

Over oorzaken van habitatverschillen bij veldsprinkhanen

J.C.M. Musters &
W.K.R.E. van Wingerden

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem

Samenvatting

Het onderzoek naar de oorzaken van de habitatverschillen tussen veldsprinkhaansoorten heeft zich in de beginfase gericht op de eisen van de nymfen en imago's ten aanzien van het biotische en abiotische milieu. Daarna zijn pas de milieu-eisen van de eieren onderzocht, met name die ten aanzien van vochtigheid en temperatuur. De hypothese die hier wordt geformuleerd, zegt dat de temperatuur nabij het bodemoppervlak, door de invloed van deze temperatuur op de ontwikkelingsduur van de eieren, van grote invloed is op de habitatverschillen tussen veldsprinkhaansoorten. De eiontwikkelingsduur bleek tussen soorten sterk te verschillen. Tevens werd er een relatie gevonden tussen de eiontwikkelingsduur en het microklimaat in het habitat. Bij twee van de tien onderzochte soorten is het habitat echter beperkter dan verwacht zou worden op grond van de eiontwikkelingsduur.

Historisch overzicht

Er is in de loop der jaren veel beschrijvend onderzoek gedaan naar de verspreidingspatronen van sprinkhaansoorten over verschillende biotopen (b.v. heischrale graslanden, hooilanden, ruigten, rietlanden, natte graslanden, kalkgraslanden, heiden). Hieruit is gebleken dat de habitats¹ van veldsprinkhaansoorten sterk van elkaar verschillen en als gevolg hiervan de samenstelling van de sprinkhaanfauna tussen biotopen. Men heeft dan ook voorgesteld de soortensamenstelling van sprinkhanen te gebruiken als indicator voor het microklimaat (Franz 1931, 1933), het biotoop (Röber 1949, Marchand 1953).

Dit beschrijvend onderzoek heeft geleid tot verschillende hypothesen over de oorzaken van de habitatverschillen. Joern (1982) toonde aan dat de structuur van de vegetatie de verspreidingspatronen van sprinkhaansoorten sterk bepaalt. Sängner (1977) had al eerder geconcludeerd dat de wijze waarop soorten zich voortbewegen en baltsen, uiteenlopende eisen stelt aan de vegetatiestructuur. Daarnaast toonden Choudhuri (1958), Kelly-Stebbing & Hewitt (1972), Oschmann (1973) en Ingrisch & Boekholt (1983) aan dat de soortspecifieke eisen ten aanzien van de eiafzetplaats mede bepalend zijn voor het habitat.

Wat betreft de rol van het microklimaat in het habitat werden aanvankelijk alleen de eisen van nymfen en imago's onderzocht. Franz (1931, 1933) verklaarde verspreidingspatronen met behulp van verschillen in temperatuureisen en verschillen in temperatuur tussen de biotopen. Jacovlev & Krüger (1953), Jacovlev (1957, 1959) en Kaltenbach (1963) toonden aan dat het vermogen tot regulatie van de transpiratie tussen de soorten verschilt en concludeerden dat verschillen in luchtvochtigheid van invloed zijn op de verspreidingspatronen van sprinkhaansoorten. Echter uit resultaten van proeven in temperatuur- (Jacovlev & Krüger 1954) en luchtvochtigheidsorgels² (Ingrisch 1980) is gebleken dat er geen verschillen bestaan tussen preferenties van soorten ten aanzien van temperatuur of luchtvochtigheid. Ingrisch (1980) concludeerde hieruit dat deze twee factoren dan ook geen oorzaken kunnen zijn van de habitatverschillen tussen soorten en dat deze oorzaken eerder in de eisen van eieren dan van nymfen en imago's gezocht moeten worden. Echter, het ontbreken van verschillen in preferentie tussen soorten sluit naar onze mening verschillen in groei, reproductie, vitaliteit of mortaliteit bij uiteenlopende temperatuur- en vochtigheidsniveaus niet uit. Eerder waren Uvarov (1966) en Hunter-Jones (1970) tot de slotsom gekomen dat bepaalde temperatuur condities en de aanwezigheid van water noodzakelijk zijn voor het tot ontwikkeling komen van sprinkhaaneieren. Ingrisch (1983) toonde aan dat de eieren van 'hygrofiële'³ soorten een geringe en de eieren van 'xerofiële'³ soorten een grote droogtetolerantie hebben. Verder bleken de eieren van zowel 'hygrofiële' als 'xerofiële' soorten in hoge mate vochttoerant. Deze resultaten maken duidelijk waarom 'hygrofiële' soorten niet in droge biotopen voorkomen. Echter, waarom 'xerofiële' soorten *niet* in vochtige biotopen voorkomen kan hiermee

