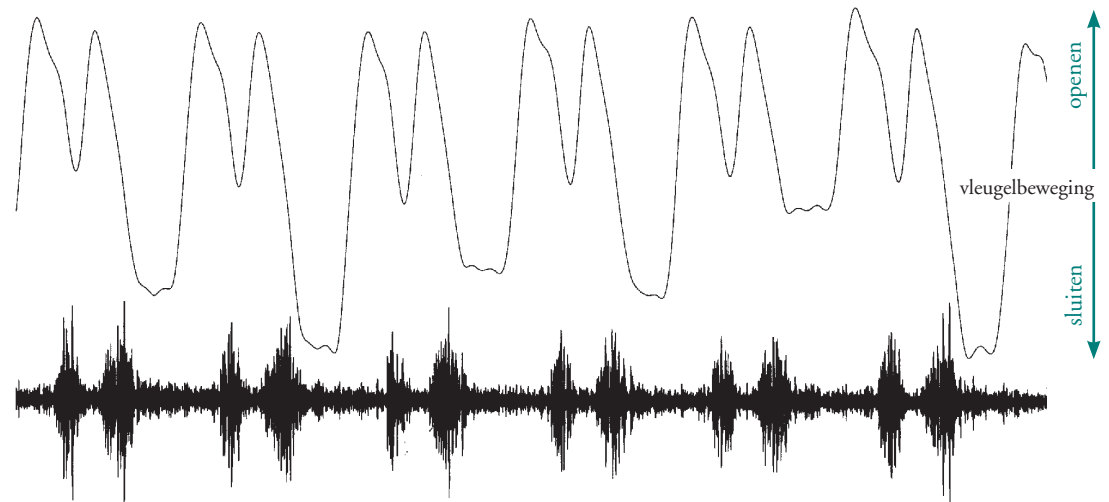
De hier gebruikte terminologie voor de structuur van het geluid sluit aan bij de in Engeland ontwikkelde terminologie (BROUGHTON 1976, RAGGE, O.A. 1986 EN 1987A, PERS. MED. D.R. RAGGE). Daarbij worden de onderdelen gedefinieerd en benoemd en worden mogelijkheden gegeven om de temporele aspecten van deze onderdelen, zoals de duur, eenduidig te bepalen. Met behulp van deze terminologie zijn op dit moment sprinkhaan- en krekengeluiden op de meest consistente en objectieve manier te beschrijven. Bovendien wordt deze terminologie veel gebruikt in recente Europese literatuur. Van klein naar groot zijn daarbij de volgende onderdelen te onderscheiden:

- *puls*
- *syllabe*
- *echeme*
- *echemereeks*
- *echemereeks van tweede orde*

Deze terminologie heeft steeds betrekking op de onderdelen die bij analyse van het geluid zichtbaar gemaakt worden en wat betreft de grotere onderdelen ook met onze oren hoorbaar zijn. Deze onderdelen worden steeds benoemd op basis

