



Российская академия наук
Уральское отделение
Ботанический сад

**ГЕНЕТИКА, ЭКОЛОГИЯ
И ГЕОГРАФИЯ
ДЕНДРОПОПУЛЯЦИЙ
И ЦЕНОЭКОСИСТЕМ**

Екатеринбург
2010

УДК 574.42 + 583.475.4 + 585.5 + 630.18

Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Сборник научных трудов. Екатеринбург: УрО РАН, 2010.

Приведены итоги исследований, выполненных в лаборатории популяционной биологии растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН, по геноэкологической географии и экологии природных популяций древесных растений и ценоэкосистем. На количественном уровне рассмотрены факторы репродуктивной изоляции и аллозимной дифференциации популяций *Pinus sylvestris* L. в равнинных суходольных и смежных болотных лесах Западной Сибири, палеоречных лесах Якутии и горных лесах Украинских Карпат. Выявлены градиенты среды, кариологические и фенотипические особенности поселений этого вида на суходолах и болотах. Впервые экспериментально доказаны высокая плавательная способность и гидрохория семян хвойных по течению рек. На основе нового «микроэкосистемного» подхода проанализированы структурно-функциональные связи и разнообразие компонентов в пределах лесных ценоэкосистем («дельта-разнообразие»). На базе оригинальных подходов и методов даны оценка и карта-схема углерододепонирующей роли лесов Урала. Выявлены особенности лесотипологической структуры лесов Южного Урала, структуры ювенильных дендроценозов и ее связи с травянистым ярусом на вырубках в сосновых Среднего Урала.

Книга представляет интерес для исследователей, аспирантов и студентов, специализирующихся по лесной и общей экологии, популяционной генетике и лесоведению.

Ответственный редактор
доктор биологических наук **С.Н. Сапников**

Рецензент
доктор биологических наук **С.Г. Шиятов**

ISBN 978-5-7691-2161-6

© Ботанический сад
УрО РАН, 2010 г.

ЛЕСОТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТРУКТУРЫ ЮВЕНИЛЬНЫХ ДЕНДРОЦЕНОЗОВ СОСНЫ НА ГАРЯХ-ВЫРУБКАХ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ ЗАУРАЛЬЯ

M.B. Ермакова, Н.С. Иванова

Широкое применение сплошных рубок на Урале и частые пожары приводят к увеличению доли открытых местообитаний (вырубок и вырубок-гарей) в сосновых лесах. Многообразие путей восстановления растительности на открытых местообитаниях, повсеместная смена условно-коренных сосняков и ельников длительно- и устойчиво-производными мелколиственными лесами требуют разностороннего изучения восстановительно-возрастных смен (Санников, 1970). В формировании лесов на открытых местообитаниях в большинстве случаев участвует несколько видов древесных растений, доля и взаимоотношения которых в составе формирующихся лесов не остаются постоянными (Кузьмичев, 1980; Свирежев, 1987). Решение проблемы устойчивого лесопользования возможно лишь на основе детального изучения структуры молодых дендроценозов в зависимости от условий произрастания и типа антропогенного воздействия. Формирующаяся в этот период структура взаимосвязей в дендроценозе во многом определяет всю дальнейшую динамику лесной экосистемы.

Цель настоящей работы – сравнительный анализ особенностей морфобиологической структуры пирогенных ювенильных дендроценозов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на сплошных вырубках в преобладающих типах лесорастительных условий и типов сосновых лесов.

Объекты и методы

В 15-летних молодняках сосны на гарях-вырубках в сосняках четырех типов леса (Колесников и др., 1974) – лишайниково-брусличниковых, брусличниковых, ягодниковых и разнотравных, были заложены четыре пробные площади (ПП). До сплошной рубки древостоя участки были пройдены сильным низовым пожаром, вызвавшим отпад подроста и большей части деревьев. Возобновление сосны происходило частично от деревьев, сохранившихся на площади вырубки, но главным образом от стены леса, не затронутого пожаром. Вырубка в сосняке ягодником в первые годы подвергалась сенокошению, а на вырубке в сосняке разнотравном – частичной механической «минерализации» поверхности почвы в ходе рубки.

