

OECOLOGISCHE NIS EN OECOLOGISCHE ISOLATIE

INAUGURELE REDE

uitgesproken bij
de aanvaarding van het ambt van
hoogleraar in de plantenoecologie
aan de Landbouwhogeschool te Wageningen
op 30 januari 1974

door

DR. W.H. VAN DOBBEN

Oecologische nis en oecologische isolatie

De oecologische nis

Bij het onderzoek aan levensgemeenschappen is de grote rijkdom aan soorten in allerlei opzichten een probleem. Deze veelvuldigheid bemoeilijkt het onderzoek en vraagt ook zelf om een verklaring. Het lijkt, alsof de natuur erop uit is om ieder thema eindeloos te varieëren. Zo wordt het totaal aantal soorten insecten door VAN DER VECHT (1973) in de orde van 2 miljoen geschat. De algemeen geaccepteerde opvatting, dat ze in de loop van een langdurige evolutie zijn ontstaan uit één voorouder accentueert de vraag, wat de drijvende kracht is geweest, die leidde tot een dergelijke onmatige differentiatie. Het is plausibel, dat de aanpassing bij verschillende klimaatsgebieden het ontstaan van soorten bevorderde en per klimaatsgebied b.v. de aanpassing bij verschillende voedselplanten. Daarmee is echter het probleem naar de plantenwereld verschoven, die evenzeer opvalt door een groot aantal soorten.

De tak van wetenschap, waarvan wij ter zake een visie verwachten is de oecologie, omdat deze de studie van gehele levensgemeenschappen omvat. Binnen de oecologie is inderdaad langzamerhand een visie op de soortsdiversiteit ontwikkeld.

Om dit nader toe te lichten, wil ik graag Uw aandacht bepalen bij het begrip *oecologische nis*, een veel gebruikte term in de vakliteratuur (Engels "*ecological niche*").

De werkverdeling tussen soorten binnen de levensgemeenschap is een stimulans geweest bij het invoeren van deze term. De autotrofe organismen, in hoofdzaak de groene planten, gebruiken zonlicht om organische stof te produceren, waarna een heirleger van heterotrofen, waarbij ook de mens, deze energierijke verbindingen gaat gebruiken als voedsel. Dan worden ze afgebroken waarbij de er in geïnvesteerde energie tenslotte weer vrijkomt als warmte.

Theoretisch zou deze cyclus wel op gang zijn te houden met één groene plant voor de opbouw, en één bacterie voor de afbraak, maar de natuur gaat andere wegen.

Een levensgemeenschap bevat al gauw tientallen soorten hogere planten en bij de afbraak zijn zelfs 100-tallen soorten dieren e.a. organismen betrokken. Vooral hier is de "werkverdeling" duidelijk.

Wij onderscheiden "voedselketens" zoals: plant-plantenetend insect-spin-vogel-roofdier, waarvan de schakels ieder op het eigen "trofisch (voedings-)niveau" een bijdrage leveren tot de voortschrijdende afbraak van de gevormde stof, ook de plant zelf via zijn ademhaling.

Gevallen blad kan direkt door bacteriën en schimmels worden afgebroken, maar ook in de strooisellaag vinden wij voedselketens, waarbij het dode blad eerst wordt gegeten door insectelarven, mijten, wormen of millioenpoten, die op hun beurt tot voedsel dienen aan predatoren uit hogere en lagere diergroepen. De schimmels en bacteriën, die trouwens ook voor veel dieren als voedsel dienen, leggen doorgaans de laatste hand aan de ontleding wegens hun vermogen om celstof af te breken.

De term oecologische nis is op voorstel van ELTON (1927) tot plm. 1960 voornamelijk gebruikt in samenhang met het aandeel, dat een soort bij de boven ruw geschetste werkverdeling heeft.

E.P. ODUM (1971) maakt in zijn veel gebruikt en gezaghebbend handboek een aardige vergelijking (vaak geciteerd) waarbij hij de nis vergelijkt met het "baantje", de "betrekking" van een organisme. De plek waar hij deze betrekking uitoefent, de *habitat*, is zijn "adres".

De nis is m.a.w. de rol die een soort krachtens zijn genetisch bepaalde levenswijze binnen de gemeenschap speelt. Het is een abstract begrip, een funktionele relatie.

De habitat daarentegen is een ruimtelijk begrip, de plek waar men de soort kan vinden. Voor een beweeglijk dier als een vogel is dat b.v. een hele levensgemeenschap, voor een plant of een weinig beweeglijk dier een plekje binnen de gemeenschap. Eigenlijk suggereert de term nis, dat het daarbij om zulk een hoekje gaat. ODUM werkt deze verwarring in de hand, door zijn helder beeld van "adres" versus

"baantje" in te leiden met een passus, die daarmee eigenlijk in strijd is, nl. dat de nis niet alleen de plek is waar een organisme leeft, maar ook zijn rol binnen de plaatselijke levensgemeenschap!

Daarna noemt ODUM drie aspecten van het begrip oecologische nis.

1. De habitat-nis (het spatiële aspect, het "adres")
2. De trofische nis (de funktionele relatie binnen de gemeenschap, "het baantje").
3. De multi-dimensionale nis (het gehele complex van funktionele relaties van de soort met zijn milieu)

De bespreking van aspect nr. 3 stel ik even uit.

Naar mijn mening is de habitat-nis (het "adres-baantje") een onmogelijk begrip. Wij zullen straks zien, dat het begrip nis wel eens zó wordt gehanteerd, dat het zowel een spatiëel als een funktioneel aspect heeft, maar dan moet men het begrip habitat daarbuiten laten. De betekenis van dat woord is gelukkig niet verschoven, het is en blijft: een systeem waarbinnen vele soorten leven met de werkverdeling, die tot het aardige beeld van het "baantje" heeft geleid.

Nu moet men toegeven, dat het begrip nis bij zijn introductie in 1917 door GRINNELL een tweeslachtige betekenis heeft meegekregen. Hij gebruikte het voor de laag van de vegetatie, waarin een bepaalde vogelsoort zijn voedsel zoekt, met een verwijzing naar de manier waarop, en naar de aard van het voedsel. Sindsdien werd de term in de zoölogische literatuur sporadisch vermeld als vage aanduiding tot ELTON (1927), een van de belangrijke grondleggers van de moderne oecologie in zijn boek "*Animal Ecology*" als eerste heeft geprobeerd om het nader te omschrijven. Het lijkt billijk, om bij de vraag naar de goede definitie speciaal bij hem aan te knopen. Ook ELTON is helaas niet helemaal duidelijk.

Hij begint met te stellen, dat dieren beïnvloed worden door allerlei milieufactoren, chemische, fysische en biotische. De oecologische nis duidt de plaats aan van een soort binnen het *biotische* milieu (de levensgemeenschap), zijn relatie tot voedsel en vijanden (enemies).

Kennelijk is de nis voor ELTON geen spatieel, maar een functioneel begrip, een relatie of complex van relaties. Wat ELTON precies bedoelt moeten wij opmaken uit de voorbeelden die hij geeft en het gebruik van de term in zijn eigen publikaties. Hierbij valt meteen op, dat hij de "enemies" (predatoren? parasieten? concurrenten?) niet meer noemt.

In "Animal Ecology" rondt ELTON zijn definitie aldus af: "de nis van een diersoort wordt grotendeels bepaald door zijn afmetingen en zijn voedingsgewoonten."

Dus: roofdieren zitten op één trofisch niveau en dat is voor ELTON in hoge mate bepalend, maar hij wil de wezel, die muizen vangt niet in één nis persen bij de leeuw, die herkauwers en zebra's bejaagt. Echter, ELTON kent ook de muizenvangende roofvogels een eigen oecologische nis toe, waarin de wezel niet past. De manier waarop voedsel wordt verkregen is dus ook een element van ELTON's nisbegrip. De mogelijkheid, om rondlopende muizen uit de lucht te overvallen schept een nis, die in verschillende delen van de wereld door verschillende roofvogelsoorten wordt bezet. De mogelijkheid, om muizen in holen na te zitten schept een andere nis, die door de wezel, of elders b.v. door kleine slangen wordt bezet.

