

## Enkele opmerkingen over het begrip „hoofdformatie”

door

H. DOING (Canberra)

Met het voorstel, de „hoofdformatie” in te voeren als eenheid in het hiërarchische systeem van plantengezelschappen der Frans-Zwitserse school (DOING, 3), zijn oude controversen, die helaas nooit tot oplossing gekomen waren, weer opgerakeld. De reacties op dit voorstel waren niet onverdeeld gunstig (VAN DONSELAAR, 6). Voor zover hierbij misverstanden ontstaan zijn, is het wellicht nuttig, de bedoeling ervan nader te verduidelijken.

In de eerste plaats levert de gebruikelijke wijze van rangschikking der eenheden van het systeem in samenvattende overzichten, volgens „sociologische progressie”, niet slechts toevallig een resultaat op, dat reeds op het eerste gezicht in zijn hoofdtrekken een sterk fysiognomische inslag vertoont: men kan zich eigenlijk moeilijk een andere indeling voorstellen. Het is dus reeds op grond van de „klassieke” opvattingen logisch, het systeem te toetsen aan dit fysiognomische principe en waar nodig correcties aan te brengen in de geest daarvan, d.w.z. de eenheden zo te groeperen dat daardoor in dit opzicht meer eenheid en een logischer indeling ontstaat.

Er zijn zeer duidelijke voorbeelden aan te voeren van het feit, dat het genoemde principe reeds van begin af aan een vrij belangrijke rol speelt t.a.v. de groepering der gezelschappen in hogere eenheden. Zo heeft de klasse *Alnetea glutinosae*, althans in Nederland (waar zij goed ontwikkeld is), geen enkele kensoort. Wel heeft zij tal van soorten gemeen met de klasse *Phragmitetea* en andere moeras-eenheden, welke soorten niet of veel minder in andere eenheden voorkomen en dus goede kensoorten van een hogere eenheid, *Alnetalia glutinosae* en een of meer orden van boomloze moerasgezelschappen omvattend, zouden zijn. In een zuiver floristisch systeem hebben de *Alnetea* al. klasse dus geen reden van bestaan. Toch zijn er weinig boseenheden, waarover de systematici van nu en vroeger zo eensgezind zijn als over deze klasse als zodanig.

In moderne revisies van het systeem neemt het aantal voorbeelden van soortgelijk handelen snel toe, b.v. bij de opstelling van *Prunetalia spinosae*, *Sarothamnion*, *Sedo-Scleranthion* (resp. *Sedo-Scleranthetea*), *Thero-Salicornietea*, *Thero-Chenopodietea*, *Nardetalia* etc. In een uitsluitend floristisch systeem zouden de betrokken indelingen ook anders hebben kunnen uitvallen, m.a.w. vooral bij de indelingen op hoger niveau heeft men de fysiognomie vaak nodig om uit verschillende, in floristisch opzicht min of meer gelijkwaardige oplossingen de beste te kunnen kiezen.

Dat uitvoerig opnamenmateriaal en zorgvuldige vergelijking van tabellen vanzelf zou leiden tot een onaanvechtbare indeling in hogere eenheden, is een illusie. Het feit dat men het doorgaans over de verbonden veel beter eens kan worden dan over de hogere resp. lagere eenheden toont aan dat op dit niveau in de hiërarchie het floristische principe het best voldoet.

Er is dus geen sprake van, dat het aanvaarden van de structuur als een belangrijk classificatiecriterium een „hinken op twee gedachten” zou zijn. Integendeel: zonder deze uitgesproken aanvaarding is het systeem waarlijk hinkend op „anderhalve ge-

dachte". Men kan in dit opzicht de meeste der oorspronkelijke syntaxonomische systemen vergelijken met het systeem van Linnaeus: zij berusten op te weinig gedachten om op de duur uit te kunnen groeien tot een alles omvattend systeem. Een dergelijk systeem zal dienen te berusten op zoveel mogelijk principes, die van geval tot geval tegen elkaar afgewogen zullen moeten worden. Het „slechts berusten op één principe" blijkt meer en meer niet de kracht, maar juist een zwakheid van het systeem van Braun-Blanquet te zijn.