В топоэкологическом профиле типов лесорастительных условий были представлены следующие режимы увлажнения (по: Б.П. Колесников и др., 1974): устойчиво сухие; свежие, периодически сухие; устойчиво свежие; свежие, периодически влажные. В табл. 1 приведена характеристика почвенного покрова и показана синтаксономическая принадлежность молодняков сосны на основе эколого-физиономического (Рысин, 1975) и эколого-флористического (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1978; Миркин и др., 2000) подходов в сопоставлении с типами леса генетической типологии (Колесников и др., 1974).

Таблица 1

Лесотипологическая и синтаксономическая принадлежность молодняков сосны

Лесорастительные условия			Тип леса по Б.П. Колесникову и др. (1974)			Эколого-физиономический подход	Эколого-флористический подход	
Режим увлажнения	Место-положение в рельефе	Почва, мощность, см	Индекс	Название	Шифр	Группа типов леса	Класс	Союз
Устойчиво сухие	Хорошо инсолированные крутые склоны	Маломощные супесчаные и легко-суглинистые буроземовидные горно-лесные, 5–20	311	Сосняк лишайниково-брюсличниковый	С лиш. бр.	<i>Pineta cladoniosa</i>		
Свежие, периодически сухие	Вершины и верхние половины склонов возвышенностей	Мелкие горно-лесные слабооподзоленные легкосуглинистые, 5–20	321	Сосняк брусличниковый	С бр.	<i>Pineta hylocomiosa</i>	<i>Vaccinio-Piceetea</i> Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939	<i>Dicranopinion</i> (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962
Устойчиво свежие	Пологие склоны	Щебнистые горно-лесные дерново-подзолистые суглинистые, 20–40	331	Сосняк ягодниковый	С яг.			
Свежие, периодически влажные	Пологие склоны	Суглинистые дерново-подзолистые почвы на суглинистом элювиевом-делювиевом горных породах, более 50	341	Сосняк разнотравный	С ртр.	<i>Pineta herbosa</i>	<i>Brachypodio Pinnati-Betuletea</i> Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991	<i>Trollio europaea-Pinion sylvestris</i> Fedorov ex Ermakov et al., 2000

Изучавшиеся типы леса на основе эколого-физиономического подхода относятся к трем группам типов леса (*Pineta cladoniosa*, *Pineta hylocomiosa*, *Pineta herbosa*), на основе эколого-флористического подхода – к двум союзам (*Dicranopinion* (Libbert 1933, Matuszkiewicz 1962) и *Trollio europaea-Pinion sylvestris* (Fedorov ex Ermakov et al., 2000)), принадлежащим к двум классам (*Vaccinio-Piceetea* – бореальные темнохвойные и светлохвойные леса и *Brachypodio Pinnati-Betuletea* – гемибореальные светлохвойно-мелколиственные травяные мезофитные леса Западной, Центральной Сибири и Урала). Союз *Dicranopinion* объединяет олиготрофные лишайниковые и ацидофильные моховые сосновые леса, формирующиеся на бедных минеральным азотом кислых почвах (каменистых или песчаных), а союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris* – мезофитные сосново-березовые травяные леса на гумусированных и хорошо обеспеченных влагой почвах.

Изучение древесной растительности на ПП выполнено по общепринятым методикам дендрометрии (Изюмский, 1972; Поликарпов, 1962). На каждой пробной площади, включающей не менее 100 живых деревьев, проведен их сплошной учет с определением вида, диаметра ствола на 1/2 высоты дерева ($D_{0.5H}$), жизненности, возраста и высоты (H). У деревьев сосны измерен годичный прирост ствола в высоту за 15-летний период. Длину годичных побегов 1–3-го года жизни уточняли на продольных спилах длиной 15–20 см по оси базальной части ствола (5–10 модельных деревьев). Для оценки высотной структуры древесного яруса использовано ранговое распределение деревьев по классам роста (Павлов и др., 2005). Методика изучения нижних ярусов фитоценоза подробно описана ранее (Иванова, 2007).