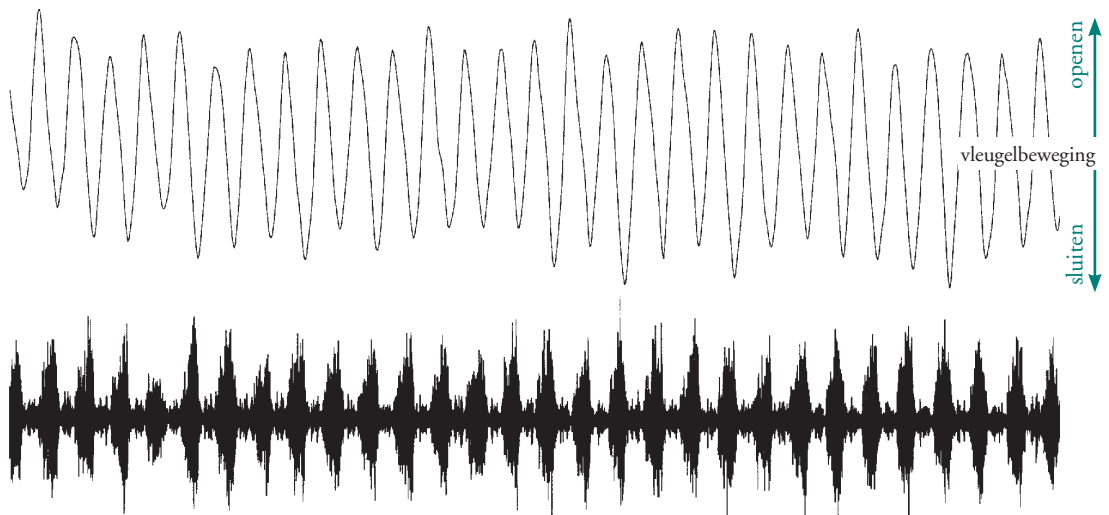
Figuur 12

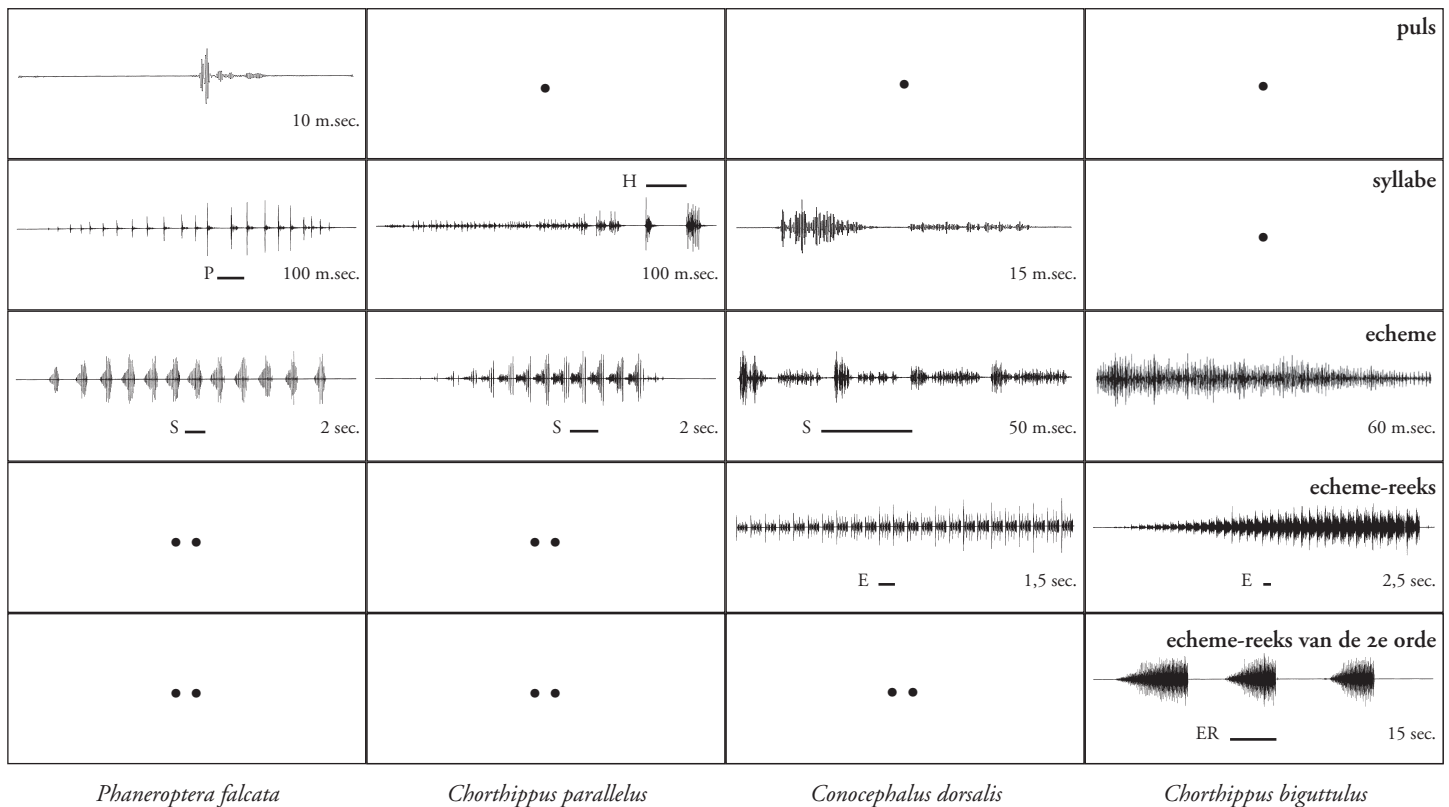
Detail van vleugelbewegingen van de grote groene sabelsprinkhaan (*Tettigonia viridissima*) met bijbehorend oscillogram. De syllaben zijn steeds twee aan twee in echemes verenigd. Boven: vleugelbeweging; onder: oscillogram.



