

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

№ 4

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1979

УДК 577.49

СЕЗОННАЯ РИТМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ГОРНЫХ ТУНДР УРАЛА

П. Л. Горчаковский, И. К. Булатова

Предлагается феноритмическая периодизация сезона роста в горных тундрах высокогорий бореальной зоны (на примере Урала), характеризуются его периоды и стадии, рассматривается прохождение и экологическая обусловленность фенофаз, соотношение феноритмических групп растений.

Ритмика сезонного развития — одно из наиболее характерных свойств растительных сообществ (Сукачев, 1903; Шенников, 1964; Работнов, 1978; Graup-Blanquet, 1951). К сожалению, по отношению ко многим типам растительности это свойство раскрыто еще недостаточно. Особенно это касается растительности высокогорий. В свое время Гамс (Gams, 1927) высказал предположение, что в субальпийском и альпийском поясах выпадают летние фазы развития растительности и за весенним периодом сразу же следует осень. Однако последующие исследования (Наринян, 1958; Нахуцришвили, 1964; Гаджиев, 1967) показали, что, хотя в высокогорьях сезон роста сокращен, растительность здесь проходит ряд обычных сезонных стадий. Исследований сезонной ритмики бореальных высокогорий проводилось еще очень мало. Можно лишь упомянуть статьи Л. И. Малышева (1960) и И. М. Красноборова (1971) по высокогорьям Сибири, а также работу П. Л. Горчаковского (1975), в которой охарактеризованы самые общие закономерности сезонной ритмики горных тундр Урала, выявлены основные аспекты, проанализированы фенологические спектры некоторых растительных сообществ. В настоящей работе основное внимание уделяется феноритмической периодизации сезона роста, прохождению фенофаз в горных тундрах и соотношению разных феноритмических групп растений.

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились на Северном Урале, на горе Конжаковский Камень. В качестве объектов были избраны четыре ассоциации горных тундр — дриадовая (каменистая), голубично-вороничная (кустарничково-моховая), карликовоберезково-гилокомиевая (кустарничково-моховая) и осоково-ракомитриево-гилокомиевая пятнистая (травяно-моховая). Эти ассоциации относятся к одному эколого-генетическому ряду и отражают основные тенденции сукцессионных изменений растительности горных тундр (Горчаковский, 1975). На пробных площадях размером по 100 м², расположенных на высоте около 1100—1230 м над ур. м. в горнотундровом поясе, в каждом сообществе в течение сезона роста 1971 и 1972 гг. велись фенологические наблюдения над 55 входящими в их состав видами цветковых растений, в основном по методике И. Н. Бейдеман (1974). Характеристики фенологического состояния растений отмечались раз в пять дней в начале и конце сезона и раз в три дня в разгар цветения, причем во всех случаях указывалось процентное соотношение фенофаз у отдельных видов. На полевой метеорологической станции велись наблюдения за температурой и влажностью воздуха на высоте 2 м от поверхности земли, измерялось количество осадков. В 1972 г. производились измерения температуры на поверхности почвы минимальным, максимальным и срочным термометрами и температуры почвы на разной глубине (термометрами Савинова), определялась влажность почвы в изучаемых типах тундр. Составленные на основе этих наблюдений фенологические спектры опубликованы в предыдущей работе (Горчаковский, 1975).

ФЕНОРИТМИЧЕСКАЯ ПЕРИОДИЗАЦИЯ СЕЗОНА РОСТА

Сезон роста (вегетационный период) начинается в горных тундрах, согласно результатам двухлетних наблюдений, в первой-второй декадах июня и заканчивается в начале или в середине сентября. Общая его продолжительность равна 75—90 дням.

С учетом переломных моментов в изменении метеорологической обстановки и фенологической ритмики растений сезон роста можно подразделить на три периода: весенний (с ранне- и поздневесенней стадиями), летний (с ранне-, средне- и позднелетней стадиями) и осенний.