Результаты и их обсуждение

Как показали проведенные исследования, естественные молодняки на ПП в различных типах леса прежде всего отличаются по видовому составу, плотности древостоя и распределению деревьев по ранговым классам роста по высоте (табл. 2–4).

В сосновке лишайниково-брусличниковом (ПП 1) пирогенный подрост сосны оказался чрезвычайно загущенным (122.5 тыс. экз/га) и отличался усиленным ростом в высоту и значительной относительной высотой ($H/D_{0.5H} = 256.0 \pm 11.32$). Доля участия лиственных видов в общей численности подроста невысока (12.5%). В этом типе леса отмечена наибольшая доля лидеров и сублидеров по высоте ствола (деревья I и II классов роста) – 44.9% и наименьшая доля угнетенных деревьев (IV и V классы) – 30.6% от общего числа деревьев. Однако не только для угнетенных, но и для средних деревьев и даже сублидеров характерны довольно низкие значения $D_{0.5H}$ и очень высокие – $H/D_{0.5H}$ (см. табл. 4). В перспективе большая часть их, вероятно, отпадет или перейдет в разряд угнетенных, а верхний ярус дендроценоза будет формироваться главным образом из деревьев I–II классов роста.

В сосновке брусличниковом (ПП 2) плотность подроста оказалась также очень высокой, но почти в 1.5 ниже, чем в сосновке лишайниково-брусличниковом, что нашло отражение в более гармоничной форме его стволов ($H/D_{0.5H} = 161.60 \pm 5.09$). Доля лидеров и сублидеров по высоте (33.4 %) – значительно меньше, а доля угнетенных деревьев и амплитуда редукционных чисел по высоте (1.148) близки к таковым в сосновке лишайниково-брусличниковом (30.6% и 1.171 соответственно). Это свидетельствует о сходной степени дифференциации деревьев на ПП 1 и 2. В дальнейшем здесь так же, как и в сосновке лишайниково-брусличниковом, вероятен отпад угнетенных деревьев IV и V классов и сохранение лидирующей роли наиболее крупных деревьев. Кроме того, при усилении конкуренции между деревьями III класса и сублидерами (II класс) возможен переход деревьев из высшего класса в низший и наоборот (Маслаков, 1984; Наквасина, 2002).

Оптимальная плотность подроста сосны – 15.1 тыс. экз/га – наблюдается в сосновке ягодниковом (ПП 3). Доля численного участия берез в видовом составе дендроценоза незначительна (5.6 %), и они существенно уступают хвойным по дендрометрическим параметрам. В этом сосновке отмечена минимальная

Таблица 2

Плотность и дендрометрические параметры 15-летних депротенозов

Показатель	Вид				
	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Betula pendula, B. pubescens</i>	<i>Populus tremula</i>	<i>Salix spp.</i>	<i>Tilia cordata</i>
ПП 1. Тип разрушающего воздействия – пожар, сплошная рубка; тип леса – сосновый лишайниково-брусничниковый					
Плотность, тыс. экз/га	122.5	–	5.0	12.5	–
$D_{0.5H}$, см	1.2±0.11	–	1.1±0.25	0.9±0.10	–
H , см	253.6±10.63	–	375.0±75.00	320.0±25.50	–
$H/D_{0.5H}$	256.0±11.32	–	360.6±39.82	360.8±39.83	–
ПП 2. Тип разрушающего воздействия – пожар, сплошная рубка; тип леса – сосновый брусничниковый					
Плотность, тыс. экз/га	71.3	–	–	–	–
$D_{0.5H}$, см	2.1±0.12	–	–	–	–
H , см	316.2±9.54	–	–	–	–
$H/D_{0.5H}$	161.6±5.09	–	–	–	–
ПП 3. Тип разрушающего воздействия – пожар, сплошная рубка, сенокошение; тип леса – сосновый ягодниковый					
Плотность, тыс. экз/га	15.1	0.9	–	–	–
$D_{0.5H}$, см	2.1±0.13	0.7±0.08	–	–	–
H , см	226.8±12.13	88.8±8.26	–	–	–
$H/D_{0.5H}$	119.5±3.64	128.1±4.29	–	–	–
ПП 4. Тип разрушающего воздействия – пожар, сплошная рубка, минерализация почвы; тип леса – сосновый разнотравный					
Плотность, тыс. экз/га	4.3	5.2	0.3	0.3	0.3
$D_{0.5H}$, см	2.6±0.25	1.8±0.14	0.9±0.21	1.2±0.13	2.3±0.25
H , см	300.0±16.48	345.1±21.22	216.7±101.38	255.0±34.28	282.5±1.81
$H/D_{0.5H}$	155.6±15.11	222.3±9.06	213.7±67.27	220.6±12.95	124.7±10.97

