

## De Functies van Akoestische Communicatie bij 4 soorten Tettigoniidae

Rolf Tienstra  
P.G. Otterweg 5  
8459 EV Luinjeberd

### 1. Inleiding en samenvatting

Bij de meeste soorten sabelsprinkhanen sjirpen alleen de mannetjes. De twee voornaamste functies van het geproduceerde geluid zijn: rivalen op afstand houden en aandacht trekken van wijfjes.

Als voorbeeld bespreek ik twee soorten die in ruigtekruiden en bomen leven: *Tettigonia viridissima* en *T. cantans*, en twee op de bodem levende: *Pholidoptera griseoptera* en *Decticus verrucivorus*.

Indien de dieren in clusters zitten, wat meestal het geval is, sjirpen de mannetjes gelijktijdig en zijn dan moeilijk afzonderlijk te horen. Het is aannemelijk dat dit aspect van clustervorming predatie tegengaat. Bij *P. griseoptera* en *T. cantans* proberen individuele mannetjes hun zang af te wisselen, zodat ze in het cluster toch afzonderlijk hoorbaar zijn. *D. verrucivorus* en *T. viridissima* daarentegen zingen synchroon. Dit lijkt strijdig met akoestische selectie op individueel niveau. Hoe kan een wijfje een afzonderlijk mannetje zo onderscheiden in een koor van sprinkhanen? Verschillen in (ultrasone) frequenties van het geluid van individuele mannetjes spelen waarschijnlijk een belangrijke rol bij de selectie door wijfjes.

Misschien heeft het gelijktijdig klinken van een aantal mannetjes een stimulerend effect op het aantrekken van wijfjes, zodat het nadeel van verlies van individuele detectie van elk mannetje gecompenseerd wordt door het hogere aantal wijfjes. Bovendien zou de bevruchting van wijfjes door meerdere mannetjes een gunstige invloed op de kwaliteit van het nageslacht kunnen hebben.

Het is goed mogelijk dat het synchroon zingen van *T. viridissima* en *D. verrucivorus* in een koor te maken heeft met het onvermogen om, anders dan bijvoorbeeld

bij *P. griseoptera*, het ritme van de zenuwimpulsen dat leidt tot een sjirpreeks te variëren (*T. cantans* kan het tijdstip van een sjirpreeks registreren, eigen waarneming).

Duetteren, het gelijktijdig sjirpen van twee mannetjes, dat vaak gepaard gaat met agonistisch gedrag, moet gezien worden als competitie op korte afstand en heeft dikwijls te maken met het behouden, resp. verkrijgen van een sjirppost.

De beschreven mechanismen kunnen ook van toepassing zijn op andere soorten Sabelsprinkhanen, maar niet op die waarbij beide sexen sjirpen (bv. *Leptophyes punctatissima*). Sabelsprinkhanen met dit type akoestische communicatie zitten, voorzover mij bekend, nooit in clusters (zie ook Robinson, 1990).

### 2. Methode

Ik heb deze 4 soorten gekozen, omdat ik hiervan het gedrag het beste ken. De gepresenteerde gedragingen zijn het resultaat van urenlange observaties in het veld onder verschillende omstandigheden.

Van de soorten *T. viridissima* en *T. cantans* zijn in het veld geluidsopnamen gemaakt met een stereomicrofoon type AKG D202 CS en een dito recorder Revox A77. Het frequentiebereik van de band was 30 Hz–20 kHz. Omdat ik niet over een apparaat beschik waarmee elektrische of akoestische signalen in grafische worden omgezet, heb ik de in dit stuk gepresenteerde figuren gemaakt door de signalen van de sprinkhanen met behulp van mijn aantekeningen en door middel van het beluisteren van de band op papier te reconstrueren: de tijdsduur van de sjirpreeksen is exact, voor

het aantal sjirpen per seconde bij hogere temperaturen kan ik deze garantie niet geven.

Bij de beschrijving van de geluidseenheden gebruik ik de volgende nomenclatuur (naar Duym & Kruseman, 1983: 50–53):

- een syllabe komt tot stand door één heen-en-weer beweging van de vleugels.
- een sjirp is een hoorbare eenheid en kan bestaan uit meerdere syllaben.
- een sjirpreeks bestaat uit een aantal sjirpen achter elkaar. Zo'n "reeks" wordt bij een akoestisch actieve sprinkhaan meestal gevolgd door een periode van stilte:
- een akoestisch venster. In deze periode luistert bedoelde sprinkhaan waarschijnlijk naar rivalen en/of predatoren. Men neemt aan dat de sprinkhaan tijdens het sjirpen niet of sterk verminderd hoort (zie par. 4.3). Hierdoor zou overbelasting van het centrale zenuwstelsel worden voorkomen.
- de term "echeme" (Broughton, 1976) laat ik hier buiten beschouwing. In veel gevallen zal een echeme overeenkomen met een sjirp.

*Decticus verrucivorus* is bestudeerd in het Gooi (1959-1988) en in Thy, noord-Denemarken (1981, 1992-1995).

De overige 3 soorten zijn geïntroduceerd op mijn erf, waar ik de meeste waarnemingen heb verricht.

De geïntroduceerde *T. viridissima*, inmiddels weer uitgestorven, is afkomstig van het industrieterrein in Heerenveen-Zuid. *T. cantans*, in 1977 met 6 exemplaren, 3♂♂ en 3♀♀ ingevoerd uit Entraigues, 1300 m, Parc National des Écrins, Dauphiné in Frankrijk, heeft zich tot nu toe kunnen handhaven, zij het met een kleine populatie. *Pholidoptera griseoptera*, is in 1988 en 1989 ingevoerd, afkomstig uit Maastricht, de "Werken", en vormt thans een bloeiende populatie op mijn erf.

De in de tekst vermelde *P. griseoptera* op de Veluwe is bestudeerd in Hoog-Soeren, 1 km ten nw van het Aardhuis, (1964, 1972, 1976). Deze dieren zijn wat kleiner en donkerder (rood)bruin dan de "typische" *P. griseoptera* van Maastricht.

### 3. Het cluster als eenheid van akoestische communicatie

Clustervorming van zingende mannetjes komt voor in akoestische systemen waarin de wijfjes zwijgzaam zijn (vogels, amfibieën, sprinkhanen). De vier hier behandelde soorten zitten in clusters. De clusters bevinden zich meestal op de plaatsen waar de larven uit het ei gekropen zijn. Ook een gunstige ligging ten opzichte van de zonnestand (Tienstra, 1992) kan hierbij een rol spelen. Habitat parameters zijn dus bepalend voor de plaats van clusters.