Весенний период. Первые проталины в горных тундрах появляются только в конце мая — начале июня. Нередко сплошной снежный покров сохраняется до конца первой декады июля. Однако последующее таяние снега проходит очень интенсивно. К началу третьей декады июня основная масса снега уже сходит, хотя в понижениях и у подножий северных и северо-восточных склонов, где накапливается много перенесенного ветром снега, еще долго (вплоть до начала или середины июля) сохраняются снежники. Весной в горных тундрах часты обильные затяжные дожди, которые могут идти по 10—12 дней, способствуя быстрому разрушению снежного покрова. Температурный режим в это время неустойчив, нередко заморозки на почве, средняя суточная температура воздуха порядка $+5^{\circ}$. Почва прогревается медленно, особенно в моховых тундрах. Так, на участке травяно-моховой тундры на глубине 30 см наблюдалась температура около и ниже 0° по 30 июня включительно. В то же время в каменистой тундре на той же глубине температура почвы колебалась от $+1$ до $+6^{\circ}$.

На освободившихся из-под снега участках, серо-желтых от отмершей прошлогодней травы, растения начинают пробуждаться от зимнего покоя и зеленеть. В среднем весенний период длится две-три недели. В зависимости от метеорологических условий того или иного года весна может начинаться раньше или запаздывать, охватывая период то с первых чисел июня по 15—18 июня, то с 10—12 по 23—26 июня, а иногда наступает лишь в начале последней декады июня, продолжаясь и в начале следующего месяца. На хорошо прогреваемых южных склонах весенние явления совершаются более быстрее и более бурно, чем на северных и северо-восточных, где этот период несколько растянут.

В более холодную ранневесеннюю стадию характерный облик горным тундрам придает отмершая прошлогодняя серо-желтая листва осок и бурые листья кустарничков. В это время начинают цвести *Betula nana* и *Arctous alpina*, побеги которых еще не оделись свежей листвой, а также *Empetrum hermaphroditum*.

В поздневесеннюю стадию активно вегетируют многие виды растений, появляются зеленые листья у *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala*, *Betula nana*, *Eritrichium villosum*, *Pachypleurum alpinum*, *Lagotis uralensis*. В это же время начинается бутонизация *Carex bigelowii*, *Lloydia serotina*, *Anemone biarmiensis*, *Pedicularis oederi*, *Rhodiola rosea*. К концу периода зацветают *Lloydia serotina*, отдельные экземпляры *Anemone biarmiensis*, *Carex bigelowii*, ивы *Salix lanata*, *S. reticulata*, создавая совместно с *Rhodiola quadrifida* и *Ranunculus borealis* малокрасочный желто-белый аспект.

Летний период. Лето продолжается в горных тундрах 47—53 дня, с конца июня до 8—12 августа. В этот период устанавливаются средние суточные температуры воздуха, близкие к $+10^{\circ}$. Ночные заморозки на почве хотя и наблюдаются (особенно в начале и конце периода), однако они довольно редки. Дневные температуры в течение первой половины

периода неуклонно возрастают, достигая пика (среднесуточная $+15^{\circ}$, максимальная $+28^{\circ}$) к середине июля. Если в начале и в конце периода высока относительная влажность воздуха (около 90%), а количество атмосферных осадков значительно, то в середине лета влажность ниже, осадков гораздо меньше. Достаточное увлажнение почвы и установление устойчивых среднесуточных температур выше $+10^{\circ}$ в середине июля способствуют бурному и быстрому развитию растений, массовому их цветению. Постепенное, а порой и резкое снижение температур в конце июля (в отдельные дни до 0°) приводит к уменьшению числа цветущих видов.

Раннелетняя стадия в зависимости от условий года длится 10—17 дней — с 24—28 июня по 3—14 июля. В это время в отдельные дни еще наблюдаются заморозки на поверхности почвы (до $-0,1^{\circ}$ в каменистой тундре и до $-6,9^{\circ}$ в травяно-моховой тундре). Почва прогревается еще недостаточно: если на глубине 5 см отмечаются температуры от $+6,3$ до $+11,0^{\circ}$ (каменистая тундра) и от $+2,5$ до $+5,7^{\circ}$ (моховая тундра), то на глубине 30 см соответственно от $+2,5$ до $+8,0^{\circ}$ и от $-0,2$ до $+0,6^{\circ}$. Тем не менее минимальные температуры на поверхности почвы уже положительные ($+5,6^{\circ}$ — в каменистой тундре, $+3,8^{\circ}$ — в травяно-моховой), а днем солнце прогревает поверхность почвы до $+18^{\circ}$. Тундра в этот период очень быстро зеленеет, чему способствуют также повышенная влажность воздуха (88% в среднем за стадию), частые обильные дожди (нередко грозовые) и туманы.