Maar het gaat ELTON niet om voedsel alleen: "het heeft soms zin om behalve het voedsel ook andere factoren bij de omschrijving van de nis te betrekken". Hier doelt hij kennelijk op behoefte aan dekking, nestgelegenheid e.d. dus elementen in het milieu, die ook behoren tot de directe levensbehoeften, waarop de activiteit van het dier is gericht. Hier komt de habitat met zijn abiotische elementen even om de hoek kijken, b.v. het leven in rotsspleten kan een nis-element zijn, echter zonder dat de rotsspleet zelf als nis wordt gepresenteerd: deze is een habitat, of in dit geval een microhabitat.

Bij alle waardering voor ELTON moet wel worden vastgesteld dat zijn definitie van de oecologische nis onscherp is. Het is bijzonder frappant, dat hij aan het eind van zijn carrière de nis zo weinig meer noemt. In zijn boek "The pattern of animal communities" (1966) komt het maar enkele malen voor, eenmaal zelfs raillerend, wanneer hij spreekt

over onderzoekers die het oecosysteem exploreren, beladen met diagrammen, coëfficiënten en algebraïsche "habitat-niches". Wij zullen straks zien, op wie deze steek is gemunt. Waar hij het begrip in ernst hanteert, doet hij het op zijn oude manier, b.v. (blz. 215) waar hij spreekt over insecten die een wereldwijde nis bezetten als predatoren van bladluizen. Dit slaat op soorten als lieveheersbeestjes en sommige zweefvliegen. In het genoemde boek concentreert ELTON zijn aandacht op de microstructuren binnen de habitat. Binnen ieder oecosysteem en vooral bossen zit een wereld van subsystemen zoals: diverse strooisellagen, vermolmde boomstronken, excrementen, dode dieren, oude vogel-nesten en in ieder van deze "micro-habitats" kunnen bepaalde trofische niveaus weer door andere soorten zijn bezet. Hij laat geen twijfel bestaan over het duidelijke onderscheid tussen de plaats, waar een bepaalde levenswijze kan worden gevoerd (de *habitat*) en de levenswijze zelf (de *nis*). De nadruk die hij legt op de onderscheiding van vele micro-habitats maakt duidelijk, dat hij daarvoor de term nis niet passend vindt.

In de periode 1927-1957 is het gebruik van de oecologische nis in de literatuur beheerst door de opvattingen van ELTON. De term werd gebruikt om zonder omhaal van woorden te verwijzen naar het specialisme van diersoorten binnen de gemeenschap, zonder te voldoen aan eisen van grote exactheid. Als we b.v. opmerken dat de kangoeroes op de savanna's van Australië dezelfde oecologische nis bezetten als de herkauwers in Afrika, is er geen sprake van een volstreekte identiteit van relaties, maar slechts van een verhelderende analogie. In beide gevallen gaat het om meer dan één soort en de subtiele verschillen in voedselkeuze b.v. tussen soorten grote herbivoren in één biotoop duiden wij aan als: nis-differentiatie.

Bij vergelijking tussen grote herbivoren in Australië en Afrika spreekt men ook wel van equivalente of homologe nissen in diverse levensgemeenschappen. De betrokken soorten worden ook wel oecologische equivalenten genoemd. Ze kunnen tot systematisch heel verschillende groepen behoren en toch uiterlijk veel op elkaar lijken, zoals de Australische buidelmol en de Europese mol. Het ligt voor de hand,

dit in verband te brengen met aanpassingen aan eenzelfde levenswijze.

In 1958 is door HUTCHINSON een versie geïntroduceerd van het nis-begrip, die sterk afwijkt van het bovengeschetste woordgebruik.

Hij beveelt een model aan om de elementen van de oecologische nis nader aan te duiden en te kwantificeren. Hij neemt daartoe een ruimte waarin alle milieu-variabelen, die van belang zijn voor een soort, een dimensie vertegenwoordigen.

Dit coördinatenstelsel omvat ook alle organismen, waarmee de betreffende soort relaties onderhoudt. Op iedere coördinaat komt een traject voor, dat voor de soort gunstig is en deze trajecten samen bepalen een "hyper-volume" als model voor de eisen, die een soort aan zijn milieu stelt. HUTCHINSON noemt dit model de "*fundamentele nis*" en zegt ervan: "het omvat volledig de oecologische eigenschappen (properties) van een soort. Het is een abstracte formulering van hetgeen gewoonlijk de oecologische nis wordt genoemd.

Dit "gewoonlijk" is misplaatst; ELTON en zijn navolgers gebruikten de aanduiding nis voor een deel van de functionele relaties van een soort tot het milieu, nl. die welke betrekking hadden op het voorzien in de eerste levensbehoeften.

Bij HUTCHINSON omvat de nis het totale complex van relaties, dat voor de betreffende soort van belang is inclusief de abiotische factoren.

De nis volgens HUTCHINSON is een geheel nieuw begrip, of zo men kwaad wil: een verkeerde naam voor een oud begrip, immers over het totale complex van relaties van een soort met zijn milieu was uiteraard al eerder gesproken en geschreven, zonder dat er een speciale term werd gebruikt. De verwarring wordt dus vergroot. Deze constatering doet uiteraard niet af aan de mogelijkheid dat het model van HUTCHINSON aanleiding heeft gegeven tot nuttige beschouwingen en onderzoekingen, hij had het alleen anders moeten noemen.

Om te zien hoe dit nieuwe nis-begrip verder wordt gehan-

teerd, moet ook de lectuur van zijn volgelingen MACARTHUR (1967) en LEVINS (1968) worden aanbevolen.

Het functionele aspect van de nis volgens HUTCHINSON (verder aangeduid als H-nis) is duidelijk. Er is ook een spatiaal aspect, omdat het volledig program van eisen, dat een soort aan zijn milieu stelt een heel eind gaat in de richting van de omschrijving van de habitat, het systeem waar de soort kan leven.

Naast de *fundamentele* nis stelt HUTCHINSON de *gerealiseerde* nis, met de volgende overwegingen: niet in ieder milieu, waar het bovenvermeld program van eisen is verwezenlijkt kan de soort leven.

Er bestaat nl. de mogelijkheid, dat zijn eisen betreffende een schaarse hulpbron, b.v. voedsel, plaatselijk samenvallen met die van een andere soort. Dit gebeurt daar waar de fundamentele nissen van beide soorten overlappen. In dat gebied moet de minst efficiënte soort eventueel het veld ruimen wegens concurrentie.

Een voorbeeld: als soort A kan leven in een temperatuurtraject $10-30^{\circ}\text{C}$ en soort B in $25-35^{\circ}\text{C}$, dan zal A bij grotere efficiëntie van B t.a.v. een kritiek voedsel uit zijn fundamentele "temperatuur-nis" (het woord is van LEVINS) $10-30^{\circ}\text{C}$ worden verdrongen naar het traject $10-25^{\circ}\text{C}$. Hij moet een deel van zijn hele fundamentele nis prijsgeven en hetgeen overblijft is de gerealiseerde nis.

De relaties tot concurrerende soorten zit blijkbaar niet in de fundamentele nis, waarvan HUTCHINSON toch duidelijk stelt, dat hij alle relaties omvat. Dit is een inconsequentie en het valt ook op dat MACARTHUR en LEVINS de term "realized niche" niet noemen.

Deze gerealiseerde nis geeft in feite een omschrijving van de plaats waar de soort is aan te treffen.

Vele auteurs hebben getracht, de terminologie van HUTCHINSON bij te slijpen. COLWELL en FUTUYAMA (1971) stellen in plaats van "fundamental niche" voor: "virtual niche" en i.p.v. "realized niche": "actual niche". PARKER en TURNER (1961) kwamen al eerder met "potential niche" en "operational niche", met subtiele accentverleggingen die de verwarring vergroten.

