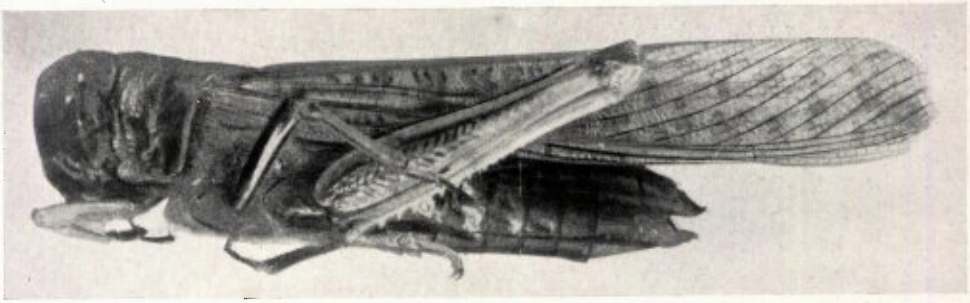

Foto 1. Foto : Willemse

DE PHASENTHEORIE VAN UVAROV

door

C. WILLEMSE.

In het jaar 1921 stelde Uvarov naar aanleiding van zijn uitgebreide onderzoekingen over de treksprinkhanen gedurende de jaren 1911—1914 in het Noorden van den Kaukasus, zijn phasentheorie op, die naar latere onderzoekingen uitwezen, zeer vruchtbaar is gebleken in zake verschillende biologische problemen, die tot dan toe niet opgelost waren.

De eer, deze theorie voor het eerst goed gefundeerd te hebben, komt aan Uvarov toe, alhoewel Saussure in 1888 reeds het denkbeeld van transformatie van de eene treksprinkhaan in de andere, naverwante soort min of meer huldigde.

Tengevolge van de groote wetenschappelijke waarde van deze theorie, werd in 1935, tijdens het internationale entomologische congres te Madrid, aan Uvarov het eeredoctoraat verleend aan de universiteit aldaar.

Het kernpunt van de theorie is gelegen in het feit, dat alle, in groote zwermen optredende sprinkhaansoorten van de subfamilie der Acrididae (veldsprinkhanen), behooren tot de z.g. polymorphe soorten.

Deze soorten zijn niet constant in hun voorkomen, maar kunnen, onder bepaalde omstandigheden, series van vormen voortbrengen, die niet alleen morphologisch, maar ook biologisch verschillen. De extreme vormen van deze continue serie, kunnen zoo sterk van elkaar verschillen, dat zij als afzonderlijke soorten zijn opgevat en beschreven. Zoo'n extreme vorm wordt phase genoemd.

Door kweekproeven, zoowel met uit zwermen gekweekte *migratoria*-exemplaren als uit *danica*, bleek, dat onder bepaalde omstandigheden de eene „soort" in de andere overging en omgekeerd en dat ditzelfde verschijnsel ook werd waargenomen in de vrije natuur. Men had daarvoor de ontwikkeling blijven vervolgen van de exemplaren, die zich ontwikkeld hadden uit de eieren van zwermen, die in 1912 in de provincie Stavropol waren neergestreken en deze ontwikkeling had men eenige jaren kunnen vervolgen. Er bleek bij al deze proefnemingen, dat een groot aantal individuen het voorkomen hadden van de echte *migratoria*, dat er verder exemplaren waren met het voorkomen van *danica* (dit onderscheid is reeds te zien aan de larve na de derde vervelling) en verder vele tusschenvormen.

Dit alles had betrekking op het uiterlijke voorkomen van deze dieren.