1) Habitat wordt gedefinieerd als het geheel van (a-)biotische factoren die het milieu van de soort bepalen

2) Temperatuur- en luchtvochtigheids-orgels zijn proefopstellingen waarin de dieren de keuze hebben uit een reeks van temperaturen en luchtvochtigheden. Hiermee kunnen van soorten de preferenties worden bepaald.

3) De aanduiding van een soort met 'hygrofiel' of 'xerofiël' wil zeggen dat deze soort zijn hoogste dichtheden in vochtige respectievelijk droge milieus bereikt.

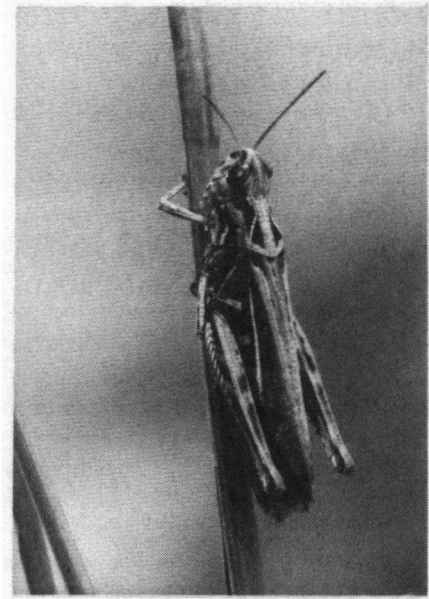


Foto 1. Warm grasland met droge, schrale vegetatie (met o.a. buntgras, schaapegras, muizeoor en korstmossen); karakteristieke sprinkhaansoort is *C. mollis*.

niet worden verklaard. Er moeten dus nog andere factoren een rol spelen bij het tot stand komen van habitatverschillen.

Sprinkhanen in gematigde klimaatzones: een race tegen de tijd.

Een aanwijzing om welke factor het zou kunnen gaan, werd verkregen uit het feit dat in schrale graslanden met een ijle vegetatie meer sprinkhaansoorten voorkomen dan in nutriëntrijke graslanden met een dichte en hoge vegetatie (Van Wingerden & Bongers 1989, Van Wingerden et al. 1991a), en uit het feit dat nymfen van *C. parallelus* (Zetterstedt) in laatstgenoemde graslanden laat in het seizoen uit het ei komen. Naar aanleiding daarvan formuleerden Van Wingerden et al. (1991b) de hypothese dat de eisen van de eieren ten aanzien van het temperatuurniveau een belangrijke oorzaak vormen voor de habitatverschillen. Het veronderstelde mechanisme achter deze hypothese is dat de structuur van de vegetatie grote invloed heeft op de temperatuur nabij het bodemoppervlak (Barkman & Stoutjesdijk 1987). Juist nabij dit oppervlak worden de eipakketten afgezet. Als de eiontwikkeling temperatuursafhankelijk zou blijken en de snelheid van de eiontwikkeling per soort uiteen zou blijken te lopen, kunnen soorten met een langzame eiontwikkeling niet voorkomen in relatief koele graslanden (o.a. graslanden met hoge en dichte vegetatie, natte graslanden). Deze bereiken hier dan te laat het volwassen stadium om nog (voldoende) eieren af te kunnen zetten die voor de winter de prediapaauze-ontwikkeling⁴ kunnen voltooien.