Clusters zijn het meest opvallend aanwezig in het voorseizoen van de volwassen sprinkhanen, bij ons in de tweede helft van juli en begin augustus. Daarna worden vooral de mannelijke leden van het cluster meer mobiel, zodat vermoedelijk als gevolg hiervan de sjirposten verder uit elkaar komen te liggen. Misschien speelt akoestische competitie hierbij een rol: nadat alle mannetjes in het cluster volwassen geworden zijn, zullen ze agonistische competitie op korte afstand zo veel mogelijk proberen te vermijden (Schatral et al., 1985 voor *D. verrucivorus* en *T. cantans*; Latimer, 1981 en eigen waarnemingen voor *T. viridissima* en *P. griseoptera*). Doordat ze wel akoestisch contact op wat grotere afstand onderhouden, blijft de structuur van het cluster intact. Naarmate een mannetje zich verder van het cluster verwijderd, zou de kans op ontmoeting, met een wijfje afnemen. De "losse" clusterstructuur in de nazomer zou een compromis kunnen zijn tussen deze ontmoetingskans en de mobiliteit van de mannetjes (zie ook Tienstra, 1994).

De onderlinge afstanden tussen sjirpende mannetjes in clusters worden verder bepaald door de eigenschappen van de habitat (zie Tienstra, 1992 voor *D. verrucivorus* en Schatral et al., 1985 voor *T. cantans*).

### 4. Beschrijving van de gedragingen

#### 4.1. Het akoestisch gedrag van *Pholidoptera griseoptera*

Bij deze soort produceren de mannetjes sjirpen die gewoonlijk bestaan uit 3 syllaben en die ca. 100 msec (18°C) duren (Jones, 1966). De frequentie van de sjirpen kan, in het bijzonder bij lage temperaturen, zeer onregelmatig zijn. Wanneer 2 mannetjes op enke-

le meters afstand van elkaar zitten, vindt wisselzang plaats. Hierbij gaat de sjirpfrequentie van beide mannetjes omhoog ten opzichte van de het geïsoleerde sjirpen, maar de frequenties blijven variabel.

Indien het ene mannetje zingt met een hogere sjirpfrequentie dan het andere, bijvoorbeeld doordat het ene in de zon en het andere in de schaduw zit, kan inhibitie

van het "snelle" mannetje optreden. (fig. 1a: 20°C bij het "snelle"  $\sigma$ ). Bij hogere sjirpfrequenties lukt het blijkbaar niet meer om synchronie te vermijden, er kan dan gedurende een klein aantal sjirps synchronie optreden (tabel 1; fig. 1b: 22°C bij beide  $\sigma\sigma$ ). Opvallend is, dat de overgang naar synchronie plotseling is.

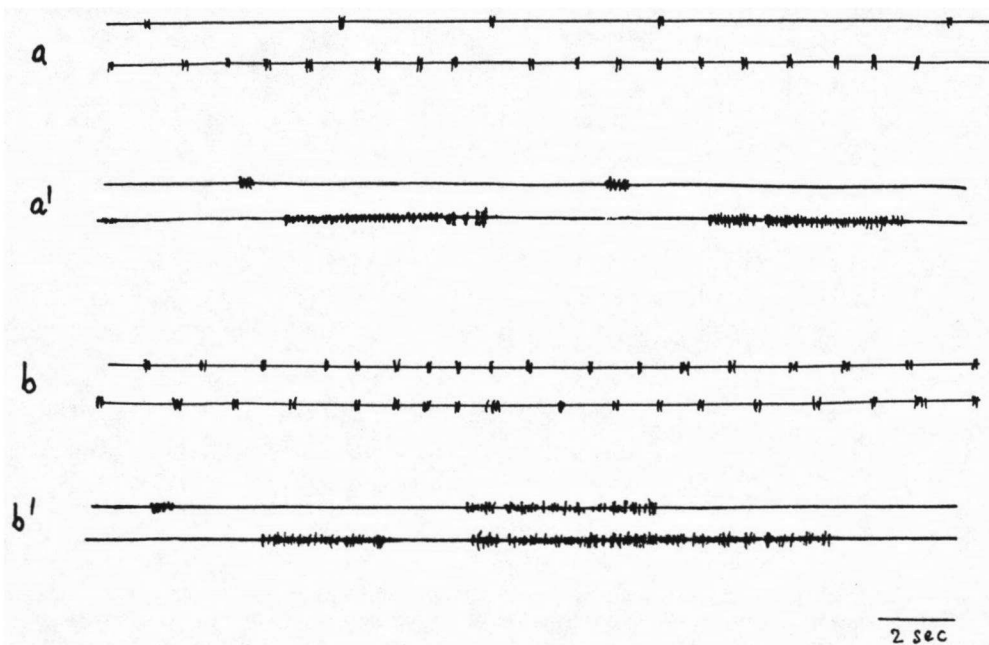


Fig. 1. Diagrammen van een deel van de zang van steeds 2 akoestisch rivaliserende  $\delta\delta$  van *Pholidoptera griseoptera*:

- a afstand tussen  $\delta\delta$  ca. 2,5 m, temp. 20° C bij het "snelle"  $\delta$ .
- a' dezelfde  $\delta\delta$  zeer dicht bij elkaar; het "onderste"  $\delta$  van a en a' is dominant.
- b twee andere  $\delta\delta$  op een afstand van ca. 1 m, temp. bij beide  $\delta\delta$  22°C.
- b' dezelfde  $\delta\delta$  zeer dicht bij elkaar. Hoewel de dominantieverhoudingen hier minder duidelijk zijn dan die in het eerste voorbeeld zal bij b' het onderste  $\delta$  het bovenste weggagen.

Indien 2 mannetjes elkaar zeer dicht naderen, kan de "lange sjirp" worden voorgedragen, die enkele seconden kan duren (Fig. 1a' en 1b'). De "lange sjirp" wordt "stotterend" voorgedragen en aan het eind ervan vindt afname van het aantal syllaben per "stotter" plaats.

De "lange sjirp" heeft absoluut een functie in het agonistisch contact: in fig 1a' werd het "langzame" mannetje vrijwel onmiddellijk verdreven door het "snelle", in Fig. 1b' duurde het weggagen van één van beide mannetjes enkele seconden, misschien doordat de betrokken dieren vooraf ongeveer dezelfde sjirpfrequentie hadden. Tijdens dit gedrag vonden sprietencontact en uitvallen naar elkaar plaats.

Het hierboven beschreven gedrag heb ik waargenomen in een ruigtekruidenvegetatie op mijn erf met een hoogte van ca. 1 m. De dieren zaten op plantedelen meestal zo'n 10 cm boven de bodem. De betrokken mannetjes bleven 4, resp. 3 dagen op dezelfde plaatsen.

In Hoog-Soeren bezetten mannetjes van deze soort nog geen halve dag dezelfde sjirppost: ze bevinden zich hier op een uniforme bosbessen-vegetatie (*Vaccinium myrtillus* L. en *V. vitis-idaea* L.) op een hoogte van ca. 20 cm onder "opgeschoond" eikenbos. Ze lopen hier veel meer en over grotere afstanden dan in de zojuist genoemde ruigtekruiden (eigen waarnemingen).