Maar nu komt het meest interessante van de kwestie, dat nl. met deze verandering van het uiterlijk ook een biologische verandering gepaard ging van zeer verstrekkende beteekenis. Men kan dit het beste uitdrukken door te zeggen, dat de uiterste vorm aan den eenen kant de phase *migratoria*, de beruchte treksprinkhaan is, die in groote zwermen op een gegeven oogenblik, zich vereenigen en dan geheele landstreken kan verwoesten, terwijl de andere uiterste vorm, de phase *danica*, de solitaire, vertegenwoordigt, die geen neiging heeft tot zwermen, ter plaatse blijft en daardoor practisch geen schade van beteekenis veroorzaakt. Tusschen deze twee uiterste phases liggen overgangen, die met de term transiens worden aangeduid en waarvan het onderstaand schema de geheele cyclus weergeeft.

ph. SOLITARIA → ph. TRANSIENS (CONGREGANS) → ph. GREGARIA

ph. SOLITARIA ← ph. TRANSIENS (DISSOCIANS) ← ph. GREGARIA

Het studie-object, dat aan de onderzoekingen van Uvarov ten gronde lag, was de beruchte Zuid Europeesche treksprinkhaan *Locusta migratoria* L. In de literatuur was een naverwante soort, *Locusta danica* L. beschreven, die in morphologisch opzicht afweek van *migratoria*, maar waarvan bekend was, dat deze solitair op trad, geen zwermen vormde en daardoor derhalve geen schade van eenige beteekenis veroorzaakte.

Na de opzienbarende publicatie van Uvarov in 1921, werden door vele onderzoekers proeven genomen met andere, eveneens schadelijke soorten en het bleek, dat bij al deze een dergelijk verschijnsel voorkwam.

In het Noorden van Afrika leeft *Schistocerca gregaria* Forsk., wel bekend als één der zeven plagen van Egypte, die ook een solitaire phase bleek te bezitten, die indertijd onder den naam

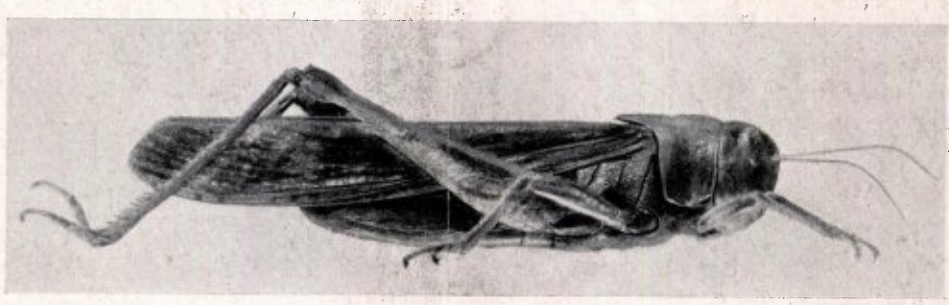

Fig. 2. Foto: Willemse

flaviventris Burm. beschreven was. Verder kwamen in Midden Afrika nog voor *Locustana pardalina* Walk. met de solitaire phase *Solitaria* Uv., *Nomadacris septemfasciata* Serv. met de solitaire phase *coangustata* Luc., in Noord Afrika en Zuid Europa *Dociostaurus maroccanus* Thunb. met de solitaire phase *degeneratus* Baran., terwijl ook in Zuid Amerika dit verschijnsel werd gevonden bij *Schistocerca paranensis* Burm. phase Solitaria *americana* Fabr. en voor Noord Amerika bij *Melanoplus mexicanus,* waarvan de beruchte *Melanoplus spretus* Walsh de gregaire vorm representeert. Het is zeer merkwaardig, wat deze laatste soort betreft, dat in Noord Amerika deze gregaire phase schijnt uitgestorven te zijn, terwijl zij in de tweede helft der vorige eeuw nog hongersnood heeft doen ontstaan in verschillende deelen van Noord Amerika.