Figuur 13

Detail van vleugelbewegingen van de kleine groene sabelsprinkhaan (*Tettigonia cantans*) met bijbehorend oscillogram. De syllaben worden in een lange aaneensluitende serie (echeme) verenigd. Boven: vleugelbeweging; onder: oscillogram.





van de bijbehorende bewegingen van het stridulatie-apparaat (fig. 14). De temporele aspecten van onderdelen van de zang worden weergegeven in fig. 15. Hierbij worden de volgende definities gebruikt:

- duur** De duur is de tijdsduur van het begin tot en met het einde van de geluidsproductie van het element.
- periode** Deze is gelijk aan de duur van het element plus het interval.
- interval** Dit is de tijdsduur tussen het einde van de geluidsproductie van het ene en het begin van de geluidsproductie van het volgende element. Je kunt bijvoorbeeld spreken van een interval tussen echemes, syllaben, halfsyllaben, etc.
- tempo** Hiermee wordt het aantal elementen dat per tijds-eenheid wordt voortgebracht aangegeven. Voorbeelden zijn het tempo van de syllaben (binnen een echeme) of het tempo van de echemes (binnen de echemereeks) (tempo niet aangegeven in fig. 15).

Hieronder worden de onderdelen van de zang besproken van klein naar groot.

Puls

De puls is het kleinste onderdeel van door sprinkhanen en krekels geproduceerd geluid (fig. 14). Dit is het geluid dat ontstaat door het tikken van het plectrum op één tandje van de rasp van het stridulatie-apparaat. Het geluid van een puls duurt hoogstens enige milliseconden. Het is dan ook onmogelijk afzonderlijke pulsen te horen, mede omdat ze meestal zeer snel na elkaar worden voortgebracht en in elkaar overvloeien. Met gespecialiseerde apparatuur zijn de afzonderlijke pulsen van sommige geluiden zichtbaar te maken. Bij veldsprinkhanen (met twee onafhankelijk van

elkaar functionerende stridulatie-apparaten) is dat zeer moeilijk.

Syllabe

De syllabe is de volgende grotere eenheid (fig. 14). Deze wordt gedefinieerd als het geluid dat ontstaat bij het eenmaal heen en weer bewegen van het stridulatie-apparaat: één keer openen en sluiten van de vleugels of één keer op en neer gaan van de achterpoten (BROUGHTON 1963). Beide bewegings-richtingen kunnen geluid produceren. Er zijn dus in principe twee halfsyllaben (hemisyllaben) te onderscheiden, ieder voortgebracht bij een beweging in één richting. Deze halfsyllaben kunnen vloeiend in elkaar overgaan of ze kunnen gescheiden zijn door een korte stilte. Ook is het mogelijk, dat slechts één van beide bewegingsrichtingen geluid produceert en de andere niet. Dan is er slechts één halfsyllabe. In sommige gevallen maakt het stridulatie-apparaat zulke ingewikkelde bewegingen, dat het moeilijk is om syllaben aan te wijzen. Zo kan binnen een halfsyllabe de beweging in een richting één of meerdere malen stoppen alvorens te worden voortgezet (bijv. bij de zompsprinkhaan, *Chorthippus montanus*). Door dit (herhaald) stoppen ontstaan z.g. hiaten (van enkele milliseconden) in de geluidsproductie (fig. 14). In de literatuur wordt de term hiaten ('gaps') verwarrend genoeg ook wel gebruikt voor korte intervallen.

Ook kunnen bij veldsprinkhanen (bijv. het knopspruitje *Myrmeleotettix maculatus*) snelle syllaben worden voortgebracht door een trillende beweging van de achterpoten, terwijl die poten tevens traag op en neer gaan. Verder zijn er sabelsprinkhanen, die hun vleugels bij sommige syllaben verder openen of sluiten dan bij andere. In al deze gevallen is er voor gekozen dat het duidelijk omkeren van de bewegingsrichting aangeeft waar een nieuwe (half)syllabe begint.

Figuur 14

Naamgeving van de onderdelen van de zangstructuur aan de hand van oscillogrammen van vier verschillende soorten.

- P = puls,
S = syllabe,
E = echeme,
ER = echemereeks,
H = hiaat,

- = bij intact dier (twee achterpoten) niet goed te onderscheiden,
- = niet aanwezig bij deze soort.

Aangezien de poten van veldsprinkhanen onafhankelijk van elkaar kunnen bewegen hoeft de syllabe van de ene poot niet tegelijkertijd met die van de andere poot te klinken. De bewegingen zijn bijna nooit precies in fase. In een extreem geval valt de opgaande beweging van de ene poot samen met de neergaande beweging van de andere.

Soms beweegt het stridulatie-apparaat zonder dat er geluid waar te nemen is, bijvoorbeeld bij de eerste pootbewegingen van het tsjirpen van de krasser (*Chorthippus parallelus*). Mogelijk hebben rasp en plectrum dan nog geen contact.