De fysiognomische indeling in hogere eenheden zoals die in Australië gebruikelijk is (o.a.: vochtig *Eucalyptus*-bos, droog *Eucalyptus*-bos, savannebos, subalpiene savanne etc.; BEADLE & COSTIN, 1), is in grote lijnen wel degelijk aanvaardbaar voor een floristisch ingesteld plantensocioloog, doch leent zich praktisch niet voor een verdere verfijning (die op grond van structuurverschillen theoretisch nog wel mogelijk is) anders dan op een floristische ondergrond.

Wil men een dergelijk systeem inpassen in dat volgens de principes van Braun-Blanquet, dan zal dit echter slechts mogelijk zijn als men de hogere eenheden opbouwt door synthese van lagere. De grenzen der „van boven af" bepaalde formaties zijn te vaag om bij detailstudies voldoende houvast te kunnen bieden. Het gaat er hierbij om, de omlijning van hogere eenheden (eenheden boven de rang van verbond), waarbij de floristische kenmerken ons nu eenmaal min of meer in de steek laten, op zo natuurlijk mogelijke wijze aan te brengen, zonder aan de, in hoofdzaak floristisch gedefinieerde, lagere eenheden geweld aan te doen. Op dezelfde wijze zijn eenheden beneden de rang van associatie (of sub-associatie) vaak beter gekenmerkt door dominantie van een of weinige soorten dan door absolute of relatieve trouw, zodat met enig overleg ook hier twee „scholen" met elkaar vervlochten kunnen worden.

De systematische rang der voor Australië genoemde „subformaties" komt waarschijnlijk ongeveer overeen met de klasse. Doordat de belangrijkste soorten veelal of een zeer groot (b.v. *Themeda australis*, „Kangaroo Grass", dominant in bepaalde graslanden en savannen in alle Australische staten en zelfs in grote gebieden daarbuiten) of een relatief klein areaal hebben (niet zelden juist de dominante houtige gewassen), zal een floristische indeling in hogere eenheden waarschijnlijk nog moeilijker zijn dan in Europa. Die der eerste groep zullen vaak slechts kunnen dienen als „differentiërende soorten", die der laatste genoemde zal men samen moeten trachten te vatten tot „karakteristieke groepen" van taxonomisch nauw verwante vicariërende soorten. Reeds voor klassen en orden zal men veelal de structuur als houvast moeten gebruiken om tot een bevredigende indeling te komen.

Feitelijk dreigt er een splitsing in onze „school" in een plantengeografische en een oecologische richting, die uiteraard beide een recht van bestaan hebben, maar helaas moeilijk te verenigen zijn in de synsystematiek. Vele meningsverschillen zijn hierop terug te voeren; dat ze zo hardnekkig zijn bewijst reeds dat het (door beide richtingen erkende) floristische principe zich op verschillende wijzen laat hanteren. Vele z.g. lokale kensoorten, opgesteld op grond van tabellen, bijeengegaard uit een groot gebied, blijken echter geen kensoorten te zijn, zodra men de betreffende lokaliteit leert kennen. Zij blijken dan nl. zeer vaak ook in andere, systematisch niet nauw verwante vegetatietypen evenveel of niet veel minder voor te komen.

Voorbeelden van een dergelijke verwarring vindt men in de indeling der droge graslanden. De orde *Festucetalia vallesiacae* b.v. is opgesteld op grond van de aan-