В эту стадию зацветают многие виды: *Pedicularis oederi*, *Androsace bungeana*, *Silene acaulis*, *Salix arctica*, *Eritrichium villosum*. Всего к концу стадии в отдельных типах тундр цветет до 8—9 видов.

Среднелетняя стадия продолжается 14—20 дней — с 4—16 по 23—29 июля. В это время отрицательные температуры на поверхности почвы не наблюдаются, почва прогревается значительно лучше, чем в начале лета. В каменистой тундре среднесуточная температура на глубине от 5 до 30 см колеблется от $+14,8$ до $+12,5^{\circ}$, в травяно-моховой — от $+7,2$ до $+3,1^{\circ}$. Максимальная температура приземного слоя воздуха достигает $+26^{\circ}$, минимальная $+7^{\circ}$. Воздух значительно суше: относительная его влажность не превышает 76%, количество осадков вдвое меньше по сравнению с раннелетней или позднелетней стадиями. Метеорологические условия стадии наиболее благоприятны для растений; в это время наблюдается массовое цветение большинства видов. В начале стадии обильно цветут *Dryas octopetala*, *Anemone biarmiensis*, *Androsace bungeana*, *Silene acaulis*, *Carex bigelowii*, *C. vaginata*, *Cerastium krylovii*, *Salix reticulata*, менее обильно *Lagotis uralensis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillosum*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga punctata*; зацветают *Rumex acetosa*, *Cortusa matthioli*. У некоторых видов (*Lloydia serotina*, *Rhodiola quadrifida*, *Draba lactea*) завязываются плоды. Отцветают сережки ив.

В середине стадии число одновременно цветущих растений достигает максимума (от 8 до 22 в разных ассоциациях горных тундр). Цветущие растения образуют пестрый аспект — сочетание белых (*Anemone biarmiensis*, *Cerastium krylovii*, *Dryas octopetala*, *Valeriana capitata*, розовых *Polygonum bistorta*), малиново-розовых (*Silene acaulis* и *Cortusa matthioli*, голубых *Myosotis asiatica* и *Eritrichium villosum*), желтых (*Ranunculus borealis*, *Pedicularis oederi*), бордовых (*Sanguisorba officinalis*) тонов.

К концу стадии (23—29 июля) обильно цветут *Polygonum bistorta* и *Polygonum viviparum*, выбрасывают метелку злаки *Festuca supina*, *Deschampsia flexuosa*. Повсеместно отцветают и завязывают плоды *Anemone biarmiensis*, *Dryas octopetala*, *Carex bigelowii*, *C. vaginata*.

К 20 июля начинают желтеть листья осок и *Betula nana*, первая осенняя раскраска трогает листву *Dryas octopetala*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*.

Позднелетняя стадия приходится на последнюю декаду июля — первую половину августа и длится 19—23 дня. В это время температура воздуха снижается, нередко даже кратковременные снегопады, после которых вновь устанавливается на короткое время теплая сухая погода и снег стаивает. Минимальная температура на поверхности почвы опускается до $+5,4^{\circ}$ в каменистой тундре и $+2,8^{\circ}$ в травяно-моховой; суточные максимальные температуры колеблются около $+15^{\circ}$, хотя в отдельные дни еще достигают $+25^{\circ}$. Постепенно снижается температура почвы (до $+10^{\circ}$ — в каменистой тундре и до $+2,9^{\circ}$ в травяно-моховой). Часты затяжные морозящие дожди и туманы, сопровождающиеся общим понижением температуры воздуха. Относительная влажность воздуха равна 80—90%. В период затяжных дождей тундры, особенно моховые, переувлажняются; под моховиной между каменными глыбами на глубине 10—20 см можно обнаружить потоки воды, текущей вниз по склонам.