Resultaten van de experimenten over de invloed van de temperatuur op de eiontwikkeling.

Voor tien soorten werd de duur van de eiontwikkeling na de diapauze bepaald bij een reeks van temperaturen. Uit de hoge Q_{10} -waarden⁵ (Tabel 1) blijkt dat de eiontwikkeling sterk temperatuurafhankelijk is en dat de duur van de eiontwikkeling na de diapauze tussen de soorten sterk uiteenloopt, van *Stenobothrus stigmaticus* (Rambur) met de langste eiontwikkeling tot *Omocestus viridulus* (Linnaeus) met de kortste eiontwikkeling. Om de geldigheid van onze hypothese te toetsen is een vergelijking gemaakt tussen de plaats van de soorten in deze rangorde en hun

4) Ontwikkelingsperiode die de eieren moeten doormaken alvorens in winterrust te kunnen gaan.

5) $Q_{10} = V_{t+10}/V_t$ waarbij

V = 1/lengte van de eiontwikkeling (in dagen)

t = temperatuur (in :C)

Soort	Habitat	Ontwikkelings- duur		Q ₁₀
<i>S. stigmaticus</i>	Droge, schrale graslanden met een matig dichte, maar korte vegetatie. ¹	A	lang	4.1
<i>C. mollis</i>	Op droge bodems met erg geringe biomassa van de vegetatie en een grote horizontale heterogeniteit. ² Droge graslanden met open vegetatie. ³	B	↑	3.6
<i>C. biguttulus</i>	Op droge bodems met een laag grondwaterpeil. ³ Graslanden met een geringe biomassa van de vegetatie en een matige horizontale heterogeniteit; op zuid georiënteerde kalkhellingen. ²	C		3.9
<i>S. lineatus</i>	Droge, korte grazige heiden. ⁴ Graslanden met tamelijk geringe biomassa van de vegetatie en matige horizontale heterogeniteit. ¹	D		3.6
<i>C. brunneus</i>	Graslanden met zowel een hoge als geringe biomassa van de vegetatie. ² Op het zuiden georiënteerde wegbermen en gestoorde rand begroeiingen met onvolledige bodembedekking. ⁵	D	↓	3.6
<i>C. albomarginatus</i>	Graslanden met hoge biomassa van de vegetatie en geringe horizontale heterogeniteit. ²	D		3.6
<i>C. parallelus</i>	Zowel warme als koele, vochtige plaatsen. ⁶ Graslanden met zowel hoge als geringe biomassa van de vegetatie. ² Koele en vochtige plaatsen. ⁷	E		3.1
<i>C. montanus</i>	Zeer vochtige tot natte graslanden. ²	E	↓	3.1
<i>M. grossus</i>	Natte <i>Molinia</i> graslanden. ³	E		3.0
<i>O. viridulus</i>	Zowel warme als koele, vochtige plaatsen. ⁶ Optimum in graslanden met een tamelijk geringe biomassa van de vegetatie en een matige horizontale heterogeniteit. ²	DE ⁸	kort	3.5

¹) Bron: Van Wingerden & Bongers (1989); ²) Bron: Van Wingerden et al. (1991a); ³) Bron: Marchand (1953); ⁴) Bron: Luneau (1950); ⁵) Bron: Ingrisch (1981, 1987); ⁶) Bron: Oschmann (1973); ⁷) Bron: Jacovlev (1959); ⁸) *O. viridulus* verschilt significant van *S. lineatus*, maar niet van *C. brunneus*, *C. albomarginatus*, *C. parallelus*, *C. montanus* en *M. grossus*.