Ref. # (Jones, 1966)	Temp. (°C)	Insecten		$\bar{n}_1$ (per min.)	$\bar{n}_2$ (per min.)	$s^*$ (msec.)	$x^*$ (per minuut)	$y^*$ (per minuut)	$z^*$
		1	2						
1	16,5	G	I	16,0	6,5	122,32	24,0	0	0
2	17	I	H	7,2	3,0	118,36	10,23	0	0
3	18	I	G	8,9	7,7	110,44	1,39	0,29	0
4	18	H	G	43,0	17,0	110,44	71,42	3,5	0,25
5	18	G	H	40,3	32,8	110,44	9,95	4,75	0,5
6	18,5	C	A	8,0	2,6	106,48	6,02	0	0
7	20,0	O	N	26,6	8,0	94,6	64,87	0,8	0
8	20,0	O	R	31,2	8,2	94,6	91,77	1,2	0
9	20,0	O	R	26,2	20,4	94,6	7,78	1,7	0
10	20,0	R	N	34,8	13,8	94,6	56,13	2,4	0,2
11	20,0	R	O	28,5	28,5	94,6	0	1,27	0
12	20,0	O	R	44,2	26,2	94,6	34,74	3,8	0,2
13	22,0	G	H	12,9	0,7	78,76	23,04	0	0
14	22,0	O	P	40,2	19,8	78,76	43,70	2,75	0
15	22,0	Q	R	32,3	29,7	78,76	2,95	,36	0,36
16	22,0	Q	P	55,4	51,2	78,76	4,9	5,6	1,9
17	22,0	Q	N	69,8	61,5	78,76	10,37	5,75	3,25
18	22,5	O	N	62,0	56,1	74,80	7,07	5,6	0,5

Tabel 1. Bewerking van de getallen van Jones (1966) met betrekking tot het duetteren van steeds 2 mannetjes van *Pholidoptera griseoptera*. De kolommen gemerkt met \* bevatten door mij berekende cijfers. De berekeningen gaan uit van een lineair verband tussen sjiplengte en temperatuur (standaard: 13°C: 150 ms resp. 25°C: 55 ms, zie Jones, 1966).

$\bar{n}_1$  = gemiddeld aantal sjirops per minuut van insect 1

$\bar{n}_2$  = gemiddeld aantal sjirops per minuut van insect 2

$s$  = berekende sjiplengte in milliseconden van één "normale" sjirop van 3 syllaben

$x$  = berekende kans op synchronie van de 2 betrokken mannetjes

$y$  = gemeten aantal synchronieën per minuut

$z$  = het aantal malen optreden van meer dan 1 synchronie per minuut

Uit de getallen blijkt duidelijk dat de dieren synchronie proberen te vermijden.

#### 4.2. Het akoestisch gedrag van *Decticus verrucivorus*

Als de zon 's ochtends de arena van *D. verrucivorus* verwarmt, wordt er afwisselend door de mannetjes gesjirop met een enkele sjirop. Hierbij reageren ze duidelijk op elkaar (Tienstra, 1992 & 1994). Misschien dat de mannetjes in het cluster op deze wijze elkaars positie bepalen, wat van belang kan zijn bij het vermijden van agonistisch contact (Schatral et al., 1985; Tienstra, 1992 & 1994).

Met het verder stijgen van de temperatuur beginnen ze rond te lopen, waarbij ze steeds na gemiddeld 1,8 min.

stilstaan om voor gemiddeld 5,5 min. (Keuper et al, 1986) een sjiropost te bezetten ( $\pm$  25 cm boven de bodem of desnoods op de bodem) om hier met grote intensiteit te sjiropen. Tijdens het rondlopen is de frequentie van het aantal sjiropen veel lager. In beide situaties lijken de exakte tijdstippen van de sjiropen niet beïnvloed te worden door die van de andere dieren: als er sprake is van synchronie, dan lijkt deze "toevallig" (fig. 2).

Gedurende het rondlopen wordt er wel op andere wijze duidelijk gereageerd op het geluid van andere mannetjes: deze worden gemedend. Tijdens het

sjirppost-sjirpen blijft zo'n dier zitten, het lijkt alsof het door een endogeen programma gedwongen wordt gedurende enkele minuten op de plaats van de sjirppost te blijven zitten.

Zowel de overgang van alternerend naar sjirppost-sjirpen 's ochtends vroeg, als die van rondloop- naar sjirppost-sjirpen gedurende de verdere sjirpperiode van ca. 9 - 13 uur (zonnetijd) is plotseling. Ook hier wordt mogelijk een programma in het dier afgewerkt.

Indien 2 mannetjes elkaar zeer dicht naderen, roept het "dominante" mannetje, anders dan bij de overige drie hier behandelde soorten, geen inhibitie van agonistisch en sjirpgedrag op bij het "ondergeschikte" mannetje (Fig. 6). De betrokken dieren blijven sjirpen met een grote intensiteit, beroeren elkaar met sprieten en poten,

en maken "copulatiebewegingen" met het achterlijf (zie ook Tienstra, 1994). In de natuur duurt zo'n trio of duet nooit langer dan ca. 5 minuten, aangezien elk individueel mannetje blijkbaar zijn programma afwerkt, dat immers bestaat uit een afwisseling van enkele minuten lopen en dan weer een aantal minuten sjirpen op een voor korte duur gefixeerde "sjirppost". In het terrarium komen ze elkaar, na enige rondjes gelopen te hebben, steeds weer tegen, zodat uren lang duetten, trio's, ja zelfs sextetten te horen zijn van steeds wisselende samenstelling (eig. waarn., n = 6). Ook de wijfjes beklimmen ca. 20 cm hoge posten, waarschijnlijk om de mannetjes beter te kunnen horen (eigen waarneming).

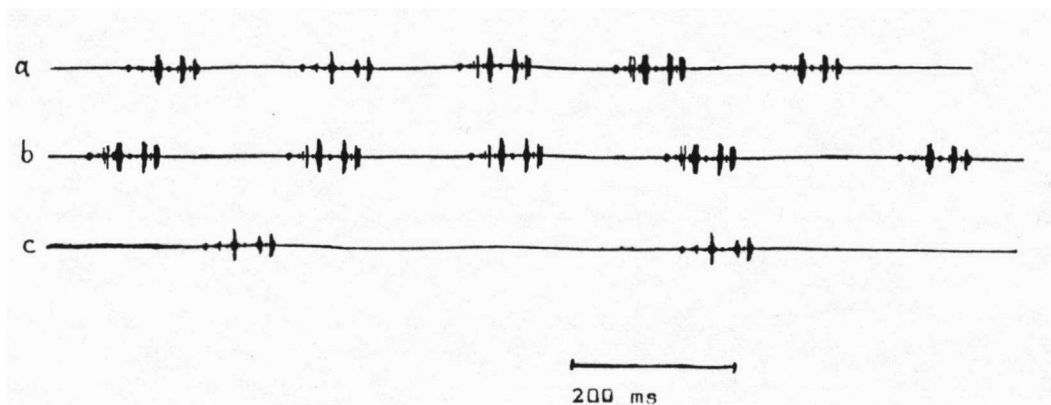


Fig. 2. Diagrammen van een deel van de zang van 3 akoestisch rivaliserende mannetjes van *Decticus verrucivorus* (24°C). Er ontstaan ritmische effecten als gevolg van de verschillende sjirpsnelheden (verschil in afmeting, misschien een klein verschil in temperatuur) tussen de ♂♂ a en b, die zo snel mogelijk lijken te sjirpen. ♂ c, een "satelliet", had een uur tevoren gecopuleerd. Zoals bij vele in koor zingende sabelsprinkhanen wisselt de rol van "leider" voortdurend tussen de mannetjes. In het schema is niet duidelijk, welk van beide mannetjes a of b "leider" resp. "volger" is (deze termen zijn van Greenfield, 1990).