Таблица 3

Распределение деревьев по классам роста, % от общей численности

№ ПП	Амплитуда редукционных чисел	Класс роста по высоте				
		I	II	III	IV	V
1	1.171	16.3	28.6	24.5	204	10.2
2	1.148	7.0	29.8	29.8	28.1	5.3
3	1.627	5.9	25.0	16.2	25.0	27.9
4	1.257	17.3	23.1	17.3	13.5	28.8

Таблица 4

Дендрометрические параметры классов роста сосны и лиственных древесных растений

Показатель	Класс роста по высоте				
	I	II	III	IV	V
ПП 1. Сосняк лишайниково-брусличниковый (сосна)					
$D_{0.5H}$, см	2.5±0.25	1.3±0.14	0.9±0.05	0.6±0.03	0.5±0.05
H , см	358.0±7.37	298.4±5.46	243.5±3.65	183.1±5.00	124.4±9.59
$H/D_{0.5H}$	156.4±15.22	251.7±18.18	264.9±12.63	336.7±23.46	244.6±23.73
ПП 2. Сосняк брусличниковый (сосна)					
$D_{0.5H}$, см	3.8±0.46	2.7±0.15	1.8±0.13	1.5±0.07	1.1±0.21
H , см	444.0±16.40	376.5±4.24	317.7±4.52	245.8±4.21	172.0±21.07
$H/D_{0.5H}$	120.0±11.97	142.8±7.27	186.4±10.20	165.8±7.53	161.3±13.28
ПП 3. Сосняк ягодниковый (сосна)					
$D_{0.5H}$, см	4.0±0.39	3.1±0.15	2.6±0.12	1.6±0.13	0.9±0.06
H , см	417.0±12.31	334.5±4.64	259.8±5.64	182.9±4.80	110.7±5.46
$H/D_{0.5H}$	106.8±9.42	114.2±6.99	103.3±4.50	127.5±9.57	129.0±5.92
ПП 4. Сосняк разнотравный (сосна)					
$D_{0.5H}$, см	4.9±0.61	3.8±0.30	2.7±0.20	1.6±0.38	0.8±0.06
H , см	471.8±8.07	379.5±7.29	315.8±7.37	238.9±6.78	152.3±5.23
$H/D_{0.5H}$	147.9±59.67	106.1±6.14	123.9±8.98	166.6±23.66	213.8±32.66
ПП 4. Сосняк разнотравный (лиственные*)					
$D_{0.5H}$, см	3.9±0.33	3.2±0.24	1.9±0.08	1.4±0.12	0.8±0.15
H , см	690.0±24.49	544.4±15.47	406.8±9.37	259.2±8.04	141.8±9.93
$H/D_{0.5H}$	178.0±9.28	178.5±13.83	217.6±9.20	214.8±12.46	250.3±28.65

*Приведены данные в целом по всем лиственным на ПП 4: *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*, *Salix* spp. и *Tilia cordata*.

среди всех ПП доля лидеров и сублидеров (30.9 %) и максимальная – угнетенных (52.9 %). Дифференциация деревьев по высоте в 1.3–1.4 раза превышает данный показатель в остальных типах леса (амплитуда редукционных чисел – 1.627). В перспективе наиболее вероятным представляется отпад наиболее угнетенных особей (V класс) и усиление дифференциации между сублидерами и средними с переходом деревьев из класса в класс, как на ПП 2.