De kwestie van deze phases wordt nog iets gecompliceerd, doordat van de phase *gregaria* meerdere vormen bekend zijn, naar gelang het land waar zij voorkomen en zoo heeft men wat *Locusta migratoria* betreft, 5 verschillende gregaire vormen kunnen onderscheiden, twee in Europa (*migratoria* en *rossica,* waarvan deze laatste alleen voorkomt in Centraal Rusland), één in tropisch Afrika *(migratorioides),* één op Madagascar *(capito)* en één in Oost Azië en Nederl. Indië *(manilensis).*

Bij al deze vormen blijft echter merkwaardigerwijze de solitaire phase steeds dezelfde en gelijkt deze in alle opzichten op de oorspronkelijke *danica.*

Het biologisch gedeelte is niet minder interessant. Op de plaatsen van waaruit een zwerm zich zal verspreiden, ziet men, dat de larven reeds een groote neiging hebben zich te vereenigen tot groepen, zij blijven dicht bijeen en verzamelen zich als het ware op een klein grondgebied. De temperatuur speelt een groote rol hierin, hun activiteit stijgt met de temperatuur.

Deze verzamelde larvenmassa's komen ook al in beweging en verplaatsen zich, al kruipende en springende, naar kilometers verder gelegen terreinen, zoodat zij bijna dagelijks van standplaats veranderen. Is de tijd gekomen, dat zij volwassen zijn en dit gebeurt meerendeels op hetzelfde tijdstip, aangezien zij ongeveer gelijktijdig uit het ei komen, dan vliegen verschillende individuen rond over het terrein en prikkelen, bij wijze van spreken, ook de andere, dit te doen. Heeft dit eenige dagen of weken geduurd, dan vliegen grootere en kleinere zwermen voortdurend rond en op een gegeven moment vereenigen deze zich en gaat dit millioenenleger de lucht in, om, soms honderden kilometers verder, neer te strijken en daar ter plaatse alles op te eten, wat daar groeit en bloeit, de plantengroei volkomen vernielend.

Gewoonlijk heeft daarna de paring plaats en deponeeren de wijfjes hun eierpakketten daar in den grond. Het volgend jaar komen hieruit de larven te voorschijn, die op haar beurt weer zwermen gaan vormen, maar waarvan een gedeelte niet meer het gregaire type vertegenwoordigt, maar door tusschenphasen weer overgaan in het solitaire type.

De oorzaak of oorzaken, die het solitaire type op een gegeven oogenblik er toe aanzetten, weer over te gaan in het gregaire type, m.a.w. om weer te gaan zwermen, zijn niet bekend. Voedselgebrek, wat men vroeger meende, is zeker niet de hoofdaanleiding. Wat het wel is, zullen verdere waarnemingen moeten uitmaken.

Het is verder merkwaardig, dat dit verschijnsel gebonden is aan bepaalde landstreken en aan bepaalde klimatologische voorwaarden, zoodat niet iedere plaats, waar deze dieren voorkomen, aanleiding geeft tot het zich ontwikkelen van het gregaire instinct. In vele landen van Europa komt *Locusta migratoria* ph. *danica* endemisch voor. In Zwitserland, Duitschland, België en ook in ons land zijn eenige van deze plaatsen bekend. Een enkele keer gebeurt het ook, dat echte *migratoria*-exemplaren overvliegen naar ons land, vermoedelijk afkomstig uit de landen rondom de Zwarte Zee of uit de Donaulanden. In figuur 1 is zoo'n exemplaar afgebeeld, dat in Sept. 1921 te Zuidhorn (prov. Groningen) gevonden werd, terwijl figuur 2 voorstelt een exemplaar van *danica,* gevonden op de Brunssumerheide, alwaar deze phase geregeld voorkomt. Het zou zeer interessant zijn te onderzoeken, of uit de eieren van de phase *danica* uit ons land, experimenteel de phase *migratoria* te kweeken zou zijn. Voor zoover mij bekend, is deze proef, ook in andere landen, waar *danica* locaal voorkomt zonder ooit zwermen gevormd te hebben, nog nooit gedaan en het lijkt mij een aardig onderwerp toe voor een biologisch student.