Inmiddels raakt de activiteit van het organisme, zijn "baantje", op de achtergrond en juist dit was een verhelderend aspect van ELTON's conceptie. Het zwakke punt was het kwalitatief karakter, de onmogelijkheid om het begrip aan de hand van cijfers verder uit te werken. Bij het model van HUTCHINSON kan dat in beginsel wèl en dat is ook de reden, dat dit sinds zijn publicatie een zegetocht door de literatuur is begonnen. De roep om meer exactheid in de oecologie is algemeen.

Komt het model van HUTCHINSON daaraan tegemoet? Het temperatuur-traject, waarbij een organisme kan leven en de optimale temperatuur kan men experimenteel bepalen en op een coördinaat aangeven. Bij de biotische milieufactoren is dat minder eenvoudig. Bij Wezels en Torenvalken heeft de H-nis uiteraard een "muizendimensie". Daarin moet ook de vangbaarheid van de muizen op een of andere manier worden verdisconteerd. Die hangt voor beide soorten van andere omstandigheden af en wordt in laatste instantie bepaald door de totaal verschillende jachtmethode. Het zal niet meevallen hierover kwantitatieve gegevens te krijgen.

In feite biedt het model van HUTCHINSON in 't geheel geen ruimte voor zulke essentiële elementen van een specialisme.

MACARTHUR, erkend deskundige op dit gebied, waarschuwt voor te hoge verwachtingen in de volgende passage (1968, p. 160, vrij vertaald): "Mensen die eisen dat (de H-nis) operationeel moet zijn, zullen dit begrip verwerpen met als motief, dat het een oneindig aantal metingen vraagt. Echter, bepaalde veronderstellingen over verschillen tussen nissen zijn te toetsen en dáár gaat het om. Het nisbegrip zal vnl. worden gebruikt bij vergelijking tussen twee soorten of bij vergelijking van de nissen, die één soort kan bezetten op verschillende plaatsen of in verschillende seizoenen. Deze verschillen zullen gewoonlijk betrekking hebben op slechts één of twee metingen."

Het is wel enigszins een anti-climax, wanneer men, na een multi-dimensionale ruimte voorgespiegeld te hebben gekregen, wordt afgescheept met een of twee dimensies. Gezien de enorme ingewikkeldheid van de levensgemeenschap hoeft dit overigens niet te verwonderen: de basisgegevens

om een ambitieus model in te vullen met exacte cijfers, vormen het knelpunt.

Gelijk heeft MACARTHUR wèl; vooral vergelijking van soorten die veel gemeen hebben en maar op een enkel punt verschillen in levenswijze, is uitvoerbaar.

Inmiddels heeft het model wel stimulerend gewerkt op het ondernemen van onderzoek. Een aardig voorbeeld noem ik het werk van R.H. GREEN (1971) met als hoofdtitel: A multi-variable statistical approach to the Hutchinsonian niche. Hij werkt met een aantal soorten zoetwatermossels uit de families *Unionidae* en *Sphaeridae* uit Lake Manitoba en Lake Winnipeg. Bij het verzamelen hiervan werden tevens watermonsters genomen, waarin metingen werden gedaan over het vóórkomen van zouten en detritus. Na een statistische regressie-analyse blijkt, dat het verschil in voorkomen tussen de soorten voor 80% is gecorreleerd met verschillen in deeltjesgrootte en gehalte aan organische stof in het detritus, de zwevende deeltjes, waarmee deze mossels zich voeden. Dat is een aanwijzing, dat de soorten verschillende eisen stellen aan het voedsel, een interessant gegeven, dat in aanmerking komt voor toetsen onder laboratorium-condities.

De betrekkelijke eenvoud en homogeniteit van het watermilieu biedt dit soort onderzoek een goed kans. Hoewel het onder de vlag van de H-nis werd verricht, kan het daar ook zonder, want al vóór de introductie van dat begrip werden soortgelijke technieken en met vergelijkbare resultaten al gebruikt bij het botanisch graslandonderzoek in Nederland, waar het voorkomen van soorten werd vergeleken met analyse-resultaten van bijbehorende bodemonsters (DE VRIES, KRUIJNE en MOOI, 1957).

WHITTAKER c.s. (1973) noemen de werkwijze van GREEN dan ook geen nis-analyse, maar een habitat-analyse. GREEN, zo betogen zij, heeft slechts onderzocht, in welk milieu de betreffende soorten zitten, maar niet hoe ze daar leven. Ze menen, dat GREEN de nis volgens HUTCHINSON niet goed heeft begrepen, die is niet ruimtelijk bedoeld, maar functioneel. Deze discussie is kenmerkend voor de huidige verwarring. De nadruk die deze auteurs leggen op de noodzaak habitat en nis uit elkaar te houden, verdient waardering,

maar hun verdere uiteenzetting en de invoering van een nieuw begrip "oecotoop" dat een integratie beoogt van habitat en nis, bevestigt mijn indruk, dat de oecologie terminologisch topzwaar dreigt te worden.

De levensgemeenschappen zijn onvoorstelbaar ingewikkeld. Er is behoefte aan concepties, die het ons mogelijk maken de grote lijnen te zien. Habitat en nis zijn hiervan een voorbeeld. Bij verdere uitbreiding van het conceptuele arsenaal moet men wel eisen, dat het inzicht wordt vergemakkelijkt, de uitgangspunten voor onderzoek worden verbeterd en vóór alles de kans op verwarring wordt vermeden.

De oecologische nis bij de planten

Het begrip oecologische nis is aanvankelijk een geheel dierkundige zaak geweest. In de periode-Elton was dat logisch. Het trofisch niveau was in eerste instantie bepalend. Gezien het feit dat alle autotrofe planten tot de primaire producenten moeten worden gerekend, komen ze q.q. in dezelfde nis terecht en wat er aan werkverdeling bij deze produktie is te zien kan men, naar dierkundige maat gemeten, hoogstens als subtiele vormen van nis-differentiatie aanduiden.

Elementen van nis-differentiatie in deze zin zijn bij de in de vegetatiekunde gehanteerde begrippen wel te vinden. O.a. in het begrip laag (étage) of synusia. Dit heeft betrekking op de structuur van de vegetatie, waarbij wij b.v. in een bos diverse lagen (étages) kunnen onderscheiden, van beneden naar boven mossen, kruiden, dwergstruiken, struiken, boomkronen. Hier is een zekere werkverdeling bij de lichtopvang. Schaduwplanten in de laagste étages zorgen voor de benutting van licht, dat door de kronen niet wordt onderschept. Wintergroene planten, met name sommige dwergstruiken en alle mossen benutten het licht, dat de loofbomen 's-winters doorlaten.

Het begrip laag (étage) is helemaal ruimtelijk. Het begrip synusia heeft eenzelfde uitgangspunt maar is meer functioneel. Wij spreken van een synusia van klimplanten, ook als die tot in de kronen groeien, of een synusia van op de boomschors groeiende korstmossen. De synusia kan men opvatten als een vorm van nis-differentiatie (DAUBENMIRE, 1968), waarbij in diverse levensgemeenschappen weer andere

soorten zijn betrokken. Het "baantje" van klimplant of van epifytisch korstmoss is in ieder bos beschikbaar in analogie met de werkverdeling in de dierenwereld, als oecologische equivalenten.

Ook in het onderscheiden van *levensvormen* zit een aspect, dat aansluit bij het nisbegrip van ELTON. RAUNKIAER (1934) ging bij zijn indeling naar levensvormen uit van de toestand waarin een plant zijn eventuele rustperiode doorbrengt.