Если в начале позднелетней стадии цветет 5—9 видов одновременно, то к концу остается не более 3—5 цветущих видов. В последних числах июля зацветают злаки *Festuca supina*, *Anthoxantum alpinum*, *Deschampsia flexuosa*, продолжают цвести *Polygonum bistorta*, *Valeriana capitata*, расцветает вновь ряд видов, в том числе *Crepis chrysantha*, добавляя совместно с *Saxifraga hirculus* желтые тона к бело-розовому аспекту. Изредка видны голубые головки *Campanula rotundifolia*, бордовые соцветия *Sanguisorba officinalis*. Но основная масса растений уже перешла к плодоношению. У многих видов осыпаются плоды и семена: в начале стадии — у осок, затем у представителей других семейств цветковых растений. К концу второй декады августа изредка видны лишь отдельные цветки *Saxifraga hirculus*, *Polygonum bistorta*, *Sanguisorba officinalis*, *Cerastium krylovii*. Начинает желтеть листва *Betula nana*; осок, злаков, ив (*Salix reticulata*, *S. lanata*), появляется красная раскраска листьев *Vaccinium vitis-idaea*, *Rumex arifolius* и *Rhodiola rosea*.

Осенний период. Осень в горных тундрах приходится на вторую половину августа и начало (иногда середину) сентября. Бывают годы, когда снег выпадает очень поздно — в конце сентября и даже в начале октября. В соответствии с этим осенний период может быть сокращен до 17 дней или растянут до 34 дней, в зависимости от условий года. В этот период иногда постепенно, а чаще резко снижается температура воздуха, отмечаются заморозки на поверхности почвы, густые туманы и затяжные морозящие дожди, нередко со снегом. Сухая ясная осень в горных тундрах Северного Урала — явление редкое.

В начале периода еще можно встретить 1—3 цветущих вида (*Senecio resedifolius*, *Saussurea alpina*, *Saxifraga hirculus*). Многие растения плодоносят, рассыпают плоды и семена. К концу периода отмирают листья у большинства видов (кроме вечнозеленых) и начинается период зимнего покоя. Осенний облик тундре придают побуревшие листья кустарничков *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala*, желтые листья осок и злаков, ив и *Betula nana*, пурпурные пятна листьев *Rhodiola quadrifida* и *Arctous alpina*.

ПРОХОЖДЕНИЕ ФЕНОФАЗ И ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ

В самой общей форме основные параметры условий среды отдельных периодов и стадий сезона роста, в сопоставлении с числом цветущих видов, представлены на рис. 1. Как видно, для среднелетней стадии

в целом характерен наиболее устойчивый и длительно поддерживающийся режим сравнительно высоких температур и низкой относительной влажности воздуха. Похолодания в течение сезона роста сопровождаются повышением влажности воздуха и вызывают уменьшение числа цветущих видов. Во всех изученных ассоциациях горных тундр, начиная с ранней весны, число цветущих видов неуклонно возрастает, достигая максимума в среднелетнюю стадию. После этого число цветущих видов постепенно уменьшается, причем кратковременное потепление в осен-

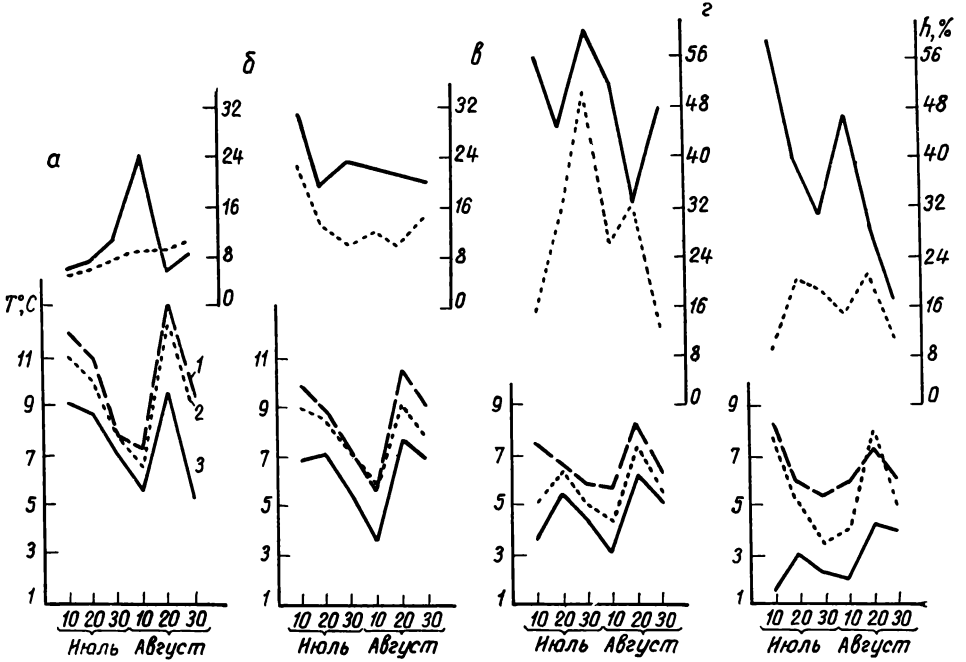


Рис. 1. Сезонная динамика среднесуточных температур (T , °C) и влажности (h , %) почвы в горных тундрах:

а — дриадовой, *б* — голубично-вороничной, *в* — карликово-березково-гилокомиевой, *г* — осоково-ракомитриево-гилокомиевой; 1 — 5 см; 2 — 10 см; 3 — 30 см.

ний период сопровождается лишь незначительным подъемом кривых цветения в некоторых тундровых ассоциациях.

Сезонная динамика температуры и влажности почвы за период с 10 июля по 30 августа показана на рис. 2. Из графиков явствует, что кривые температур почвы на разной глубине лишь в общих чертах близки к кривой температур воздуха (ср. рис. 1), но не совпадают с нею. В гораздо большей степени ход кривых температуры почвы зависит от сезонных изменений ее влажности: в периоды с высокой влажностью температура почвы снижается до минимальных значений, а в периоды с низкой влажностью достигает максимума.

В разных сообществах термический режим почвы неодинаков. Наименьшая влажность и наибольшая прогреваемость характерны для дриадовой (каменистой) тундры. Наиболее высокая влажность отмечена в почвах карликовоберезково-гилокомиевой (кустарниково-моховой) и осоково-ракомитриево-гилокомиевой (травяно-моховой) тундр; здесь почва имеет мощный торфянистый слой и плохо прогревается.

В целом различия в продолжительности сезона роста в разных горно-тундровых сообществах невелики (от 3 до 8 дней в разные годы). В сообществах с относительно сухими, лучше прогреваемыми почвами (дриадовая тундра) сезон роста продолжительнее, чем в сообществах с более влажными и холодными почвами (карликово-березково-гилокомиевая, осоково-ракомитриево-гилокомиевая тундры).

Общий характер прохождения фенофаз в изученных сообществах примерно одинаков (рис. 3). Префлоральный период очень короток: через 2—3 дня после того, как растения трогаются в рост, наблюдаются бутонизация и цветение. Кривые бутонизации и цветения в основном одновершинные, с крутыми восходящими ветвями (что свидетельствует о бурном развитии растительности в весенне-раннелетний период) и пологими нисходящими. Отдельные небольшие пики на нисходящих ветвях обусловлены сезонными изменениями режима тепла и влаги и вступлением в фазы бутонизации и цветения позднелетних видов. Массовое цветение происходит в течение 15—25 дней. Для фазы плодоношения характерны кривые с относительно симметричными восходящими и нисходящими ветвями; период массового плодоношения растянут до 40 дней. Характер кривых диссеминации свидетельствует о том, что к концу сезона роста у многих видов плоды и семена не успевают полностью рассыпаться; этот процесс завершается в течение зимнего сезона.

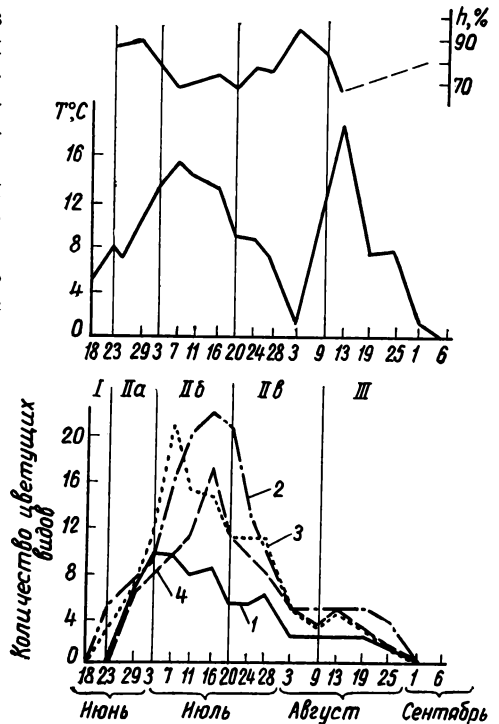


Рис. 2. Соотношение между сезонной динамикой среднесуточных температур (T , °C) и относительной влажности (h , %) воздуха и числом цветущих видов в горных тундрах:

1 — дриадовая, 2 — голубично-вороничная, 3 — карликово-березково-гилокомиевая, 4 — осоково-ракомитриево-гилокомиевая; I — весенний период, II — летний (а — раннелетняя, б — среднелетняя, в — позднелетняя стадии), III — осенний.

ФЕНОРИТМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ

Растения горных тундр, в зависимости от приуроченности их цветения к определенным периодам и стадиям сезона, можно подразделить на шесть групп: ранневесенние, поздневесенние, раннелетние, среднелетние, позднелетние и осенние.

1. Ранневесенние (5,4% видов): *Arctous alpina*, *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*.

2. Поздневесенние (14,6% видов): *Carex bigelowii*, *Lloydia serotina*, *Ranunculus borealis*, *Rhodiola quadrifida*, *Rh. rosea*, *Salix glauca*, *S. reticulata*, *S. lanata*.

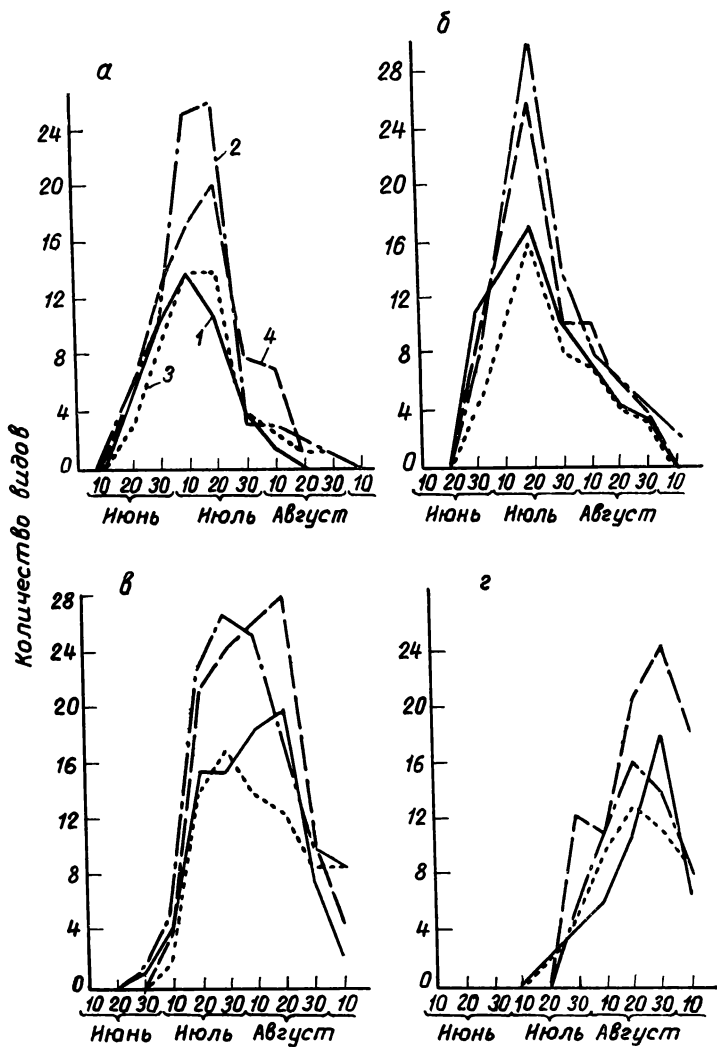


Рис. 3. Сезонная динамика фенологических фаз растений в горных тундрах:
 а — бутонизация, б — цветение, в — плодоношение, г — диссеминация;
 1—4 — то же, что на рис. 2.

3. Раннелетние (14,6% видов): *Androsace bungeana*, *Anemone biarmiensis*, *Draba lactea*, *Eritrichium villosum*, *Salix arctica*, *Silene acaulis*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis oederi*.

4. Среднелетние (56,4% видов): *Anthoxantum alpinum*, *Carex capillaris*, *C. halleri*, *C. sabyensis*, *C. vaginata*, *Cortusa matthioli*, *Dryas octopetala*, *Festuca supina*, *Lagotis uralensis*, *Melandrium apetalum*, *Myosotis asiatica*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Potentilla crantzii*, *Pyrola grandiflora*, *Sanguisorba officinalis*, *Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*, *Scorzonera ruprechtiana*, *Senecio campester*, *S. resedifolius*, *Trientalis europaea*, *Thalictrum alpinum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Valeriana capitata*, *Viola biflora*.