Keuper et al. (1988) hebben aangetoond, dat de sterkte van het geproduceerde geluid bij een aantal soorten sabelsprinkhanen boven en aan de rechterzijde van het dier groter is dan aan de linkerzijde. Dit wordt verklaard met behulp van de positie van de spiegel, het geluidsproducerende orgaan in het anaal-cubitale veld van de rechter voorvleugel. In het veld heb ik enige malen waargenomen, dat agressieve *D. verrucivorus* mannetjes op elkaar toeliepen, elkander telkens gedurende het sjirppost-sjirpen hun rechterzijde toekierend (ze sjirpten dan "kop-aan-staart") of hun bovenkant (verticaal op een plantestengel met de kop naar boven) (Tienstra, 1994).

#### 4.3. Het akoestisch gedrag van *Tettigonia cantans*

Er moet onderscheid gemaakt worden tussen de in geluidssterkte toenemende sjirpreeks van enkele seconden, die bij hogere (middag)temperaturen ten gehore wordt gebracht (hier "crescendo-zang" genoemd) en die bij lagere (avond) temperaturen, welke spoedig zijn grootste intensiteit bereikt en uren achtereenvolgende voorgedragen kan worden (hier als "duurzang" besproken). De overgang van het ene naar het andere zangtype vindt geleidelijk plaats: bij 17° C wordt de nagenoeg ononderbroken zang afgewisseld met onregelmatige pauzes (Heller, 1988).

Tijdens de "crescendo-zang" wordt synchronie verme-

den, althans in het kleine cluster bestaande uit 6 zingende mannetjes op mijn erf, waaraan ik de meeste waarnemingen heb verricht. Er is meestal sprake van wisselzang, waarbij het volgende mannetje zijn sjirpreeks begint als het vorige geëindigd is, of - indien ze

dichter bij elkaar zitten - als het vorige mannetje nog bezig is met de "afwikkeling" van zijn sjirpreeks (Fig. 3 a en b). Doordat de rollen van "leider" en "volger" steeds wisselen, kan er "beurtzang" optreden tussen 2 of 3 mannetjes (maximaal 4,  $n = 6$ ).

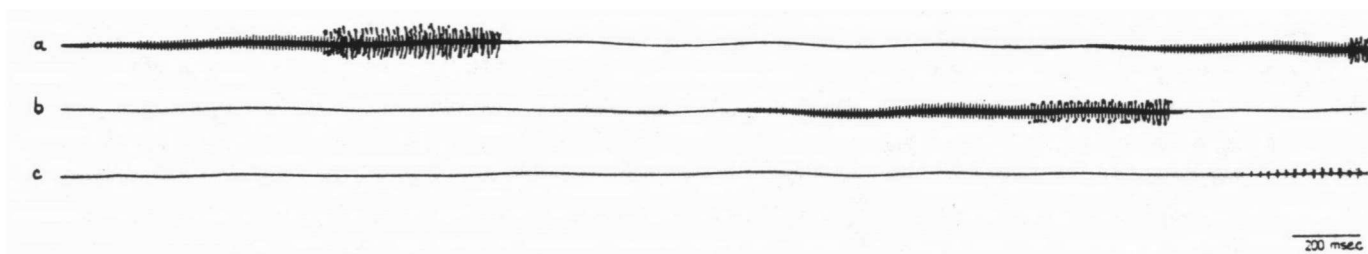


Fig. 3. Diagrammen van een deel van de "crescendo-zang" van 3 akoestisch rivaliserende mannetjes van *Tettigonia cantans*. Opname 29.VIII.1979, 17.00 uur, temperatuur bij de mannetjes a en b 26° C. Afstand tussen de mannetjes a en b: 3,5 m; mannetje c zit in de schaduw op een afstand van 5 m van a en b.

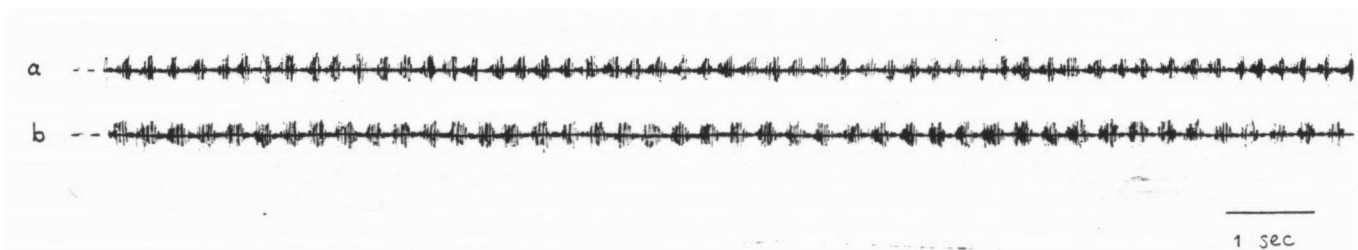


Fig. 4. Diagrammen van een deel van de "duurzang" van 2 akoestisch rivaliserende mannetjes van *Tettigonia cantans*. Opname 30.VIII.1979, 23.00 uur, temperatuur 12,5° C. Afstand tussen de mannetjes a en b 2,5 m.

Het einde van een sjirpreeks bezit bij deze soort niet alleen zijn grootste geluidssterkte, maar ook klinkt dit dikwijls erg scherp, waarbij de bewegende voorvleugels verder uit elkaar gehouden worden dan in het zwakke begin van zo'n reeks. Misschien is dit verschijnsel homologoog aan dat wat door Greenfield (1990) voor *Neoconocephalus spiza* beschreven is (snel openen en langzamer sluiten van de vleugels).

Tijdens de "duurzang" vindt ritme-interferentie plaats (Fig. 4). Deze wordt waarschijnlijk volledig bepaald door fysische parameters, zoals de temperatuur en de afmetingen van de betreffende dieren (de eerste faktor is positief, de tweede negatief gecorreleerd aan de sjirpfrequentie, eigen waarneming).