Enkele voorbeelden:

Therofyten zijn planten die kort leven en een ongunstig seizoen, b.v. de winter of het droogste deel van de zomer overbruggen als zaad. Deze laatste categorie kennen wij als éénjarigen, die in het vroege voorjaar bloeien op verdrogende zandplekken (b.v. de Vroegeling, *Erophila verna*). *Geofyten* zijn planten, die een ongunstig seizoen overbruggen met ondergrondse organen (bollen, knollen, wortelstokken) en daarna dankzij de grote reserves die daarin zijn opgeslagen, heel snel blad en eventueel bloemen kunnen vormen om een kort maar gunstig seizoen te benutten. Wij vinden ze b.v. in voedselrijke maar donkere loofbossen, waar in het voorjaar vóór het ontluiken van het blad veel licht is bij niet te lage temperatuur. Voorbeelden: Speenkruid, Bosanemone, Sneeuwkllokje. Een vergelijkbare levenswijze vinden wij in steppengebieden, waar alléén in het vroege voorjaar de grond vochtig is. Voorbeelden zijn daar o.a. vele soorten tulpen en hyacinten, die snel ruimte in beslag nemen vóórdát de grassen goed op gang komen. Ook hier gaat het om een levenswijze, die in verschillende gemeenschappen kansen biedt, die telkens weer door oecologisch equivalente soorten worden benut en goed in de nisterminologie volgens ELTON past.

Binnen de vegetatiekunde is deze terminologie echter weinig gebruikt. Vele handboeken noemen het begrip oecologische nis in 't geheel niet. In moderne verhandelingen over vegetatiekunde en plantenoecologie wordt aan het nis-begrip in toenemende mate aandacht besteed maar het wordt dan gebruikt in de betekenis die HUTCHINSON eraan heeft gegeven. Als voorbeelden publicaties van WHITTAKER en HARPER.

Bij WHITTAKER (1970, p. 19) lezen wij: "for space, in application to a community, read niche", m.a.w. de ruimte die een soort in de gemeenschap bezet, bepaalt zijn nis. Binnen deze ruimte weet de soort de hulpbronnen efficiënter te benutten dan andere soorten. Elders, waar dit niet geldt wordt hij weggeconcurrerd. Hieruit blijkt dat de nis, die WHITTAKER een plantesoort toekent, overeenkomt met de "realized niche" van HUTCHINSON.

Later (WHITTAKER et al., 1973) komt hij tot een wat andere formulering: de nis is het geheel van funktionele relaties binnen de gemeenschap, waardoor de soort wordt beïnvloed, inclusief de concurrentie die de standplaats bepaalt. De identiteit van deze omschrijving met de "realized niche" wordt nu uitdrukkelijk vermeld.

HARPER (1968) gebruikt ook deze terminologie. Hij beschrijft een proef, waarbij in grasland alle soorten voorzichtig werden gedood, behalve de Zuring. Als gevolg nam de Zuring enorm toe en HARPER interpreteert dit als volgt: "een deel van de fundamentele nis van de Zuring moet liggen in het overlap-gebied met de fundamentele nissen van de andere soorten." Even verder spreekt hij van "het groot vermogen van de grassen om de gerealiseerde nissen van tweezaadlobbigen in te perken."

Nis en standplaats worden hier ook verregaand geïdentificeerd. WESTHOFF (1965) spreekt van"veelsoortige vegetatiestructuren, waarin iedere soort zich a.h.w. in zijn eigen oecologisch holletje (niche) nestelt en de mogelijkheden van het milieu op zijn eigen wijze uitbuit, daarbij andere soorten zoveel mogelijk uit de weg gaand". Dus: de standplaats indiceert hier de nis en de schrijver suggereert, dat de betreffende soort op de rest van het terrein geen aanspraak maakt. Ik geloof niet, dat dit is vol te houden en sluit mij aan bij WHITTAKER en HARPER, voor wie de verdeling van de ruimte door plantesoorten in hoge mate het resultaat is van concurrentie.

De oecologische isolatie

De onderzoeker, die de term oecologische nis het eerst heeft gebruikt, de Amerikaanse diersystematicus GRINNELL,

kwam daartoe aan de hand van waarnemingen aan voedselzoekende vogels. Het bleek hem dat tussen de soorten een duidelijke werkverdeling van kracht was. Terwijl men in die tijd, omstreeks 1900, dacht dat op een bepaald trofisch niveau (het woord werd nog niet gebruikt) een groot aantal soorten ongeveer hetzelfde deed, realiseerde GRINNELL zich dat dit niet juist was en -nog belangrijker- ook niet waarschijnlijk. Hij schreef reeds in 1904: "Two species with approximately the same food habits are not likely to remain long evenly balanced in numbers in the same region". In 1917 verklaarde hij: "It is, of course, axiomatic that no two species regularly established in a single fauna have precisely the same niche relationships." Vrij vertaald: geen twee soorten precies dezelfde levenswijze in één habitat.

Dit "axioma" duiden wij tegenwoordig aan als *oecologische isolatie*. Deze conceptie kwam echter pas goed in de belangstelling in 1934, toen een in het russisch geschreven boekje van GAUSE werd vertaald onder de titel: "The struggle for existence". Daarin worden proeven beschreven met protozoa, geïnspireerd door wiskundige modellen, die LOTKA (1932) en VOLTERRA hadden opgesteld voor samenlevende populaties van twee soorten met dezelfde hulpbron. Hetgeen volgens deze modellen kon worden verwacht en wat GRINNELL intuïtief had voorvoeld, kon GAUSE aantonen: van deze twee soorten verdween er een. Dit gebeurde niet omdat hij *direct* werd geschaad door de concurrent, maar omdat hij het gemeenschappelijk voedsel blijkbaar wat minder goed wist te bemachtigen.

Zo kwam de oecologische isolatie aanvankelijk in de literatuur terecht als het: *Principe van Gause*, omdat GRINNELL was vergeten. Nadat zijn stelling was herontdekt, werd het algemeen gebruik om van oecologische isolatie te spreken of van *competitive exclusion*. C.T. DE WIT stelt als vertaling voor: *wederzijdse uitsluiting*.

De oecologische isolatie wordt in de nieuwste literatuur doorgaans zó geformuleerd, dat geen twee soorten kunnen samenleven, die door éénzelfde factor in aantal worden beperkt, om het even of het om voedsel gaat of om een predator (KLOMP, 1961; LEVIN, 1970). Deze conclusie vloeit

voert uit een wiskundig model, dat door NICHOLSON (1933) is ontwikkeld.

Als twee soorten in aantal worden beperkt door predatoren (zoals dit aannemelijk is gemaakt bij herbivoren door roofdieren) dan kunnen ze hetzelfde voedsel gebruiken zonder dat dit raakt uitgeput, dus zonder concurrentie. Hebben ze echter dezelfde predator of ziekte, dan zal volgens dit model de soort, die het gemakkelijkst vangbaar resp. het meest vatbaar is, verdwijnen.

VAN DER STEEN (1973) heeft betoogd, dat de geldigheid van het principe van de oecologische isolatie in natuurlijke gemeenschappen niet kan worden bewezen of weerlegd. De oorzaak van de onmacht ligt in ons gebrek aan kwantitatieve gegevens over de invloed die organismen binnen een gecompliceerde gemeenschap op elkaar uitoefenen.

Men heeft zich veel moeite gegeven, om in de natuurlijke gemeenschappen gegevens te verzamelen, die wijzen op oecologische isolatie. Die gegevens kan men indelen in enkele groepen:

1. Samenlevende verwante soorten hebben verschillend voedsel. In deze groep zitten de gevallen die GRINNELL hebben geïnspireerd.
2. Verwante soorten met hetzelfde voedsel komen niet samen voor, ze sluiten elkaar dus geografisch uit maar bewonen wel vaak aangrenzende gebieden.
3. Een geslaagde introductie van een nieuwe soort kan een tevoren gevestigde soort met dezelfde levenswijze doen verdwijnen.