wezigheid van continentale soorten in bepaalde gebieden. Bestudeert men echter het z.g. Stipeto-Poion carniolicae in Wallis, dan blijkt dit zowel echte gesloten steppegezelschappen te bevatten, in de zomer bovengronds vrijwel alleen bestaande uit dor gras, als open gezelschap op rotsen, beheerst door succulenten, chamaefyten, dwergstruiken, eenjarigen en kleine, los van elkaar staande graspollen, in dat jaargetijde juist met een overvloed aan bloemen. De tweede groep gezelschappen sluit geheel aan bij fysiognomisch en floristisch verwante vegetaties in Westeuropese rivierdalen (Rijn, Nahe, Moezel, Maas, enz.). De laatste worden gewoonlijk beschreven als „Xerobromion”. Onder dit begrip vallen echter tevens lage, gesloten, betrekkelijk bloemenarme gezelschappen met een uitgesproken submediterraan karakter. Dit gehele kluwen van gezelschappen, ten onrechte samengevat in de klasse Festuco-Brometea (DOING, 5), kan ontward worden met behulp van het formatiebeprip, waarmee men plantengeografische „ontsporingen” kan corrigeren zonder te vervallen in al te gevaarlijke oecologische redeneringen.

Dit alles betekent geenszins, dat men nu alles, wat in de literatuur als „formatie” wordt aangeduid, in een gemengd floristisch-fysiognomisch systeem kan overnemen. Dit is de reden, waarom een nieuwe term („hoofdformatie”) werd gekozen om een hiërarchisch boven de klasse staande eenheid in het Frans-Zwitserse systeem aan te duiden, die bij gebrek aan voldoende floristische kenmerken in de eerste plaats op de structuur gebaseerd moest zijn. In verreweg de meeste andere gevallen is het echter voldoende bij een revisie van eenheden deze zoveel mogelijk homogeen van structuur te doen zijn, waarbij meestal bij nader inzien floristische verschillen zich verrassend goed blijken aan te sluiten.

Elders (DOING, 4) werd reeds de opvatting verdedigd, dat het opstellen van een afzonderlijke hoofdformatie van naaldwouden niet verantwoord is, ook al pleegt men losweg te spreken van „de naaldwoudformatie”. In vele gevallen zullen loof- en naaldbossen in één klasse bijeengehouden moeten worden, soms zelfs in één orde, slechts bij uitzondering in nog lagere eenheden. Zo behoren sommige bossen met dominantie in de boomlaag van *Abies alba* of *Picea abies* op grond van hun totale soortencombinatie ongetwijfeld tot de Fagetalia, doch waarschijnlijk tot een afzonderlijk verbond, naast het „Fagion”. Voor de hier en daar voorkomende *Taxus*-bossen lijkt zelfs dit te ver te gaan — hun zelfstandigheid reikt hoogstens tot het niveau van de associatie. Uitermate verwarrend is het, te spreken van een „beuken”- of „berkenformatie” e.d., op grond van dominantie van een soort.

Iets dergelijks geldt voor gezelschappen van vnl. grasachtige planten resp. kruiden: er is doorgaans te grote verwantschap tussen deze om een principiële scheiding verantwoord te doen zijn, zoals b.v. geschied is bij het opstellen der „kruidenklasse” Trifolio-Geranieta sanguinei (MÜLLER, 9). Men had hier kunnen volstaan met een hergroepering der eenheden en het onderscheiden van enkele nieuwe associaties resp. verbonden. De „Hochstaudenfluren” (bij ons: „Urtico-Cirsietea arvensis”; DOING, 5) hebben veel meer een zelfstandig karakter, hun onderscheiding als klasse blijkt echter ook op zuiver floristische gronden een grote verbetering te zijn, en stelt bovendien eveneens in hoofdzaak een hergroepering van bestaande eenheden (Filipendulo-Petasition, Senecion fluviatilis) voor, en het aantal onderscheiden klassen wordt hierdoor niet vergroot, doch verminderd.

De onderscheiding van struwelen en bossen op grond van structuurkenmerken

levert weinig moeilijkheden op. Toch is het een overdreven voorstelling van zaken, te zeggen (VAN DER MAAREL c.s., 8) dat ten behoeve van deze onderscheiding verbonden tot klassen verheven zouden zijn: de onderindeling der struweelklassen (DOING, 4) is niet zoveel minder ingewikkeld dan die der corresponderende bosklassen, en kan in geen der gevallen gereduceerd worden tot slechts één verbond.