Door het (vrijwel geheel) ontbreken van akoestische vensters in dit continue zangpatroon is het aannemelijk dat de betreffende mannetjes elkaar niet horen. Immers

het centrale zenuwstelsel is waarschijnlijk (gedeeltelijk) uitgeschakeld tijdens het produceren van sjirpge-luid (analoog aan *Chorthippus biguttulus*, Wolf & Helversen, 1986). In ieder geval zijn de dieren tijdens deze duurzang zeer veel gemakkelijker te benaderen dan bij hogere temperaturen, wanneer de "crescendo-zang" plaatsvindt.

De zelfde sjirppost- posities, in een ruigtekruidenvegetatie op mijn erf en in bomen, op hoogten van 0,7 tot 1.5 (-3) m, werden maximaal een week vastgehouden in de beginperiode van clustervorming, de laatste week van juli. De onderlinge afstanden van de stationaire dieren varieerden van 3 tot 4 m (gemeten in 1979 en 1993). Vanaf ca. half augustus begonnen de dieren meer te migreren, zodat de clusterstructuur losser werd (zie par. 3). Ze bezetten dan dikwijls sjirpposten hoog in bomen (tot ca. 10 m hoogte). Ook hier werd bij "agressief" contact tussen 2 mannetjes, die elkaar genaderd waren tot op een afstand van minder dan

3 m, het naar elkaar toewenden van de bovenzijde, die het meeste geluid produceert, geconstateerd. Het "stationaire" dier (de sjirppostbezitter) zit dan meestal met de rechterzijde naar de "aanvaller" gericht. De laatste onderbreekt zijn gang steeds op onregelmatige momenten - waarschijnlijk als er een geschikte plantestengel is om als sjirppost te gebruiken - om met de kop naar boven of naar beneden en de rugzijde naar het andere dier gericht gedurende een aantal seconden te sjirpen.

Wanneer de dieren zo dicht bij elkaar zijn gekomen, dat sprietencontact mogelijk is, vindt er een zeer kort gevecht met uitvallen naar elkaar plaats. Hierbij kan soms een spriet of voorpoot worden afgebeten. Eén van de dieren laat zich vervolgens omlaag vallen: hij zal zich niet meer laten horen. Het andere dier gaat triomfantelijk zitten sjirpen op de sjirppost.

#### 4.4. Het akoestisch gedrag van *Tettigonia viridissima*

Bij deze soort wordt de sjirpreeks van dubbelsjirps steeds onderbroken door akoestische vensters (Fig. 5). De duur van zo'n reeks is zowel bij lagere als bij hogere temperaturen enkele seconden. Het aantal dubbelsjirpen in de reeks is bij hogere temperaturen dus veel groter dan bij lagere. De optredende synchronie tussen mannetjes in een cluster lijkt uitsluitend toevallig te zijn.

Bij agonistisch contact tussen 2 mannetjes zijn wel de akoestische vensters korter, maar het gelijktijdig produceren van sjirpgeluid lijkt ook dan volledig bepaald te worden door het produkt van de sjirpfrequentie van beide dieren. Het territoriale- en agonistisch gedrag bij deze soort is vrijwel identiek aan dat van *T. cantans*, alleen is later in de zomer de migratiesnelheid groter, o.m. doordat de dieren kunnen vliegen. In deze periode worden soms sjirpposten zeer hoog in bomen (25 m!) gekozen. Ook heb ik waargenomen dat rivaliserende mannetjes elkaar vliegend achtervolgden.

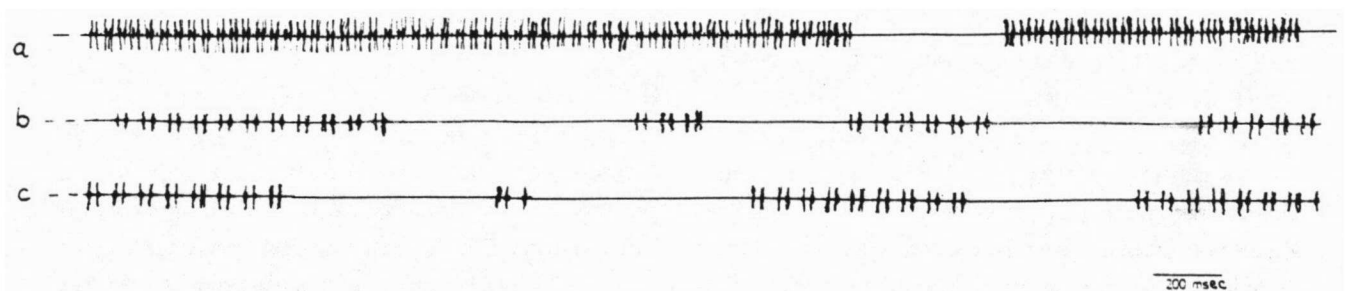


Fig. 5. Diagrammen van een deel van de zang van 3 akoestisch rivaliserende mannetjes van *Tettigonia viridissima*. Opname 30.VIII.1979, 18.00 uur, temperatuur bij mannetje a 26°C, bij mannetjes b en c 20°C. Afstand tussen mannetjes b en c 5 m, mannetje a zit op een afstand van 7 m van b en c.

## 5. Discussie

### 5.1. Inhibitie

Er moet onderscheid gemaakt worden tussen langdurige en korte inhibitie ("tonisch" resp. "fasisch": Heiligenberg, 1966, 1969). Het uitstel van de sjirp van het onderste mannetje bij *P. griseoptera* uit Fig. 1a is een voorbeeld van de tweede, het zwijgen van het (de) ondergeschikte mannetje(s) in de nabijheid van een dominant mannetje één van de eerste vorm van remming. Bij de "fasische" inhibitie werd een "rebound-effect" geconstateerd: het "geremde" bovenste

mannetje van Fig. 1b' ging sneller sjirpen dan tevoren nadat het onderste mannetje door mij verwijderd was. Dit verwijderen gebeurde zeer voorzichtig, zodat het overblijvende mannetje niet werd verstoord.

Ook excitatie komt dikwijls voor: het onderste mannetje van Fig. 1a ging sneller sjirpen, toen het bovenste zweeg.

"Tonische" inhibitie kan beschouwd worden als een uiting van sterk territoriaal gedrag: een dominant mannetje legt het (de) ondergeschikte mannetje(s) het zwijgen op. Pas als het (de) laatste(n) meer dan ca. 3 m van het dominante mannetje verwijderd zijn, kunnen

ze weer beginnen met sjirpen. In een terrarium, waarin zich meerdere mannetjes vlak op elkaar bevinden, zal steeds één mannetje sjirpen, desnoods weken lang. Na verwijdering van het dominante mannetje kan het enkele uren tot 3 dagen duren voordat een ander mannetje overneemt (waargenomen bij *T. viridissima* en *T. cantans*). Van de hier behandelde soorten vertoont *D. verrucivorus* geen akoestische inhibitie en een "beperkt" territoriaal gedrag (zie par. 4.2). Bij deze soort worden de mannetjes juist door elkaars aanwezigheid akoestisch geëxciteerd, waarbij copulatiebewegingen met het achterlijf worden gemaakt. Ik zou dit "omgericht gedrag" willen noemen. Deze akoestische rivaliteit heeft waarschijnlijk niet te maken met het feit dat *D. verrucivorus* een groundbewoner met bijtrem is die beperkt kan vliegen, want ook *Decticus albifrons* vertoont het en dit is een zeer goede vlieger (eigen waarnemingen).