1. GRINNELL deed zijn waarnemingen aan vogels. Dat is geen toeval want van vogels kan men vrij gemakkelijk vaststellen waar ze voedsel zoeken en wat ze eten. Ook GAUSE voert in zijn boek vogels als kroongetuigen aan. In het gebied van de Zwarte Zee leven een aantal soorten sterns, die na verwant zijn. Hun jachtterrein en voedsel verschillen echter duidelijk en dat zou hun coexistentie verklaren. Dat deze sterns hun eigen specialisatie hebben klopt ook in ons klimaatgebied. De Grote Stern vist buitengaats en neemt vrij grote vis. De prooi van de Dwergstern is veel kleiner. De Visdief is meer op zoet en brak water ingesteld

en wat de prooigrootte betreft intermediair. De Noordse Stern is even groot, maar heeft een duidelijke voorkeur voor Crustaceeën. De Zwarte Stern is vóór alles insecteneter aan zoet water. De vrij forse Lachstern jaagt veel op het land en vangt o.a. muizen en kikkers.

DAVID LACK (1971) somt veel van die voorbeelden op.

Van het mezengeslacht *Parus* komen in Europa soms wel 6 soorten voor in hetzelfde gebied. Ieder kent ze als insecteneters in onze bossen. Bij nadere waarneming blijken ze duidelijk te verschillen in zoekgedrag en menu.

De grootste, de Koolmees, zoekt laag in de bomen en komt vooral 's winters veel op de grond en eet daar veel zaden.

De Pimpelmees is kleiner en behendiger, hij inspecteert bij voorkeur dunne takjes hoog in loofbomen. 's Winters komt men hem veel in rietland tegen. De Zwarte Mees is het kleinst, hij is sterk gebonden aan coniferen en schijnt veel luis te nemen van de naalden in de boomtoppen.

2. Verwante soorten met hetzelfde voedsel bewonen niet dezelfde maar aangrenzende gebieden, m.a.w. ze sluiten elkaar geografisch uit.

LACK noemt het geval van de Vink, die in Europa loof- en naaldbos bewoont, maar op de Canarische eilanden alleen loofbos. In het naaldbos komt daar een verwante, endemische soort voor. HYNES (1954) heeft er op geattendeerd, dat het vlokreeftje *Gammarus pulex* in Engeland het zoete water bewoont, terwijl de nauw verwante *G. duebeni* er alleen in brak water leeft. Opeen aantal eilanden, ook in Ierland, waar *G. pulex* niet voorkomt, zit *G. duebeni* zowel in zoet als in brak water. Het ligt voor de hand, dat *G. pulex* in zoet water efficiënter is en dat alleen zoete wateren, die hij niet heeft bereikt, door *G. duebeni* kunnen worden bewoond.

3. Een geslaagde introductie van een nieuwe soort kan een reeds gevestigde soort met dezelfde levenswijze doen verdwijnen.

In Canada leeft de Sneeuwhaas (*Lepus arcticus*) in de toendra-gebieden. In de bossen vindt men de verwante "snowshoe hare" (*Lepus americanus*). Op Newfoundland kwam de laatste niet voor; Hier leefde de Sneeuwhaas in beide habitats.

Na introductie van *L. americanus* verdween de Sneeuwhaas uit de bossen van Newfoundland (CAMERON, 1958).

De oecologische isolatie en de evolutie

Wij keren nog even terug naar GRINNELL met zijn: "it is, of course, axiomatic, that no two species, established in a single fauna, have precisely the same niche relationships."

Waar haalde hij de moed vandaan voor zulk een apodictische uitspraak? Misschien uit de "Origin of species" van DARWIN, voor zijn generatie nog wel verplichte lectuur?

Daar luidt een passage: Each new variety will generally press hardest on its nearest kindred and tend to exterminate them". M.a.w. naarmate twee vormen nader verwant zijn beconcurreren zij elkaar feller, omdat zij aanspraak maken op hetzelfde voedsel, dezelfde ruimte. Een beter aangepaste variëteit zal de moedervorm verdringen. Dit is de kern van de Darwinistische conceptie van de "survival of the fittest".

Maar er zijn nog méér concurrenten dan de soortgenoten, nl. andere soorten voor zover ze op dezelfde levensbehoeften aanspraak maken. Deze concurrenten onderscheiden zich van de soortgenoten, omdat ze buiten de voortplantingsgemeenschap staan en hun invloed dus alleen uitoefenen op het oecologisch vlak en niet tevens via inkruising.

De aldus door twee soorten op elkaar uitgeoefende druk brengt mee, dat het *uitwijken naar een iets verschillende levenswijze een selectief voordeel geeft*, dat snel genetisch kan worden geconsolideerd.

Een ontmoeting van twee oecologisch naverwante populaties kan dus de evolutie een sterke impuls geven en dit geldt zeker voor de populatie met de zwakste verwervings-capaciteit t.a.v. de omstreden behoeften.

In deze geest heeft een volgende generatie van ornithologen, en speciaal D. LACK (1971) de gedachte van GRINNELL verder uitgewerkt.

Zoals meestal met vraagstukken die de evolutie betreffen moeten wij het ook hier van indirecte aanwijzingen hebben. Een sterk argument daarbij is de z.g. "*Character displacement*" (kenmerkverschuiving), nl. het verschijnsel

dat verwante soorten in een gebied waar ze samenwonen sterker van elkaar verschillen dan daar waar ze één van beide voorkomen.

Kroongetuigen zijn hier de Darwin-vinken van de Galapagos-eilanden, genoemd naar de man die ze in hoge mate hebben geïnspireerd. Het gaat hier om een groep soorten, die zo op elkaar lijken, dat de gedachte zich opdringt van een gemeenschappelijke voorvader. Hun levenswijze verschilt sterk, er zijn insecteneters en zaadeters bij, de eerstgenoemde hebben veel fijnere snavels dan de zaadeters. *Geospiza fuliginosa* en *G. fortis* verschillen weinig in snavelgrootte op de eilanden waar ze een van beide voorkomen. Op de eilanden, waar ze samenleven heeft *G. fuliginosa* een ras gevormd met een fijner snavel, *G. fortis* met een zwaarder snavel, kennelijk als aanpassing bij het eten van fijnere, resp. grovere zaden.

De voorvader van de Darwin-vinken, die bij toeval de geologisch vrij jonge en sterk geïsoleerde Galapagos-eilanden bereikte, heeft zich hier niet ontwikkeld tot een manusje van alles, dat zowel insecten eet als grote en kleine zaden. Er is specialisatie opgetreden en dat stelt men zich als volgt voor:

Op de vrij ver uiteenliggende eilanden kon de oervorm zich enigszins verschillend ontwikkelen, al naar de voedselvoorraad, met een wat zwaarder accent op insecten, of op fijn resp. grof zaad. Als ze via een storm samen op een eiland belandden en er was een voldoende sexuele isolatie kon de onderlinge concurrentie deze specialisatie in snel tempo consolideren met als resultaat een versneld uiteengroeien. Deze gedachte sluit goed aan bij de door E. MAYR (1966) ontwikkelde en algemeen geaccepteerde hypothese dat althans bij dieren de geografische isolatie en de vorming van rassen die iets verschillen in levenswijze, het begin vormt van een evolutie die een soort splitst.

Als wij oecologische isolatie en evolutie met elkaar in verband brengen, moeten wij het aldus stellen, dat het bijeen komen van twee groepen met vergelijkbare levenswijze leidt óf tot het verdwijnen van het minst efficiënte, óf tot een versneld uiteengroeien naar een eigen specialisme.

Evolutie vraagt tijd en de vraag rijst, of die er in dit

geval wel is. Natuurlijk niet, als twee soorten als in de proeven van GAUSE op precies hetzelfde voedsel zijn aangevozen. In de natuur bij een onvolledig samenvallen van het voedselpakket is die tijd er in beginsel wel, al zal de soort die in het gebied van voedsel-overlap het minst efficiënt is, tijdelijk zeldzaam zijn. Dat is echter gunstig voor een snelle evolutie.