In dit verband is het ook verwarrend om b.v. te spreken van „kensoorten binnen de heideformatie” (DE SMIDT, 11), als men niet gelijktijdig in het kader van het systeem een of meer klassen samenvat tot een „heide-hoofdformatie” (Ericifruticeta). Doet men dit, dan moet men zich de consequenties daarvan goed realiseren. Deze zijn b.v., dat grasland- en mosgezelschappen niet langer met heidevegetaties verenigd kunnen blijven in één klasse (Nardo-Callunetea, Oxycocco-Sphagneteta). Een bezwaar is, dat er allerlei dwergstruikgezelschappen zijn, waarvan de dominante soorten (b.v. *Vacciniums*, *Salices*, *Dryas octopetala*, *Betula nana*, etc.) geen ericoïde bladen hebben. Deze zouden veelal op floristische gronden wel, op fysiognomische gronden niet met bepaalde heidegezelschappen verenigd kunnen worden. Deze laatste moeilijkheid kan uiteraard opgelost worden, door niet een heide-hoofdformatie, doch een hoofdformatie der gesloten dwergstruwelen („Nanofruticeta”) te onderscheiden. Nadat reeds, onafhankelijk hiervan, de bossen (Sylvae) waren gescheiden van de hoge struwelen (Fruticeta) (DOING, 4), en tegelijkertijd de heidevegetaties consequent van de bossen (b.v. door aanvaarding der klasse *Loiseleurio-Vaccinietea*; SCHUBERT, 10), verdient een dergelijke oplossing wel overweging. Verscheiden vegetatietypen, die tot dusver niet op bevredigende wijze in het systeem konden worden ondergebracht, zouden op deze wijze een plaats krijgen. De kenners van veenvegetaties zullen moeten uitmaken, of het mogelijk en zinvol is, de dwergstruikvegetaties op de toppen der hoogveenbulten van de omringende mos- en monocotylenvegetaties af te grenzen en te verenigen met die der heiden op vaste bodem. In elk geval is hun optreden algemeen, b.v. ook in de weinige hoogvenen in de montane en subalpiene zone der Australische bergen, waar de *Epacridaceae Richea continentis*, *Epacris paludosa* en *E. serpyllifolia* op dezelfde wijze groeien als in Europa b.v. *Calluna* of *Erica tetralix* in mosbulten.

Dynamisch, geografisch en oecologisch zijn er belangrijke overeenkomsten tussen de dwergstruwelen onderling, en verschillen met andere formaties. Terwijl struwelen gewoonlijk onmiddellijk voorafgaan aan bosvegetaties (late pionierstadia), onmiddellijk op deze volgen (eerste degradatiestadia) of ze vervangen in milieu's die iets te ongunstig zijn voor bosvorming, zijn de dwergstruwelen in al deze opzichten een stap verder van de bossen verwijderd (relatief vroegere pionierstadia, verder gevorderde degradatiestadia, milieu's die oecologisch en ook geografisch reeds vrij ver van die der bossen verwijderd zijn). De heiden op stikstof- en vooral fosfaatarme, min of meer gepodzoleerde — meestal zandige — bodems nemen hierbij een speciale plaats in. Zij zijn geografisch tot op zekere hoogte aan maritieme klimaten gebonden, doch niet zeer streng. Langs de west-, zuid- en ooststranden van Australië, in het subalpiene gebied en elders op geëxponeerde bergtoppen en -hellingen komen uitgestrekte heidevegetaties voor, die tot de fraaiste en floristisch meest interessante vegetatietypen van dit werelddeel behoren. De dwergstruiken behoren tot zeer vele soorten en vele families, waaronder naast de *Epacridaceae* de *Compositae*, *Papilionaceae*, *Labiatae*, *Rhamnaceae*, *Myrtaceae*, *Proteaceae*, *Rutaceae* e.a., de meeste met ericoïde bladen, een belangrijke rol spelen. Zij zijn geenszins aan mediterrane of gematigde klimaten gebonden, doch

komen ook in de tropen en subtropen voor. Verwante soortencombinaties vindt men in verarmde vorm, evenals in West-Europa, als onderétage in bepaalde bossen (droog *Eucalyptus*-bos, subalpien savannebos). Grote windkracht is een belangrijke factor voor hun aanwezigheid, van beweiding is vaak geen sprake, althans niet als oorzaak van hun ontstaan.