Interspecifieke inhibitie komt in de natuur niet zo veel voor, onder meer doordat verschillende soorten verschillende habitats bewonen. Op mijn erf, waar *T. viridissima* en *T. cantans* in 1979 waren samengebracht, kwam de eerste soort, hoewel luider sjirpend dan de tweede ( $99.4 \pm 4.8$  dB SPL resp.  $90.0 \pm 1.6$  dB SPL, op 20 cm dorsaal boven het dier gemeten, Keuper et al., 1988), nauwelijks tot sjirpen op deze plek en ging binnen enkele dagen spoedig verderop zitten, waar wél werd gesjirpt. Langs de autosnelweg van Hamburg naar Kiel komen beide soorten voor: de clusters van deze soorten zitten hier overal ruimtelijk gescheiden. De inhibitie is bij deze beide soorten niet volledig, wellicht doordat ze geluiden produceren met iets verschillende dominante frequenties: naast de overeenkomende ultrasonische frequenties 30–55 kHz heeft *T. viridissima* een "lage" piek bij  $10.3 \pm 0.4$  kHz en *T. cantans* één bij  $8.6 \pm 0.7$  kHz (Kalmring et al., 1990).

Volledige interspecifieke inhibitie kan optreden indien de betrokken soorten geluid produceren met dezelfde dominante frequenties, maar ook andere eigenschappen van de zang kunnen hierbij een rol spelen, zoals "continue" versus "discontinue" geluidsproductie (zie Schatral, 1990). In de literatuur is beschreven dat de "continue" zanger *Metrioptera roeselii* de "discontinue" *Platycleis albopunctata* volledig akoestisch inhibeert (Latimer, 1981). In hetzelfde artikel wordt ge-

meld dat de eveneens "continue" zingende *Gampsocleis glabra*, die een lagere dominante frequentiepiek bezit dan de twee andere soorten, *P. albopunctata* slechts aanzette tot een lagere sjirpfrequentie. In een ander artikel (Latimer & Broughton, 1984) wordt feitelijk een geval van negatieve conditionering, mogelijk zelfs inprenting beschreven: "pre-singing" *P. albopunctata* mannetjes die samen met sjirpende *M. roeselii* mannetjes waren opgesloten, zongen niet eerder dan 3 weken nadat regelmatig de zang van een contrôlegroep werd gehoord. Sommige mannetjes zongen na 6 weken nog steeds niet (de experimenteerperiode duurde 6 weken en begon na de laatste vervelling).

## 5.2. Excitatie

Excitatie, hierboven al genoemd, heeft stellig een functie bij het verkrijgen of behouden van een territorium (*P. griseoptera*, *T. viridissima*, *T. cantans*) en mogelijk ook bij de selectie door wijfjes (alle 4 soorten, zie ook par. 5.6). Bij *D. verrucivorus* noem ik het "omgericht agonistisch gedrag".

## 5.3. Fysische parameters

Geluidsgolven met korte golflengten, vooral in het ultrasonische frequentiegebied, zijn extreem gevoelig voor verstrooiing, terugkaatsing, absorptie, etc. Op de bodem zijn deze effecten het sterkst: bij *D. verrucivorus* is het effect van deze frequenties op een afstand van 2 m al te verwaarlozen, vanaf een sjirppost met een hoogte van 20 cm is deze afstand toegenomen tot 4 à 5 m (Keuper et al., 1986, 1988).

Bij *T. cantans* is het effect van de verschillende frequenties van het sjirpgeluid in relatie tot de drempelwaarde van een bepaald neuron in het centrale zenuwstelsel onderzocht. De afstand van de geluidsbron (luidspreker) werd gevarieerd. Op grotere afstanden overschreed alleen de laagste dominante piek van 8 kHz het 30 dB-niveau, en met afnemende afstanden namen de intensiteiten van de 16 kHz en 32 kHz octaven van het geluid relatief meer toe dan de 8 kHz component. Door vergelijking van de waargenomen intensiteiten van de diverse geluidscomponenten zou bij sabelsprinkhanen de plaats van rivalen en daarmee het excitatiegedrag vooral bepaald worden. (Keuper & Kühne, 1983).



In de middag staat er boven een zonbeschenen terrein meestal een negatieve temperatuurgradiënt. Dit betekent dat de temperatuur afneemt met toenemende afstand van de bodem. Geluidsgolven (die zich in warme lucht sneller voortbewegen dan in koude) worden in zo'n gradiënt naar boven afgebogen, zodoende ontstaat er een schaduwzone, waarin de overdracht van het geluid sterk is beperkt. Deze effecten zijn het sterkst dicht bij de bodem, waar de temperatuurgradiënt de grootste gemiddelde waarde heeft (Pridmore-Brown & Ingard, 1955).

Deze microklimatologische nadelen bij met name de overdracht van het ultrasone geluid worden vermeden door te sjirpen in die periode waarin deze effecten minimaal zijn in de betreffende habitats: *D. verrucivorus* is voornamelijk in de ochtend akoestisch actief (zie echter ook Tienstra, 1994), de overige 3 soorten vooral 's middags en 's avonds.

#### 5.4. Alterneren en synchronie

Een duet van twee manlijke sabelsprinkhanen kan onder meer de volgende functies hebben: plaatsbepaling van de rivalen op wat grotere afstand, resp. het met zo veel mogelijk lawaai een indringer verdrijven uit het territorium. Het lijkt logisch dat in het eerste geval alternerend, in het tweede synchronie zal voorkomen.

Bij *P. griseoptera* is dit inderdaad het geval, maar tijdens het alternerend sjiipen treedt soms toch ook synchronie op. Veronderstellend dat deze samenklank niet te vermijden zou zijn, heb ik de kans op synchronie berekend bij de diverse sjirplengtes en temperaturen van de onderscheiden mannetjes van Jones (1966), uitgaande van een synchronie beginnende sjirp van steeds 2 mannetjes. Het werkelijke, door Jones gemeten, aantal synchronieën is veel lager dan het door mij berekende aantal, in het bijzonder in die gevallen dat de sjirpfrequenties van de betrokken dieren erg ongelijk zijn (Tabel 1).

Waarschijnlijk valt hieruit te concluderen, dat synchronie soms inderdaad niet te vermijden is. Indien 2 dieren elkaar in wisselzang akoestisch exciteren, zullen de sjirpfrequenties toenemen. Opvallend is, dat de minimale rustpauze tussen 2 sjirpen ca. 50 msec, bedraagt (Jones, 1966 bij *P. griseoptera* en Samways, 1976 bij *Platycleis intermedia*). Vermoedelijk is deze

refractaire periode, waarin de betrokken neuronen in het centrale zenuwstelsel niet of sterk verminderd prikkelbaar zijn, verantwoordelijk voor de synchronieën tijdens het alternerend sjirpen: wanneer het ene individu sjirpt binnen de refractaire periode van het andere, zou reactie van het andere dier niet mogelijk zijn, zodat beide sprinkhanen gedurende één of enkele sjirpen synchronieën sjirpen. Pas als ze weer voldoende "uit fase" zouden zijn, zou alterneren opnieuw mogelijk zijn.