Volgens deze gedachtengang, vnl. ontwikkeld aan de hand van hogere dieren, toont de evolutie een automatische tendentie tot splitsing van soorten via een concurrentie, die zichzelf uitschakelt door selectie in de richting van specialisatie, van een eigen oecologische nis voor iedere soort. Hierbij lokt de ene specialisatie de andere uit, want een ruimer sortiment aan prooidieren geeft ook aan de predatoren weer nieuwe kansen tot differentiatie. Binnen deze visie wordt de enorme diversiteit in de natuur begrijpelijk.

De rijkdom aan soorten en de specialisatie zijn duidelijke gegevens. Over de vraag wat er toch nog over blijft aan actuele interspecifieke concurrentie, zijn wij bij de dieren slecht geïnformeerd. Er zijn vele polyfage soorten met gedeeltelijk hetzelfde voedselpakket, maar wij weten niet in hoeverre dat tot echte concurrentie leidt. Zoiets moet van geval tot geval bewezen worden en dat valt niet mee.

De oecologische isolatie bij planten

Evenals de oecologische nis was ook de oecologische isolatie aanvankelijk geheel een zoölogische aangelegenheid. In de botanische literatuur wordt deze conceptie òf niet genoemd, òf voor planten ongeschikt geacht (DAUBENMIRE, 1968) òf aanvaard in een stemming van: zelf zouden wij er nooit op gekomen zijn. (WHITTAKER, 1965, 1970; HARPER, 1961).

De moderne formulering, dat twee soorten niet kunnen co-existeren, als ze door dezelfde factor in aantal worden beperkt, kunnen wij ook voor planten trachten te toetsen. Over de regulatie van aantallen (bij planten kunnen wij beter spreken over de regulatie van het aandeel van een

plantesoort in een vegetatiedek) is bij planten nog minder bekend dan bij dieren.

Uit incidentele gegevens, b.v. over de biologische bestrijding van per ongeluk geïntroduceerde onkruiden met expres geïntroduceerde insecten weten wij dat in principe een plantesoort door fytofagen op een laag niveau kan worden gebracht.

ENNIK, KORT en VAN DE BUNT (1965) hebben aangetoond, dat het afsterven in het centrum van grote plekken Witte Klaver samengaat met een hoge concentratie aan parasitaire nematoden. Het staat ook vast dat de botanische samenstelling van grasland sterk wordt beïnvloed door selectief grazen (HARPER, 1961, 1968, 1971).

Uit gegevens over de specifieke relaties van veel plantesoorten met dieren als bloembestuivers (FAEGRI en VAN DER PIJL, 1966) of verspreiders van zaden (VAN DER PIJL, 1966) kunnen wij vermoeden, dat ook dergelijke relaties regulerend kunnen werken, maar wij hebben in dit geval nog minder idee van de draagwijdte.

Tenslotte de directe hulpbronnen, die wij ook bij planten als voedsel aanduiden, de mineralen en ook licht en vocht, waarvan wij zeker weten dat ze in hoge mate beperkend kunnen werken op plantengroei. Omdat alle groene planten deze hulpbronnen nodig hebben, moet in beginsel de concurrentie bij planten een veel grotere rol spelen dan bij dieren. Die immers kunnen zich specialiseren op heel verschillend voedsel en behoeven niet allemaal een plaats in het licht. Planten kunnen zich hoogstens aanpassen bij verschillende beschikbaarheid van, of verhouding tussen hun hulpbronnen. De interspecifieke concurrentie is bij planten dan ook veel beter direct waarneembaar dan bij dieren, speciaal de strijd om een plaats in het licht. In de door HARPER (1968) aangehaalde proef met het weghalen van een soort uit de gesloten graslandvegetatie blijkt dat de burenen snel de opengevallen plaatsen vullen. Tevoren hielden de soorten elkaar kennelijk onder druk maar dit was niet zo evident wegens een evenwichtssituatie.

In de loop van een successie ziet men soorten elkaar overvleugelen. Echter, hier is de concurrentie een minder

wezenlijk element dan in een stabiele vegetatie. De successie wordt vnl. bepaald door veranderingen in de bodem; hij zou zich zonder concurrentie ook wel voltrekken, zij het minder snel. In de successie zit ook een element van nis-differentiatie. De oecologische isolatie bij planten moeten wij onderzoeken binnen het kader van één successiestadium en één synusia, en bij soorten, waarvan de groeiwijze goed vergelijkbaar is.

DE WIT (1960) heeft bewezen, dat concurrentie tussen dergelijke planten vergelijkbaar is met die tussen de eencelligen waarmee GAUSE werkte. Van twee soorten, die in een proefopzet zijn aangewezen op dezelfde ruimte (gezien als een beperkte hoeveelheid aan hulpbronnen) wint één soort. Het beginsel van de wederzijdse uitsluiting geldt dus ook voor planten.

DE WIT toont tevens dat reeds subtiele verschillen coëxistentie mogelijk maken, b.v. wanneer de soorten niet om precies dezelfde "ruimte" concurreren, wegens een verschil in diepte van beworteling, een verschil in seizoensritme of een eigen stikstofbron, zoals de Leguminosen. Dergelijke verschillen, die coëxistentie van veel soorten zelfs in een homogeen milieu mogelijk maken, kunnen wij onder de noemer nis-differentiatie in de zin van ELTON brengen. Voorts kunnen reeds geringe verschillen in de bodem het samenleven van vele plantesoorten in één laag van de vegetatie mogelijk maken. In de bodem verschilt het aanbod van vocht en mineralen dikwijls van plek tot plek en het is plausibel, dat nu de ene en dan weer de andere soort de mogelijkheden efficiënter benut.

Bij proeven met concurrentie met haver en gerst deed ik de ervaring op, dat de uitslag afhangt van de zuurgraad van de grond. Is de pH-waarde laag, dan wint de haver en bij neutrale reactie de gerst. De betreffende gegevens zijn pas door DE WIT (1960) volledig tot waarde gebracht.

VAN DEN BERGH (1968) deed dergelijke ervaringen op bij de concurrentie tussen grassoorten. In beide gevallen blijkt speciaal de kiemplant gevoelig voor de zuurgraad. Ook de mate waarin mineralen worden aangeboden beïnvloedt

de uitslag van concurrentie. Op een proefveld van het Biologisch Station "Weeversduin" te Oostvoorne werd na toediening van fosfaat een soortenrijke vegetatie snel verdrongen door Witte Klaver, die voordien ter plaatse een heel bescheiden bestaan leidde (intern verslag).

VAN DEN BERGH heeft getoond dat bij suboptimale minerale voeding vaak de soort verdrongen wordt die in monocultuur de hoogste opbrengst geeft en bij optimale voeding wèl de sterkste is. Een dergelijke soort overheerst dus alleen op de vruchtbaarste plekken. De soorten die hij verdringt, zouden daar zonder concurrentie ook wel meer opbrengen dan op de plaatsen, waarop ze mèt concurrentie zijn aangevozen. Dit is een situatie die men wel zo formuleert, dat het oecologisch optimum van een soort niet steeds samenvalt met het fysiologisch optimum. Een bekend voorbeeld (OLSEN, weergegeven in WALTER, 1956) is dat van de Bochtige Smele (*Deschampsia flexuosa*) die vooral wordt aangetroffen op zeer zure en schrale zandgrond, waar hij geen optimale groei vertoont. Op de betere plaatsen is hij niet opgewassen tegen produktievere soorten. Zijn grote tolerantie t.a.v. de zuurgraad van de bodem stelt hem in staat algemeen voor te komen in terrein, dat voor andere grassen ongeschikt is.

Het klinkt plausibel dat in een natuurlijke vegetatie, waar de bodemreactie, de mineralenvoorziening en het aanbod van vocht variëren in ruimte en tijd, de krachtsverhouding tussen de soorten van plek tot plek en van periode tot periode wisselt, zodat veel soorten naast elkaar kunnen voorkomen. Een indirect bewijs voor de juistheid van deze visie is de ervaring, dat bij zware bemesting en irrigatie van een grasland het aantal soorten snel achteruit gaat en slechts enkele hoog produktieve grassen, zoals Engels raai, overblijven.