В сосняке разнотравном (ПП 4) плотность подроста сосны (4.3 тыс. экз/га) в 1.5 раза меньше плотности лиственных (6.1 тыс. экз/га). Доля лидеров и сублидеров (40.4%) несколько выше, чем в сосняке брусличниковом, меньше, чем в сосняке лишайниково-брусличниковом (44.7%), но значительно выше, чем в сосняке ягодниковом (30.9%). С другой стороны, доля угнетенных деревьев оказалась больше (42.3%), чем в сосняках лишайниково-брусличниковом и брусличниковом, но меньше, чем в сосняке разнотравном. Дальнейшее формирование сосново-лиственного дендроценоза, вероятно, будет во многом определяться конкуренцией деревьев сосны и лиственных видов, которые несколько превышают сосну (на 10–15%) по высоте.

В целом по отношению доли крупных деревьев (I-II классы) к доле угнетенных (IV-V классы) сосняки могут быть представлены следующим рядом: С лиш.-бр. > С бр. > С ртр. > С яг.

Различия в численности и соотношении крупных и угнетенных классов роста деревьев и их дендрометрических характеристик на ПП связаны прежде всего с различиями в темпах роста, особенностях их морфогенеза и формирования молодняков в разных типах леса (табл. 4). В сосняках лишайниково-брусличном и брусличном травяной покровов в годы появления всходов был слабо развит, подрост лиственных деревьев отсутствовал (см. табл. 1), а плотность подроста сосны (и, вероятно, его внутривидовая конкуренция) – крайне высокими. Процесс естественного возобновления завершился в первые 3–4 года, генерации которых и составляют основную и лидирующую по высоте часть подроста сосны.

Следует учитывать, что в сосняке ягодниковом участок ранее был сено-косным. Здесь сформировался сомкнутый травянистый ярус, который, по-видимому, оказал существенное влияние на формирование дендроценоза. Процесс естественного возобновления сосны был растянут во времени (табл. 5).

Таблица 5
Возрастная структура подроста сосны, % от общей численности

Класс роста	Возраст подроста, лет						
	9	10	11	12	13	14	15
ПП 1. Сосняк лишайниково-брусличниковый							
I	–	–	–	–	–	10.2	6.1
II	–	–	–	2.0	10.2	14.3	2.0
III	–	–	–	4.1	12.2	4.2	4.1
IV	–	–	–	2.0	4.1	12.2	2.0
V	–	–	2.0	4.1	4.2	–	–
Всего	–	–	2.0	12.2	30.7	40.9	14.2
ПП 2. Сосняк брусличниковый							
I	–	–	–	–	1.8	1.8	3.5
II	–	–	–	–	14.0	12.3	3.5
III	–	–	–	3.5	10.5	15.8	–
IV	–	–	1.7	3.5	14.0	7.0	1.8
V	–	–	–	3.5	–	1.8	–
Всего	–	–	1.7	10.5	40.3	38.7	8.8
ПП. 3. Сосняк ягодниковый							
I	–	–	–	–	–	–	5.9
II	–	–	–	4.4	4.4	5.9	10.3
III	–	–	–	1.5	7.4	2.9	4.4
IV	–	–	1.5	5.9	8.8	8.8	–
V	–	4.3	7.4	8.8	7.4	–	–
Всего	–	4.3	8.9	20.6	28.0	17.6	20.6
ПП 4. Сосняк разнотравный							
I	–	–	–	3.8	7.7	5.8	–
II	–	–	–	7.7	9.6	5.8	–
III	–	–	1.9	3.9	9.6	1.9	–
IV	–	–	7.7	5.8	–	–	–
V	1.9	7.7	9.6	9.6	–	–	–
Всего	1.9	7.7	19.2	30.8	26.9	13.5	–

Основную часть ее подроста составляют почти равномерно представленные группы 12–15-летних деревьев. Более молодой 10–11-летний подрост редок и относится к угнетенным классам роста.