Bij *D. verrucivorus*, die 's ochtends alternerend begint te sjirpen, zou later op de dag, als er sneller wordt gesjirpt, eveneens synchronie niet te vermijden kunnen zijn. Bovendien is het sjirpgedrag van deze soort waarschijnlijk minder uitgesproken geprogrammeerd op alterneren dan dat van *P. griseoptera*.

*T. cantans* alterneert met sjirpreeksen (Fig. 3). Greenfield (1990) meent om allerlei redenen dat het einde van zo'n reeks in de akoestische communicatie belangrijker zou zijn dan het begin. Het feit dat de sjirpreeks van *T. cantans* naar het einde toe luider is en dan door speciale vleugelbewegingen scherper kan klinken (par. 4.3), is zeer suggestief voor deze hypothese, evenals het feit dat mannetje a (een dominant mannetje?) met zijn sjirpreeks begint als mannetje b nog aan het afronden is. (Fig. 3). Het lijkt wel of het eerste mannetje het uiteinde van de sjirpreeks van het tweede probeert te "versluieren". Overigens wordt het hier beschreven gedrag in clusters van meer dan 3 mannetjes, maar ook bij grote temperatuurverschillen tussen de sjirpposten van de verschillende mannetjes, minder duidelijk gedemonstreerd: er treedt dan dikwijls tevens "toevallige" synchronie op.

Ik heb dit in fig. 3 aangegeven: mannetjes a en b alterneren, waarbij a de "leider" (zie Greenfield, 1990) lijkt te zijn, mannetje c sjirpt "toevallig synchronie", waarschijnlijk doordat hij op een sjirppost met een veel lagere temperatuur is gezeten.

Ook de langdurige synchronie van *T. cantans* 's nachts (fig. 4) en die van *T. viridissima* (fig. 5) zou men "toevallig" kunnen noemen: Het lijkt alsof de sjirpende mannetjes hun gezang in dit geval niet anders kunnen regisseren dan zo langdurig en luid mogelijk te sjirpen.

### 5.5. Koorzang en predatie

Mogelijk kan zingen in clusters, en met name alternerend sjirpen, het voor predatoren moeilijk maken afzonderlijke individuen te ontdekken. In juli 1980 bleef een Velduil (*Asio flammeus*) gedurende een uur telkens terugkeren naar het "cantans-veld" op mijn erf. Het dier waagde verscheidene landingspogingen, maar brak deze af als het geluid van een sjirpend mannetje steeds ergens anders vandaan leek te komen. Gespits door dit gedrag, heb ik later vele malen analoog gedrag waargenomen van Spotvogel (*Hippolais icterina*), Tuinfluiter (*Sylvia borin*) en Bosrietzanger (*Acrocephalus palustris*), broedvogels van het terrein. Dit laatste gedrag was wel moeilijker te interpreteren, doordat deze zangvogels landden in de vegetatie, waarna de meest dichtbij zittende *cantans* zweeg.

Het was opvallend dat het aantal sjirpende *cantans* mannetjes ondanks het hier beschreven predatiegedrag van de ene dag op de andere vrij constant bleef. Kennelijk lukte het de vogels niet om de volwassen mannetjes voldoende te lokaliseren, of waren deze te alert.

### 5.6. Koorzang en genetische variatie

Bij *D. verrucivorus* komen in de natuur soms duetten, trio's (fig. 6) etc. voor (Tienstra, 1994). Een gangbare verklaring voor de functie van dit soort fenomenen bij dieren is precopulatoire selectie. De hypothese, dat akoestische excitatie, in samenhang met copulatiebewegingen, opgevat kan worden als "omgericht gedrag" en dus als bijproduct van de bijtrem, lijkt ook aanneemelijk.

De sjirpfrequentie van *D. verrucivorus* is 7–10 sjirpen/sec (Keuper et al., 1988). Elke sjirp is op complexe karakteristieke wijze samengesteld uit 6 syllaben (Fig. 2), zodat het aantal syllaben per sec. ca. 50 is.

Bij het VS3 neuron van *D. verrucivorus* (VS betekent dat het neuron gevoelig is voor zowel "vibration" als "sound") treedt een excitatie-effect op bij hoge intensiteit van de natuurlijke zang in combinatie met 100 Hz trillingen (Kühne et al., 1980). Dit zou een rol kunnen spelen bij het ontdekken door het wijfje van duetterende mannetjes wat de mogelijkheid van akoestische selectie voorafgaande aan de paring zou geven. Bij *T. cantans* is aangetoond dat er een, hiermee verband houdende, selectie optreedt: i.h.b. lagere frequenties schenen bij rivaliserende mannetjes de dominantie te bepalen (Latimer & Schatral, 1986). Ook bij *D. verrucivorus* zouden de duetten, trio's etc. een selecterende functie kunnen hebben. Deze hypothese sluit de hierboven geformuleerde "bijproduct" hypothese overigens geenszins uit: beide hypothesen gaan immers uit van een ander referentiekader. Synchron sjiropende mannetjes zouden meer wijfjes kunnen aantrekken dan solisten. Mogelijk spelen ultrasone frequenties een rol bij de bepaling van de grootte van de populatie door wijfjes (zie o.a. Latimer, 1981).

Bevruchting door meerdere mannetjes kort na elkaar zou een rol kunnen spelen bij soorten waarbij spermacompetitie en/of het aantal door het wijfje geconsumeerde spermatophylaxen een gunstige invloed op de kwaliteit van het nageslacht hebben (het eiwitgedeelte van de spermatofoor, die tijdens de copulatie door het ♂ aan het achterlijf van het ♀ wordt bevestigd, kan beschouwd worden als "bruidsschat"). Ik denk hierbij speciaal aan *D. verrucivorus* (Wedell, 1991; Tienstra, 1993), waarbij in zijn natuurlijke "volwassen" habitat dikwijls gebrek aan hoogwaardige proteïnen is. In het terrarium heb ik waargenomen dat *D. verrucivorus* wijfjes in 9 dagen maximaal 3 paringen verrichtten (n=6), steeds met een ander mannetje.



Fig. 6. Akoestisch rivaliserende  $\delta\delta$  van *Decticus verrucivorus*. De 2  $\delta\delta$  dicht bij elkaar zijn "leider" en "volger" (Greenfield, 1990). Deze rollen roteren voortdurend tussen de individuen. Het  $\delta$  links is waarschijnlijk een "satelliet", aangezien hij wat apart staat cf. c: Fig. 2). "Satelliet"-gedrag heeft vaak te maken met verlies van energie, b.v. na copulatie (pers. waarn.) Bulbjerg, noordelijk Jutland, augustus 1993. Foto T. Tienstra-v.d. Staak.