5. Позднелетние (5,4% видов): *Campanula rotundifolia*, *Deschampsia flexuosa*.

6. Осенние (3-я декада августа — 1—2-я декады сентября, 3,6% видов): *Saussurea alpina*, *Solidago virgaurea*.

Это деление в той или иной мере условно, так как у некоторых видов срок цветения растянут, и хотя их массовое цветение наблюдается лишь в какую-либо одну стадию, они могут быть встречены в цветущем состоянии и в другие стадии.

Как видно из приведенного списка, большее число видов растений, встречающихся в горных тундрах, по фазам цветения относится к категории поздневесенних, раннелетних и среднелетних; особенно многочисленна группа среднелетних растений, куда относится более половины видового состава.

ВЫВОДЫ

1. В горных тундрах Северного Урала продолжительность сезона роста равна 75—90 дням и колеблется в зависимости от метеорологической ситуации отдельных лет, а также от влажности и степени прогрева почв в отдельных растительных ассоциациях. По совокупности метеорологических и фенологических признаков его можно подразделить на три периода: весенний (с ранне- и поздневесенней стадиями), летний (с ранне, средне- и позднелетней стадиями) и осенний. Сокращенность сезона роста определяет быструю смену периодов и стадий. Особенно кратковременны начальные стадии (ранне- и поздневесенняя, раннелетняя), более растянуты позднелетняя и осенняя.

2. В растительных сообществах горных тундр префлоральный период очень короткий (2—3 дня), бутонизация и цветение наступают бурно, период массового цветения ограничен 15—25 днями, период массового плодоношения растянут до 40 дней, диссеминация многих растений не успевает закончиться к концу сезона роста.

3. Максимум цветения горнотундровых растений совпадает с более теплой и сухой среднелетней стадией, когда среднесуточные температуры воздуха достигают 10—15°, а относительная влажность воздуха обычно не превышает 70—80%. Максимум плодоношения приходится на позднелетнюю стадию, когда в горных тундрах наиболее прогревается почва.

4. В зависимости от приуроченности времени их цветения к периодам и стадиям сезона роста следует различать шесть групп горнотундровых растений: 1) ранневесенние, 2) поздневесенние, 3) раннелетние, 4) среднелетние, 5) позднелетние и 6) осенние. Наиболее представлена по числу видов четвертая группа (57% всех учтенных видов), затем следуют вторая и третья группы (по 14,6%), первая и пятая (по 5,4%) и, наконец, шестая (3,6%).

ЛИТЕРАТУРА

- Бейдемман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, «Наука», 1974, с. 154.
- Гаджиев В. Д. Сезонные изменения высокогорной растительности восточной части Большого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР). — Проблемы ботаники, т. 9. Фрунзе, «Илим», 1967, с. 26—34.
- Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., «Наука», 1975, 284 с.
- Красноборов И. М. Эколого-фитоценологические особенности некоторых формаций высокогорной растительности Западного Саяна. — В кн. Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, «Наука», 1971, с. 99—120.
- Малышев Л. И. Особенности ритма весеннего развития живой природы в условиях Средней Сибири. — Бюлл. Восточно-Сибирской фенологической комиссии. Иркутск, 1960, вып. 1, с. 62—68.
- Наринян С. Г. Некоторые особенности фенологии альпийских ковров на горе Арагац (Южная Армения). — Докл. на совещ. по вопросам высокогорной флоры и растительности. Л., 1958, с. 13—18.
- Нахуцришвили Г. Ш. Ритм сезонного развития субальпийского высокогорья и луга в Лагодехском заповеднике. — В сб. Работы аспирантов и молодых научных работников, т. 2. Тбилиси, 1964, с. 11—16.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М., Изд. МГУ, 1978, 384 с.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества. Изд. 3-е, Л.—М., 1926, 240 с.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., Изд. ЛГУ, 1964, 447 с.
- Vaup-Blanquet J. Pflanzensoziologie. 2 Aufl., Wien, 1951, 632 s.
- Gams H. Von den Follatères zur Dent de Morcles, Vegetationsmonographie aus dem Wallis. Bern, 1927, 276 s.
-