Het gaat hier om soorten, die op dezelfde hulpbronnen aanspraak maken maar in *efficiëntie* verschillen, afhankelijk van de voorziening met vocht en mineralen. Het gaat hier uitdrukkelijk niet om een nis-differentiatie in de geest van ELTON.

Een verdringing, die zo tot stand komt moet als oecologische isolatie worden aangemerkt.

De term wordt hiervoor tot nu toe niet gebruikt, omdat hij is opgesteld met het oog op beweeglijke dieren, die elkaar uit een hele habitat verdringen. Dit is geheel een kwestie van schaal. Voor een vogel zijn de hulpbronnen van een heel systeem toegankelijk, met alle hoeken en gaten, droge en natte plekken. Zijn territorium is analoog met de vaste standplaats van een plant. De meeste lagere landdieren zijn trouwens in dit opzicht beter met planten te vergelijken dan met gewervelde dieren.

Grootschalige gevallen van oecologische isolatie bij planten komt men in de literatuur ook wel tegen, b.v. waar men aanneemt, dat in Centraal-Europa de Grove Den (*Pinus sylvestris*) uit zijn optimaal milieu (zwakzure leemgronden) is verdrongen door loofhout, maar zich kan handhaven op zure, venige gronden enerzijds en droge kalkhellingen anderzijds.

HARPER (1961) en medewerkers hebben geprobeerd, indirecte aanwijzingen voor de betekenis van oecologische isolatie voor planten op te sporen. Zij noemen het opvallende feit, dat soorten die massaal bastaarden vormen, zelfs fertiele, zich toch als soort handhaven.

In door menselijke activiteit sterk gestoord terrein krijgen hybridenzwermen méér kans. Dit wijst erop, dat in het natuurlijk milieu de hybriden niet tegen de oudersoorten zijn opgewassen.

Er is ook geprobeerd om via statistisch onderzoek aan te tonen dat vaker per genus slechts één soort per habitat voorkomt, dan was te verwachten op grond van toeval. De idee is, dat juist soorten van één geslacht elkaar het sterkst beconcurreren en dat ze daarom verdeeld zijn over verschillende biotopen. Bij dieren zowel als planten blijkt plm. 85% van de genera maar één soort per habitat te hebben. De interpretatie is controversieel. Afgezien van deze discussie, waarvoor ik naar HARPER (1961) verwijs, kan worden opgemerkt, dat men er hierbij van uitgaat dat de indeling in genera een ideale afspiegeling is van de verwantschap van soorten en ook dat de indeling van de levensgemeenschappen aan zeer hoge eisen voldoet. Verder wordt het

feit genegeerd, dat bij planten de invloed van de concurrentie zich niet over de hele habitat met gelijke kracht doet voelen, maar van plek tot plek verschilt, zodat twee verwante soorten best in één habitat kunnen voorkomen, de een meer aangepast aan b.v. droge plekken, de andere aan vochtige plekken.

Aanwijzingen voor *character displacement* bij planten zijn bij mijn weten nooit gesignaleerd. Bij vogels hebben ze betrekking op gemakkelijk waarneembare kenmerken zoals lichaamsgrootte en snavelvorm in verband met de voedselkeuze. Bij planten zal het eerder gaan om fysiologische verschillen t.a.v. droogteresistentie en reactie op de zuurgraad. Onderzoek in deze richting is mogelijk, maar blijkbaar nog niet op gang gekomen.

Zijn er aanwijzingen, dat evenals bij dieren, de interspecifieke concurrentie ook bij planten een stimulans is geweest voor de evolutie via specialisatie en splitsing van soorten? Het ligt wel voor de hand, omdat bij planten deze vorm van concurrentie zo belangrijk is en bepaald niet beperkt tot naverwante soorten. De enorme druk in de voorplantegroei optimale milieu's moet de aanpassing aan droge en arme biotopen wel een stimulans hebben verschaft, evenals andere specialisaties als uitwijkmogelijkheid. Zo kan men zich voorstellen, werden op den duur alle mogelijkheden tot plantengroei uitgebuit.

Evenals bij dieren kan men denken aan soortsplitsing na geografische isolatie (de "allopatrische speciatie", MAYR, 1966). Planten hebben echter voor de vorming van nieuwe soorten ook mogelijkheden via "sympatrische speciatie". Hybridisatie is veel algemener dan bij dieren, waar het gedrag en lichaamsbouw belangrijke barrières opwerpen. Polyploidie, apomixie, autogamie, bij dieren zeldzaam of onbekend, kunnen daarna zeer snel tot sexuele isolatie voeren, zodat er binnen de gemeenschap voortdurend nieuwe vormen opduiken. De meeste zullen zich niet handhaven, maar enkele zien kans de oude te verdringen of te betrekken in een wederzijdse selectiedruk in de richting van een nieuwe specialisatie.

Dit proces gaat uiteraard door en is via verstoring door de mens zelfs versneld (STEBBINS, 1950; BAKER & STEBBINS, 1965).

Conclusie

Na de invoering van het begrip oecologische nis door GRINNELL en ELTON is het gebruikt als aanduiding voor een specialisatie, die van gemeenschap tot gemeenschap door verschillende soorten kan zijn vertegenwoordigd. Binnen de gemeenschap leiden de diverse specialisaties tot verdwijnen, althans verzwakken van de interspecifieke concurrentie via de "oecologische isolatie", die de plaatselijk minder efficiënte vertegenwoordigers van een specialisatie uitschakelt.

Dieren hebben veel meer mogelijkheden tot specialisatie dan hogere planten, die allemaal op hetzelfde voedsel en een plaats in het licht zijn aangewezen. Het is dan ook geen toeval dat het totaal aantal diersoorten dat van de groene planten minstens met het tienvoudige overtreft.

Bij planten kan men volgens de bij dieren gehanteerde maatstaven van een zekere nis-differentiatie spreken, b.v. ten aanzien van diverse levensvormen en synusia binnen de vegetatie. Binnen deze categorieën, dus zonder eigenlijke nis-differentiatie kunnen verschillen in efficiëntie beslissen hoe de soorten in onderlinge concurrentie een heterogeen terrein verdelen. Dit mechanisme is identiek met het begrip oecologische isolatie. Bij planten leidt dit in veel mindere mate tot ruimtelijke scheiding dan bij (hogere) dieren en dit, gevoegd bij de veel geringere mogelijkheden tot specialisatie, resulteert in een blijvende interspecifieke concurrentie binnen een plantendek.

Dit maakt het begrijpelijk, dat in de botanische literatuur aanvankelijk weinig aandacht werd geschonken aan het nisbegrip. Dit veranderde toen HUTCHINSON in 1958 kwam met een sterk gewijzigde versie. Zijn "realized niche" die het gehele complex van factoren omvat, dat de standplaats van een soort bepaalt, sprak de vegetatiekundigen meer aan. In deze conceptie heeft iedere soort zijn eigen nis. De "realized niche" wordt echter in hoge mate mede bepaald door interspecifieke concurrentie. De afwezigheid, althans verzwakking van de concurrentie is nu geen essentieel element meer van het nisbegrip, zoals bij ELTON en dit geeft aanleiding tot misverstand.

Naar mijn mening verdient het oorspronkelijke nisbegrip, dat zijn betrekkelijke bruikbaarheid heeft bewezen, behouden te blijven. De nis wordt dan bepaald door specialisatie op bepaalde hulpbronnen en op bepaalde wijzen van exploitatie daarvan. Wij mogen dan b.v. zeggen, dat twee soorten eenzelfde nis kunnen bezetten in één gemeenschap, omdat ze door verschillende predatoren of ziekten worden gelimiteerd.

Wie het nisbegrip zó blijft hanteren zal zeker te horen krijgen dat hij niet op de hoogte is van de "moderne niche-theorie". Deze kan m.i. zijn pretenties niet rechtvaardigen. Het is niet mogelijk alle funktionele relaties van een organisme met zijn milieu in een model onder te brengen en een essentieel element van het specialisme, de wijze waarop een organisme zijn hulpbronnen benadert, komt niet tot zijn recht.