Tabel 1. Habitatbeschrijvingen, zoals gevonden in de literatuur, rangschikking naar ontwikkelingsduur, en Q₁₀-waarden voor tien veldsprinkhaansoorten. Als de letters achter de soorten verschillen betekent dit, dat de regressielijnen (eiontwikkelingsduur uitgezet tegen de temperatuur) significant van elkaar verschillen (F-toets, p<0.05).

habitats (Tabel 1). *S. stigmaticus*, *Chorthippus mollis* (Charpentier) en *C. biguttulus* (Linnaeus) hebben de langste eiontwikkeling; hun verspreidingspatronen zijn, overeenkomstig de hypothese, beperkt tot droge graslanden met een open en schrale vegetatie (Foto 1), dat wil zeggen de warmste graslanden. *C. brunneus* (Thunberg) en *C. albomarginatus* (Degeer) hebben een kortere eiontwikkeling en hun verspreidingspatronen reiken dan ook tot in minder warme graslanden (Foto 2). *C. parallelus*, *C. montanus* (Charpentier) en *Mecosthetus grossus* (Linnaeus) hebben de kortste eiontwikkeling; hun verspreidingspatronen reiken, overeenkomstig de hypothese, tot in vochtige graslanden met een hoge, dichte vegetatie (Foto 3), de koelste graslanden dus. *S. lineatus* (Panzer) komt echter uitsluitend voor in de warmste graslanden, terwijl deze soort op grond van de lengte van de eiontwikkeling (vergelijkbaar met *C. brunneus* en *C. albomarginatus*) ook in koelere biotopen zou kunnen voorkomen. Het zwaartepunt van het verspreidingspatroon van *O. viridulus* zou, op grond van zijn korte eiontwikkelingsduur, in de koelste graslanden moeten liggen, evenals dat het geval is voor *C. parallelus*, *C. montanus* en *M. grossus*. Bovendien zou het zwaartepunt koeler moeten liggen dan dat van *C. albomarginatus*. Het verspreidingspatroon van *O. viridulus* reikt wel tot in koele graslanden, maar zijn dichtheid is daar altijd veel lager dan die van de genoemde soorten, terwijl zijn optimum in graslanden met een tamelijk schrale vegetatie dus in relatief warme graslanden ligt.

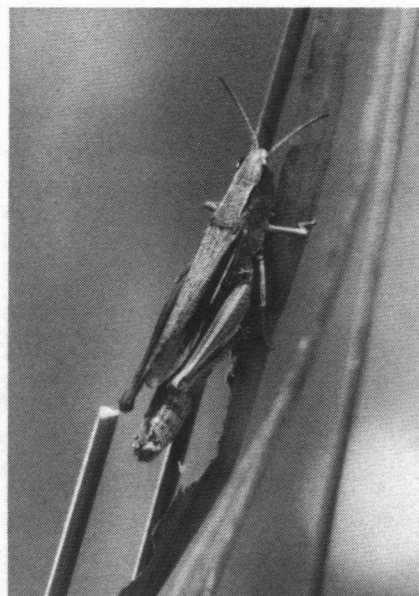


Foto 2. Tamelijk koel grasland met hoge biomassa van de vegetatie (met o.a. witbol, gewoon struisgras en Engels raaigras); karakteristieke sprinkhaansoort is *C. albomarginatus*.

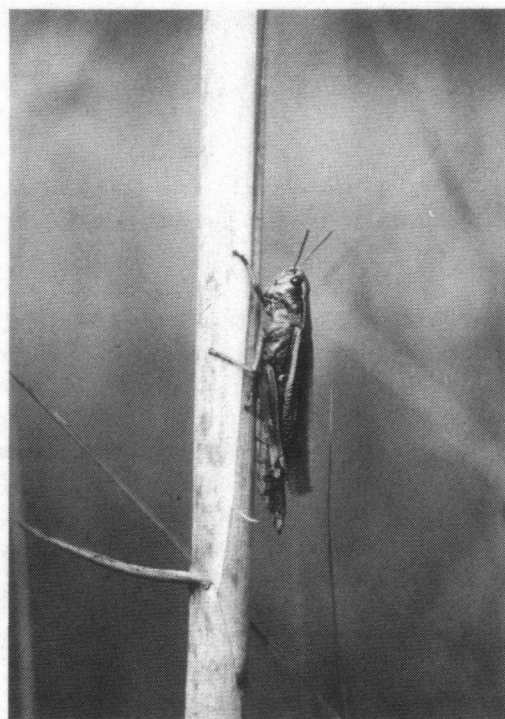


Foto 3. Koel en vochtig grasland met hoge en dichte vegetatie (met o.a. pijpestrootje, dopheide en gagel); karakteristieke sprinkhaansoort is *M. grossus* (Foto: P. Musters).

Conclusie

Er is een correlatie gevonden tussen de eiontwikkelingsduur van de soorten en het temperatuurniveau in het milieu van de eieren. Deze correlatie maakt het zeer aannemelijk dat verschillen tussen soorten in temperatuureisen met betrekking tot hun eiontwikkeling een belangrijke oorzaak vormen voor hun habitatverschillen. De lange eiontwikkelingsduur van de 'xerofiele' soorten *S. stigmaticus*, *C. mollis* en *C. biguttulus* verklaart tevens waarom zij niet in vochtige graslanden voorkomen. De temperatuur is daar te laag; de aanduiding 'thermofiel' voor deze soorten lijkt dus een betere dan 'xerofiel'.

De verschillen in habitat tussen soorten zijn echter niet volledig te verklaren met behulp van de temperatuur- en vochtigheidseisen van de eieren (*S. lineatus*, *O. viridulus*). Hier spelen waarschijnlijk ook andere factoren een rol. De hoofdvraag daarbij is of op zoek gegaan moet worden naar andere milieu-eisen van de eieren, of dat teruggegaan moet worden naar de eisen van de nymfen en imago's. Het is immers mogelijk dat de nymfale ontwikkelingsduur van *S. lineatus* meer warmte vereist dan die van *C. brunneus* en *C. albomarginatus*. Er kan ook gedacht worden aan verschillen in de behoefte van nymfen en imago's aan beschutting tegen regen, lage temperaturen en intense zonnestraling (Lensink 1963, Musters et al. 1989), verschillen in gevoeligheid voor hoge vochtigheid en verschillen in concurrentiekracht, in gevoeligheid voor predatie of in gedrag.

Dankwoord

De auteurs danken de RIN-medewerkers Dr. A.L. Spaans voor zijn kritisch commentaar, en J.W.G. van Osch voor het maken en afdrucken van de foto's. Verder danken wij P. Musters voor het beschikbaar stellen van de foto van *M. grossus*.

Résumé

Sur les causes des différences de distribution écologique des criquets.

Les causes des différences de distribution écologique des criquets ont été cherchées depuis longtemps dans les exigences des juvéniles et des imagos vis-à-vis de leur environnement physique et végétal. Actuellement les conditions de développement des oeufs font l'objet d'études, en tenant compte de l'humidité et de la température. L'hypothèse est avancée que la température de la surface explique en majeure partie les différences de distribution des différentes espèces de criquets. Il a été trouvé une corrélation entre la durée de développement des oeufs et les milieux habités par les différentes espèces. Chez deux des dix espèces étudiées le milieu habité est plus restreint comparé à ce que prédit le modèle basé sur la durée de développement des oeufs.