## Résumé

Les fonctions de communication acoustique chez 4 espèces de Tettigoniidés

Chez la plupart des sauterelles le chant est produit uniquement par les mâles. Le chant a deux fonctions : attirer les femelles et tenir à distance les autres mâles. Des observations ont été effectuées chez deux espèces vivant dans les hautes herbes et dans les arbres (*Tettigonia viridissima* et *Tettigonia cantans*) et deux espèces vivant à même le sol (*Pholidoptera griseoptera* et *Decticus verrucivorus*). Les résultats peuvent être valables pour d'autres espèces de sauterelles, mais pas pour celles dont mâle et femelle chantent.

Les animaux qui sont groupés, chantent ensemble et les individus ne peuvent pas être repérés facilement. Il est possible que se chant simultanément réduit la prédation. Les femelles peuvent sélectionner un mâle grâce aux différences de fréquence du son produit. Peut-être le chant synchrone de *Tettigonia viridissima* et *Decticus verrucivorus* est dû à l'impossibilité de varier les impulsions des nerfs qui règlent le chant.

Un autre avantage pourrait être le volume plus grand du chant en groupe pour attirer des femelles. En outre, la copulation avec plusieurs mâles augmenterait la

qualité de la progéniture.

Chez *Pholidoptera griseoptera* et *Tettigonia cantans*, les mâles ont tendance à alterner leur chant avec un autre mâle. Ces duets sont accompagnés par un comportement agoniste. Le rôle de ce comportement est certainement en relation avec la défense d'un poste de chant.

L'auteur discute également la dominance de certains mâles et la compétition entre différentes espèces.

## Referenties

- Duym, M. & G. Krusemen, 1983. De krekels en sprinkhanen in de Benelux. Wet. Meded. 34. — KNNV uitg. 186 pp.
- Broughton, W.B., 1976. Proposal for a new term "echeme" to replace "chirp" in animal acoustics. *Physiol. Entom.* 1: 103—106.
- Greenfield, M.D., 1990. Evolution of acoustic communication in the genus *Neoconocephalus*: Discontinuous songs, synchrony, and interspecific interactions. in: W.J. Bailey & D.F.C. Rentz (eds.) *The Tettigoniidae*, Ch. 5: 71—97. Springer, Berlin.
- Heiligenberg, W., 1966. The stimulation of territorial singing in house crickets (*Acheta domesticus*). *Zeitschr. f. vergl. Physiol.* 53: 114—129.
- Heiligenberg, W., 1969. The effect of stimulus chirps

- on a cricket's chirping (*Acheta domesticus*). *Zeitschr. f. vergl. Physiol.* 65: 70–97.
- Heller, K., 1988. *Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken*. - Margraf, Weikersheim. 358 pp.
- Jones, M.D.R., 1966. The acoustic behaviour of the bush cricket *Pholidoptera griseoptera*. I. Alternation, synchrony and rivalry between males. *J. Exp. Biol.* 45: 15–30.
- Kalrmring, K., R. Kühne & W. Kaiser, 1990. Aspects of acoustic and vibratory communication in seven European bushcrickets. In: W.J. Bailey & D.F.C. Rentz (eds.) *The Tettigoniidae* Ch. 11: 191–216. Springer, Berlin.
- Keuper, A., K. Kalrmring, A. Schatral, W. Latimer & W. Kaiser, 1986. Behavioural adaptations of ground living bushcrickets to the properties of sound propagation in low grassland. *Oecologia* 70: 414–422.
- Keuper, A. & R. Kühne, 1983. The acoustic behaviour of the bushcricket *Tettigonia cantans*. II. Transmission of airborne-sound and vibration signals in the biotope. *Behav. Processes* 8: 125–145.
- Keuper, A., S. Weidemann, K. Kalrmring & D. Kaminiski, 1988. Sound production and sound emission in seven species of European Tettigoniids. Part I. The different parameters of the song; their relation to the morphology of the bushcricket. *Bioacoustics* 1: 31–48.
- Kühne, R., B. Lewis & K. Kalrmring, 1980. The responses of ventral-cord neurons of *Decticus verrucivorus* (L.) to sound and vibration stimuli. *Behav. Processes* 5: 55–74.
- Latimer, W., 1981. Acoustic competition in bushcrickets. *Ecol. Entom.* 6: 35–45.
- Latimer, W. & W. Broughton, 1984. Acoustic interference in bush crickets; a factor in the evolution of singing insects? *J. Nat. Hist.* 18: 599–616.
- Latimer, W. & A. Schatral, 1986. Information cues used in male competition by *Tettigonia cantans* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Anim. Behav.* 34: 162–168.
- Pridmore-Brown, D.C. & U. Ingard, 1955. Sound propagation into the shadow zone in a temperature-stratified atmosphere above a plane boundary. *J. Acoust. Soc. Am.* 27: 36–42.
- Robinson, D., 1990. Acoustic communication between the sexes in bushcrickets. in: W.J. Bailey & D.F.C. Rentz (eds.) *The Tettigoniidae*, Ch. 7: 112–129. Springer, Berlin.
- Samways, M., 1976. Song modification in the Orthoptera. I. Proclamation songs of *Platycleis* spp. (Tettigoniidae). *Physiol. Entom.* 1: 131–149.
- Schatral, A., 1990. Interspecific acoustic interactions in bushcrickets. in: W.J. Bailey & D.F.C. Rentz (eds.) *The Tettigoniidae*, Ch. 9: 152–165. Springer, Berlin.
- Schatral, A., W. Latimer & K. Kalrmring, 1985. The role of the song for spatial dispersion and agonistic contacts in male bushcrickets. In: Kalrmring/Elsner (eds), *Acoustic and Vibrational Comm. in Insects*. — Parey (Hamb. Berlin): 111–116.
- Tienstra, R., 1992. Colour variation in two coastal populations of the wartbiter (*Decticus verrucivorus* (L.); Insecta: Orthoptera) in relation to biotope. *Nieuwsbrief Saltabel* 8: 10–24.
- Tienstra, R. 1993a. Dimensions in two coastal populations of the wartbiter (*Decticus verrucivorus* (L.)) in relation to biotope. *Nieuwsbrief Saltabel* 9: 13–16.
- Tienstra, R., 1993b. Errata. *Nieuwsbrief Saltabel* 10: 15–16.
- Tienstra, R., 1994. Behaviour of the wartbiter (*Decticus verrucivorus* (L.)) (Orthoptera: Tettigoniidae) in relation to biotope. *Nieuwsbrief Saltabel* 11: 7–13.
- Wedell, N., 1991. Sperm competition selects for nuptial feeding in a bushcricket. *Evolution* 45 (8): 1975–1978.
- Wolf, H. & O. v. Helversen, 1986. "Switching-off" of an auditory interneuron during stridulation in the acridid grasshopper *Chorthippus biguttulus* L. — *J. Comp. Physiol.* 158: 861–871.