Ook in Afrika en Noord- en Zuid-Amerika spelen dwergstruikgezelschappen in de meest uiteenlopende gebieden een rol. Hun samenvatting tot hogere eenheden (klassengroepen, hoofdformaties) zou meer klaarheid kunnen brengen in het overzicht der vegetatie-eenheden van grote gebieden.

Wanneer tenslotte BEEFTINK (2) spreekt van een „salt marsh formation” gebruikt hij deze term in een zin, die vrijwel geen enkele fysiognomische basis meer heeft, en dus niet te verenigen is met het begrip „hoofdformatie” zoals dat hier wordt verdedigd.

Ter verdere verheldering van het hier ingenomen standpunt moge thans nog het probleem der „savanne” aangesneden worden. Deze term wordt in verschillende betekenissen gebruikt, zodat een nadere definitie steeds noodzakelijk is. Bedoeld wordt hier een homogeen vegetatietype met een bepaalde structuur, dus niet een bepaald geografisch gebied of een landschaptype, dat uit een mozaïek van verschillende gezelschappen kan bestaan. De savanne in deze betekenis is lang niet zo sterk gebonden aan bepaalde klimaten als men vaak aanneemt. Ter vermindering van misverstanden kan, wat hier bedoeld wordt, wellicht het best worden aangeduid als „boomsavanne”: een vegetatietype met een open boométage (de kronen raken elkaar in principe niet), geen of weinig struiken en een gesloten kruidétage, waarin meerjarige grasachtige planten, kruiden en/of dwergstruiken domineren. Als tussenvorm tussen bos en boom-savanne is er nog het savannebos, zeer belangrijk in Australië en hier aangeduid als (savanna) „woodland” in tegenstelling tot „forest” (bos). Evenals de meeste andere formaties komt de boomsavanne in bepaalde gebieden der aarde voor als climax-vegetatie, terwijl zij elders te vinden is op plaatsen waar de ontwikkeling tot (climax) bos door omstandigheden niet heeft plaatsgevonden, eventueel als daaraan voorafgaand successiestadium. In Europa vormen b.v. soorten als *Pinus sylvestris*, *P. mugo* en *Larix decidua* savannevegetaties tezamen met dwergstruikétages, in boomgrensgebieden soms op te vatten als climax, elders in verband staand met extreem arme bodems (hoogveen, kwartszand). In nog ongunstiger (b.v. ariede) milieu's zijn er vegetaties met verspreide bomen en een open onderétage, of een, open of gesloten, étage van vnl. mossen of korstmossen, die men misschien aan zou kunnen duiden als „boomwoestijn”, of allerlei combinaties van (al of niet gedoornde) open struikétages met open of gesloten étages van een- of meerjarige kruiden, grassen, mossen, korstmossen en/of (eventueel halofytische) dwergstruiken, aan te duiden als struik-savannen en struikwoestijnen. Het is wel duidelijk, dat niet al deze fysiognomische eenheden, hoe groot en wel omlijnd hun oecologische betekenis ook mag wezen, een plaats kunnen krijgen als hoofdformaties in het hier verdedigde systeem, en dat men ze allereerst floristisch zal moeten analyseren, waarna ze wellicht zonder veel ingrijpende wijzigingen als klassen, orden of verbonden opgevat zullen kunnen worden. Men kan daarbij als volgt redeneren. Wat de structuur en de oecologie betreft kan b.v. de boomsavanne beschouwd worden als een tussenvorm tussen gesloten bos en boomloze vegetatie. Aangezien de onderétage in floristisch opzicht in het algemeen overeen schijnt te komen met bestaande typen van de laatstgenoemde groep, en geens-