Geachte toehoorders

Aan het eind van deze rede wil ik graag mijn dank betuigen aan allen, die aan mijn benoeming hebben medegewerkt. Ik waardeer het zeer, dat ik na mijn 65e nog als een volwaardige arbeidskracht word beschouwd.

Opgeleid als zoöloog en gespecialiseerd in de vogeltrek, kwam ik bij toeval terecht bij het landbouwkundig onderzoek, om er 25 jaar te blijven. Daarvan heb ik nooit spijt gehad.

Waarde oud-collega's van het voormalige Proefstation voor de Akker- en Weidebouw te Groningen, van het voormalig C.I.L.O. en van het I.B.S. te Wageningen.

Ik dank U voor de ondervonden vriendschap en de prettige samenwerking. Dat ik thans geschikt wordt geacht om onderwijs te geven in de botanische oecologie, is voor een groot deel te danken aan hetgeen ik van U heb geleerd.

Oud-collega's van het Instituut voor Oecologische Onderzoek. Ik denk met voldoening terug aan de jaren, die ik in Uw midden heb doorgebracht.

Leden van de vakgroep Vegetatiekunde en Plantenoecologie. U hebt mij in Uw kleine kring vriendschappelijk ontvangen. Ik heb grote waardering voor de moed, waarmee U een te zware onderwijsbelasting draagt in de sector van de vegetatiekunde en het systeemonderzoek. Ik hoop er toe te kunnen bijdragen, dat deze last beter wordt verdeeld. Ik vertrouw erop, dat ook meer experimenteel plantenoecologisch onderzoek tot ontwikkeling kan worden gebracht, wat tot een verdere verlichting kan leiden.

Leden van de vakgroepen Bodemkunde en Bemestingsleer, en Plantenfysiologisch Onderzoek. Ik dank U zeer voor de toezeggingen, deels al gerealiseerd, om gezamenlijk met onze vakgroep practica te verzorgen. Zonder Uw bijstand zouden onze mogelijkheden, ook voor onderzoek, te zeer zijn beperkt tot veldwerk.

Leden van de vakgroepen Plantensystematiek en Geografie. Ik waardeer het zeer, dat ook met U een goede samenwerking tot stand is gekomen bij het organiseren van een cursus Nederlandse Flora.

Studenten aan de Landbouwhogeschool.

De oecologie, in mijn studietijd nauwelijks vermeld, heeft nu de volle belangstelling. Van de oecologie worden nu richtlijnen verwacht voor een integraal milieubeleid. Het is momenteel dikwijls de zorg om dat beleid, méér dan een zuiver wetenschappelijke interesse, die oecologische onderwerpen in de studie doet opnemen.

Wie het milieubeleid wil helpen vormen, heeft niet genoeg aan sympathie voor de natuur en wantrouwen tegen de techniek. Er is kennis nodig, die respect afdwingt en geschikt is om praktische problemen op te lossen.

Ik vertrouw erop, dat onder U het doorzettingsvermogen zal worden gevonden om die kennis te verwerven.

Ik dank U voor Uw aandacht.

Literatuur

- Baker, H.G. and G.L. Stebbins (1965). The genetics of colonizing species. Ac.Press, New York - London.
- Bergh, J.P. van den (1968). An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. Versl.Lbk.Onderz. 714; IBS med 369, Wageningen.
- Colwell, R.K. and D.J. Futuyama (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52, 565.
- Cameron, W.A. (1958). Mammals of the islands in the Gulf of St. Lawrence. Nat.Mus.Canad.Bull. 154.
- Daubenmire, R. (1968). Plant communities. New York-London.
- Elton, C.S. (1927). Animal Ecology. London.
- (1966). The pattern of animal communities. London-New York.
- Ennik, G.C., J. Kort en C.F. van de Bund (1965). The clover cyst nematode as the probable cause of death of white clover in a sward. J.Br.Grassl.Soc. 20, 258-262.
- Faegri, K. en L. van der Pijl (1966). The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- Gause, G.F. (1934). The struggle for existence. Baltimore.
- Green, R.H. (1971). A multivariable statistical approach to the Hutchinsonian niche: bivalve molluscs of Central Canada. Ecology 52, 225-229.
- Grinnell, J. (1904). The origin and distribution of the chestnut backed chickadee. Auk. 21, 364-382.
- (1917). The niche relationships of the California thrasher. Auk 34, 427-433.

- Harper, J.L. (1961). The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15, 209-227.
- (1968). The regulation of number and mass in plant populations. In: R.C. Lewontin, ed. *Population biology and Evolution*, p. 139-158.
- (1971). Grazing, Fertilizers and pesticides in the management of grasslands. In: E. Duffy and A.S. Watt: *Management of Animal and Plant Communities for Conservation*. 11th Symp.B.E.S., Norwich 1970, 1971.
- Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol. 22, p. 415-427.
- Hynes, H.B.N. (1954, 1955). The ecology of *Gammarus duebeni* and its occurrence in fresh water in Western Britain. *J.Anim.Ecol.* 23, 38-84; 24, 352-387.
- Klomp, H. (1961). The concepts "similar ecology" and "competition" in animal ecology. *Arch.Neérl.Zool.* 14, 90-102.
- Lack, D. (1971). *Ecological isolation in Birds*. Blackwell Sci.Publ. Oxford - Edinburgh.
- Levin, S.A. (1970). Community, equilibria and stability, an extension of the competitive exclusion principle. *The Am. Naturalist* 104, p. 413-425.
- Levins, R. (1968). *Evolution in changing Environments*. Princeton Univ.Press.
- Lotka, A.J. (1932). The growth of mixed populations: two spec. competing for a common food supply. *J.Wash. Acad. Science* 22, 461-469.
- MacArthur, R. (1967). The theory of the niche. In: R.C. Lewontin (ed.). *Population Biology and Evolution*. Syracuse, New York.

- Mayr, E. (1966). Animal species and Evolution.
Harv.Univ. Press.
- Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations.
J.Anim. Ecology 2, 132-178.
- Odum, E.P. (1971). Fundamentals of Ecology (3e druk).
- Parker, B.C. and B.L. Turner (1961). "Operational niches"
and "community-interactions values" determined from
in vitro studies of some soil Algae. Evolution 15,
228-238.
- Pijl, L. van der (1972). Principles of dispersal in higher
plants. Springer, Berling. New York. Heidelberg.
- Raunkiaer, C. (1934). The life forms of plants and statis-
tical plant geography. Oxford.
- Stebbins, G.L. (1950). Variation and Evolution of Plants.
Columbia Univ. Press.
- Steen, W.J. van der (1973). Wijsbegeerte, methodologie en
biologie op weg naar een zinvolle verwarring.
Vakblad voor Biologen 53, 318-321.
- Vecht, J. van der (1973). Insekten zonder tal: een uitda-
ging. Verslag afd. Natuurkunde 82, no. 3. Kon.Ned.
Akad.v. Wetensch.
- Vries, D.M. de, A.A. Kruijne en H. Mooi (1957). Veelvuldig-
heid van graslandplanten en hun aanwijzing van milieu-
eigenschappen. Jaarboek IBS 1957, p. 183-191.
- Walter, H. (1956). Einführung in die Phytologie IV.
(H. Ellenberg) Grundlagen der Vegetationsgliederung
I, p. 116.
- Westhoff, V. (1965). Plantengemeenschappen. In: Uit de
plantenwereld (hfdst. 8). Palladium reeks.

Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems.
Macmillan, New York.

----- (1965). Dominance and diversity in plant
communities. Science 147, p. 250 e.v.

-----, S.A. Levin, R.B. Root (1973). Niche,
habitat and ecology. The American Naturalist 107,
321-38.

Wit, C.T. de (1960). On competition. Versl.Ldk.Onderz. 66,
8, Wageningen.