Syllaben kunnen bij een soort verschillend klinken, bijv. afhankelijk van de snelheid van bewegen. Bij diverse soorten zijn de afzonderlijke syllaben te horen, bij enkele soorten alleen als ze bij koel weer traag zingen. Bij weer andere soorten zijn ze altijd te snel om te kunnen onderscheiden.

Door enkele Duitse wetenschappers is de term 'syllabe' bij de zang van de ratelaar (*Chorthippus biguttulus*) ten onrechte gebruikt in plaats van de term 'echeme' (zie onder).

Echeme

Het echeme (spreek uit: iekiem) is het eerstvolgende grotere element (fig. 14). Het komt uit het Grieks (ἡχημα) en betekent: een geluid. Het echeme is hier gedefinieerd als een reeks van syllaben van de eerste orde (BROUGHTON 1976). Het gaat om volgens een min of meer vast patroon herhaalde syllaben, ongeacht of deze direct op elkaar aansluiten of na korte pauzes op elkaar volgen. Een echeme is in principe reproduceerbaar. Het kleinste echeme bestaat uit 2 syllaben (fig. 12), het grootste kan uit een langdurig aangehouden opeenvolging van syllaben bestaan (fig. 13). In sommige gevallen heeft de reeks een geringe consistentie, zodat deze beter te omschrijven is als een serie van syllaben. Dat geldt bijvoorbeeld voor de zang van de sikkelsprinkhaan (*Phaneroptera falcata*) en de struiksprinkhaan (*Leptophyes punctatissima*), waarbij langdurig en onregelmatig syllaben worden herhaald en waarbij alleen bij hogere zangactiviteit een zekere regelmaat wordt bereikt. Daarbij is bovendien de tijd tussen syllaben langer dan de duur van de afzonderlijke syllaben.

Het echeme komt in veel gevallen overeen met wat in oudere literatuur als 'chirp' (tsjirp) is aangegeven. Het begrip 'chirp'

is gedefinieerd als de (herhaalde) geluidseenheid die wij met ons gehoor niet in kortere onderdelen kunnen verdelen (BROUGHTON 1963, DUIJM & KRUSEMAN 1983). Deze eenheid is daarmee nogal subjectief. Indertijd is de term 'tsjirp' mede ingevoerd, omdat nauwkeurige bewegingsregistraties nog niet beschikbaar waren en toch de behoefte bestond de structuur van het geluid te beschrijven. De subjectiviteit blijkt bijvoorbeeld uit de beschrijving van de geluiden van een aantal soorten door Duijm & Kruseman (1983). Een echeme van de zompsprinkhaan (*Chorthippus montanus*) (met circa 15 syllaben met een duur van circa 200 milliseconde, zie blz. 294), wordt door hen een 'tsjirp' genoemd, terwijl één syllabe (duur circa 60 milliseconde) van het echeme van het wekkertje (*Omocestus viridulus*) (zie blz. 254) hier ook als een 'tsjirp' wordt beschouwd. In beide gevallen duren de stiltes tussen syllaben circa 5 milliseconde. Er ontstaan bij het gebruik van de term 'chirp' ook problemen bij de zang van soorten, die 's nachts bij tragere bewegingen van het stridulatie-apparaat anders zouden moeten worden benoemd dan overdag in de volle zon. Om verwarring te beperken en omdat het gebruik van de eenheid echeme beter aansluit bij de striduleerbewegingen is hier voor deze in Europa ingeburgerde term gekozen.

Echemereeks

Naast het echeme wordt hier voor sommige soorten veld- en sabelsprinkhanen de echemereeks gehanteerd als term voor het min of meer constante samenstel van een aantal echemes (fig. 14). Uiteindelijk kunnen een aantal echemereeksen verenigd zijn in een echemereeks van de tweede orde. Hierbij is sprake van een min of meer 'vaste' ordening van echemereeksen, zoals dat in de roepzang van de ratelaar (*Chorthippus biguttulus*) het geval is (fig. 14). Een langdurige opeenvolging van echemereeksen van verschillende lengte (bijvoorbeeld *Metrioptera bicolor*) wordt echter niet benoemd als een echemereeks van de tweede orde.

Hoewel de gebruikte terminologie dus het nodige houvast biedt bij het benoemen van onderdelen, blijven er door de grote variatie in de opbouw van de zang uitzonderingen bestaan, waarbij de terminologie tekort schiet.

Figuur 15

Overzicht van de temporele variabelen, te bepalen aan zang, aangegeven voor een echeme en een syllabe van de zang van een veldsprinkhaan (*Chorthippus parallelus*).