Literatuur

- Barkman, J.J. & P. Stoutjesdijk 1987. Microklimaat, vegetatie en fauna. Pudoc, Wageningen. 223 p.
- Choudhuri, J.S.B. 1958. Experimental studies on the choice of oviposition sites by two species of *Chorthippus* (Orthoptera: Acrididae). J. Anim. Ecol. 27: 201-216.
- Franz, H. 1931. Über die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 22: 587-628.
- Franz, H. 1933. Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren. Zoogeographica 1: 551-565.
- Hunter-Jones, P. 1970. Factors affecting egg-survival in Acridoidea. In: C.F. Hemming & T.H.C. Taylor (ed.), Proc. Int. Study Conf. Current and Future Problems of Acridology. Centre for Overseas Pest Research, London; 111-115.
- Ingrisch, S. 1980. Zur Feuchte-Präferenz von Feldheuschrecken und ihren Larven (Insecta: Acrididae). Verh. Ges. Ökol. 8: 403-410.
- Ingrisch, S. 1981. Zur Verbreitung der Orthopteren in Hessen. Mitt. int. ent. Ver. 6: 29-58.
- Ingrisch, S. 1983. Zum Einfluss der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Dt. entom. Z. 30: 1-15.
- Ingrisch, S. 1987. Die Geradflügler (Orthopteroidea, Dermaptera und Blattaria) des Mainzer Sandes. Mainzer Naturw. Arch. 25: 233-252.

- Ingrisch, S. & I. Boekholt 1983. Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria. Zool. Beitr. N.F. 28: 33-46.
- Jacovlev, V. 1957. Wasserdampfabgabe der Acrididen und Mikroklima ihrer Biotope. Zool. Anz. 20: 136-142.
- Jacovlev, V. 1959. Mikroklimatische Untersuchungen in einigen Acrididenbiotopen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 48: 89-101.
- Jacovlev, V. & F. Krüger 1953. Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie der Transpiration der Orthopteren. Zool. Jb. (allg. Zool.) 64: 391-428.
- Jacovlev, V. & F. Krüger 1954. Untersuchungen über die Vorzugstemperatur einiger Acrididen. Biol. Zbl. 73: 633-650.
- Joern, A. 1982. Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). Southwest. Nat. 27, 2: 197-207.
- Kaltenbach, A. 1963. Milieufeuchtigkeit, Standortsbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonischen Raum Österreichs. Sitzungsberichte öst. Akad. Wiss. (Abt. 1) 172: 97-119.
- Kelly-Stebbins, A.F. & G.M. Hewitt 1972. The laboratory breeding of British gomphocerine grasshoppers (Acrididae: Orthoptera). Acrida 1: 233-245.
- Lensink, B.M. 1963. Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands. Tijdschr. Ent. 106, 8: 357-443.
- Luneau, C. 1950. Zur Heuschreckenfauna Schleswig-Holstein. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 24: 51-56.
- Marchand, H. 1953. Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. Beitr. Ent. 3: 116-162.
- Musters, J.C.M., R.M.J.C. Kleukers, W.K.R.E. van Wingerden & W. Bongers 1989. Sprinkhanen en begrazing. Nieuwsbrief Saltabel 2: 3-10.
- Oschmann, M. 1973. Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 4: 177-206.
- Röber, H. 1949. Insekten als Indikatoren des Mikroklimas. Naturw. Rdsch. Stutt. 2: 496-499.
- Sänger, K. 1977. Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) und der Raumstruktur ihrer Habitate. Zool. Jb. (Syst.) 104: 433-488.
- Uvarov, B. P. 1966. Grasshoppers and Locusts, Volume I. Cambridge University Press. 481 p.
- Wingerden, W.K.R.E. van & W. Bongers 1989. Verspreiding van *Stenobothrus stigmaticus* (Rambur) 1839 (Orthoptera, Acrididae) in relatie tot de vegetatiestructuur van *Deschampsia flexuosa* bij begrazing. Nieuwsbrief Saltabel 2: 20-27.
- Wingerden, W.K.R.E. van, A.R. van Kreveld & W. Bongers 1991a. Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in natural and fertilized grasslands. (in prep.)
- Wingerden, W.K.R.E. van, J.C.M. Musters & F.I.M. Maaskamp 1991b. The influence of temperature on embryonic development and hatching of West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). (in prep.)