zins met die van enig bestaand bos, geen duidelijk zelfstandig karakter draagt en de boom- of struiklaag meestal soortenarm is, is er in dit geval geen reden om een afzonderlijke hogere eenheid (hoofdformatie of klasse) op te stellen. De boom- en struiksavannen kunnen dus meestal met de floristisch verwante meer eenvoudig gestructureerde gezelschappen worden samengevoegd (b.v. in dezelfde klasse of orde); hetzelfde geldt voor de boom- en struikwoestijnen. Er bestaat hierbij bovendien vaak een grote mate van onafhankelijkheid tussen de floristische samenstelling der verschillende étages.

De voorgaande beschouwingen zijn voornamelijk bedoeld om een mogelijke wijze van gebruik van structuurkenmerken bij de classificatie nader toe te lichten en aan te tonen, dat de gebruikte methode, indien met omzichtigheid toegepast, verhelderend kan werken bij het ontwarren van een situatie die voor een rechtlijnige benadering te gecompliceerd is.

Ten slotte moge er op gewezen worden, dat de mérites van het begrip „hoofdformatie” het best tot uiting komen als men het, behalve met de structuur der vegetatie, tevens verbindt met een eenvoudige typologie der substraten en der groeivormen van organismen (DOING, 3, 5). Een vrij uitvoerige uitwerking van deze gedachten, toegepast op waterplantengemeenschappen, vindt men in een recente Nederlandse publikatie (DEN HARTOG & SEGAL, 7). De hoogste eenheden, aldaar onderscheiden, komen geheel overeen met onze hoofdformaties, b.v. „Groep B” = „submersiherbosa” sensu DOING (5, p. 46), met toevoeging der klasse Charetea.

#### Literatuur

1. N. C. W. BEADLE & A. B. COSTIN, Ecological classification and nomenclature. Proc. Linn. Soc. of New South Wales 77 (1—2), 1952.
2. W. G. BEEFTINK, Conspectus of the phanerogamic salt plant communities in the Netherlands. Biol. Jaarb. Dodonaea 30, 1962.
3. H. DOING, De natuurlijke standplaats van *Cornus mas* L. 20e Jaarb. der Ned. Dendrologische Ver., 1957.
4. —, Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Wentia 8, 1962.
5. —, Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur und der dynamischen Beziehungen niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Meded. v. d. Landb. hogeschool 63 (2), 1963.
6. J. VAN DONSELAAR, An ecological and phytogeographic study of Northern Surinam savannas. Diss. Utrecht, 1963, Stelling II.
7. C. DEN HARTOG & S. SEGAL, A new classification of the waterplant communities. Acta Botanica Neerlandica 13 (3), 1964.
8. E. VAN DER MAAREL, V. WESTHOFF & C. G. VAN LEEUWEN, European approaches to the variation in vegetation, considered from a system-theoretical point of view. Paper 10th International Botanical Congress, Edinburgh, 1964.
9. TH. MÜLLER, Die Saumgesellschaften der Klasse *Trifolio-Geranietae sanguinei*. Mitt. flor.-soz. Arb. gem. N.F. 9, 1962.
10. R. SCHUBERT, Die zwergrastrareichen azidiphilen Pflanzengesellschaften Mitteldeutschlands. Pflanzensoziologie 11, 1960.
11. J. TH. DE SMIDT, De samenstelling, verspreiding en bodem van de Nederlandse heidegezelschappen. Manuscr., 1961.

### Summary

This paper is a contribution to a discussion among Dutch phytosociologists on the concept of "chief formation", introduced by the author in former publications as a unit in the Braun-Blanquet vegetation system. It is contended that structure should play a major role mainly in the construction of the higher units of classification, floristics in the units of medium rank and species dominance in the lower units. The way in which these criteria can be applied in relation to each other is discussed and demonstrated on some examples of Australian and European vegetation. Special attention is given to the evaluation of dwarf shrub communities, tree savannas and tree and shrub deserts.