В сосновке разнотравном естественное возобновление также было наиболее долговременным и еще менее успешным, чем в сосновке ягодниковом. Можно предположить, что на вырубках, не пройденных палом и без достаточной минерализации поверхности почвы (которая отмечена на данной ПП), доля сосны в составе подроста была бы еще меньше. В результате здесь могут формироваться длительно-производные березняки с сильно угнетенной сосной под их пологом (Быстрой, Иванова, 2010).

Заключение

Результаты изучения и сравнительного анализа структуры ювенильных естественных дендроценозов на гарях-вырубках в сосновках Среднего Урала можно кратко резюмировать следующим образом.

На гарях-вырубках в сосновках лишайниково-брусличниковом и брусличниковом в первые 3–4 года после рубки происходит интенсивное естественное возобновление сосны. Формируются исключительно плотные дендроценозы с абсолютным доминированием сосны и высокой степенью дифференциации деревьев по классам высоты.

На гарях-вырубке (с сенокосом) в сосновке ягодниковом, где процесс возобновления сосны, оптимальный по численности подроста, более растянут во времени, формируется молодняк сосны, отчетливо дифференцированный на лидирующие и отстающие в росте классы деревьев с незначительной примесью берез. В зависимости от их обилия возможно формирование как коренных сосновок, так и производных березняков.

На гарях-вырубке в сосновке разнотравном (с частичной минерализацией поверхности почвы в ходе рубки) лесовозобновление, удовлетворительное по численности подроста сосны, произошло с доминированием лиственных древесных растений. Формируется сосново-лиственный дендроценоз с резко выраженной дифференциацией особей сосны на группы лидирующих и угнетенных деревьев.

В целях формирования продуктивных дендроценозов с устойчивым доминированием сосны необходимо проведение рубок ухода: в сосновках лишайниково-брусличниковых и брусличниках – интенсивных «прочисток», а в сосновке разнотравном и в меньшей мере в сосновках ягодниковых – «осветлений» путем вырубки лиственных деревьев, превышающих подрост сосны.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект № 09-П-4-1039).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быстрой Г.П., Иванова Н.С. Подходы к моделированию динамики лесной растительности на основе теории катастроф // Аграрный вестник Урала, 2010. № 2. С. 75–79.

Иванова Н.С. Динамика продуктивности травяно-кустарничкового яруса в лесах западных низкогорий Южного Урала // Ботан. журн., 2007. Т. 92, № 9. С. 1427–1442.

- Изюмский П.П.* Таксация тонкомерного леса. М.: Лесн. пром-сть, 1972. 88 с.
- Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П.* Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: Практическое руководство. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. 176 с.
- Кузьмичев В.В.* Эколого-ценотические закономерности роста одновозрастных сосновых древостоев: Дис. ... докт. биол. наук. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1980. 299 с. (Фонды Ин-та леса СО РАН).
- Маслаков Е.Л.* Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-ть, 1984. 168 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И.* Современная наука о растительности: Учеб. М.: Логос, 2000. 264.
- Наквасина Е.Н.* Динамика рангового распределения деревьев по высоте в потомстве климатипов сосны обыкновенной // Изв. вузов. Лесн. журн., 2002. № 5. С. 23–29.
- Павлов И.Н., Барабанова О.А., Кузьмичев В.В.* Динамика дифференциации лесных культур сосны обыкновенной, подверженных воздействию дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса // Лесной и химический комплексы: проблемы и решения: Мат-лы Всероссийской научно-практич. конф. посвященной 75-летию Сибирского гос. технологич. унта. Красноярск, 2005. Т. 2. С. 229–235.
- Поликарпов Н.П.* Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 171 с.
- Рысин Л.П.* Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с.
- Саников С.Н.* Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типов леса // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск, 1970. С. 175–181 (Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 67).
- Свирижев Ю.М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien – New York: Springer-Verlag, 1964. 865 s.
- Westhoff V., Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities / Ed. R.H. Whittaker. The Hague, 1978. P. 287–399.