

Muster, Prozesse und Mechanismen: Eine Diskussion mit Beispielen aus dem Schweizerischen Nationalpark (SNP)

- Otto Wildi, Birmensdorf -

Abstract

The objective of investigations in environmental systems is to understand their functioning such that future developments can be predicted. I take secondary succession in the SNP as an example to illustrate a general strategy in deriving a comprehensive, yet simplified model of a pasture succession. The steps include:

1. Based on measurements taken from the real system, a simplified picture of what we observe is derived. This picture is called a pattern. In the present example, the pattern consists of a series of bell-shaped curves, depicting the change of species or species groups in time.

2. We identify mechanisms that are driving forces which have to be taken into account when explaining the functioning of the system. In the present case, the import or export of nutrients through faeces by red deer, their grazing and trampling effect or the replacement of plant species by others, more competitive ones, are examples.

3. A process is sought which depicts the mechanisms, but generates a pattern similar to the one observed. Here, a logistic equation, describing the overgrowth of the plots and replacement of early successional species groups by late successional groups is taken as an example. Although it just describes mechanisms in time, but not in space, the pattern it produces is rather similar to the one observed.

The paper resumes by discussing pattern, process and mechanism in the framework of the „real“ system, versus its numerical description and its representation as a model.

Keywords Pattern recognition, Markov chain, numerical integration, secondary succession, logistic equation, plant-animal interaction.

Einführung

Die Diskussion über Muster und Prozesse wird in der Pflanzenökologie seit langem geführt. Thematisiert wurde sie vor allem durch WATT (1947), der für die von ihm beobachteten, zyklischen Prozesse in Heidemooren eine Erklärung suchte. Er selbst konnte eigentlich nur ein räumliches Muster beobachten, nämlich verschiedene Sukzessionsstadien, die er nebeneinander fand. Aber er postulierte, dass dieses Muster auch ein zeitliches sei, also die Sukzession beschreibe.

Der Begriff des Musters wurde früher vor allem im Zusammenhang mit räumlichen Verteilungen verwendet, z.B. von Individuen oder Samen. In neuerer Zeit findet man ihn aber in

einem weiteren Sinn. So etwa, um das gemeinsame Auftreten von Arten zu charakterisieren (JONSSON & MOEN 1998) oder um „ökologische Muster“ zu beschreiben (KIRK et al. 1991). Schließlich wird der Begriff auch für zeitliche und raum-zeitliche Erscheinungen verwendet, etwa bei HERBEN et al. (1997), wo von „fine-scale spatio-temporal patterns“ die Rede ist.

Mustererkennung wird dann wichtig, wenn große Datenmengen viel Information enthalten, die nicht ohne weiteres überblickbar ist, ja allenfalls störend wirkt. Vegetationsdaten sind ein gutes Beispiel dafür. Nebst offensichtlichen Gesetzmäßigkeiten finden sich darin viele Zufälligkeiten, die nicht oder nicht mehr erklärbar sind (ANAND & HEIL 2000). Die Geschichte der modernen Mustererkennung in der Vegetationskunde beginnt eigentlich mit der Arbeit von GOODALL (1954). Durch die Anwendung einer Hauptkomponentenanalyse auf Vegetationsaufnahmen hat er deren Informationsgehalt drastisch reduziert, sodass nur noch ein zweidimensionales Abbild der Ähnlichkeitsverhältnisse übrigblieb. Der Mustererkennung dient

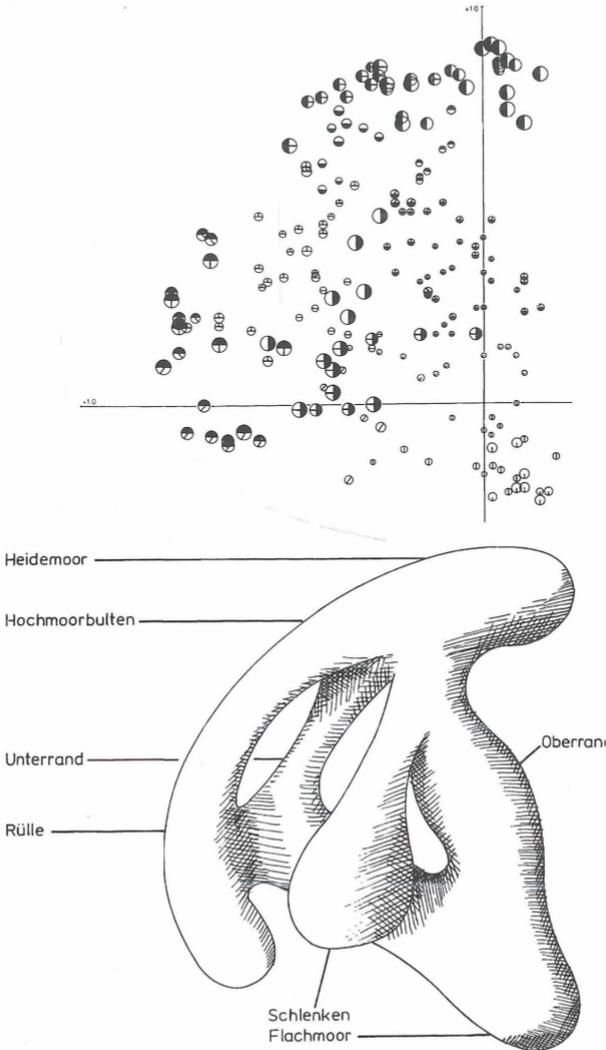


Abb. 1: Darstellung einer Ordination von Vegetationsdaten in 3 Dimensionen. Interpretation des Gradientensystems als dreidimensionales Gebilde (WILDI 1977).

natürlich auch die Klassifikation von Vegetationsaufnahmen, die einst manuell (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974), später mittels Clusteranalysen durchgeführt wurde (cf. ORLÓCI 1978). Interessant ist vor allem, nach alternativen Mustern zu suchen: Das eine Mal interessiert, ob sich Vegetationsaufnahmen zu Gruppen zusammenfassen lassen, das andere Mal wird nach einem Gradienten gesucht. Meist lassen sich beide Muster finden, allerdings mit unterschiedlichen Methoden. Das schlussendlich akzeptierte Bild ist in jedem Falle nur eine Interpretation der wirklichen Verhältnisse (Abb. 1). Ob sie zutreffend ist, lässt sich nicht endgültig entscheiden, hingegen kann man messen, wie gut sie den dahinterstehenden Daten entspricht.

Die Idee, dass Muster durch Prozesse generiert werden, ist nicht neu. KIRK et al. (1991) diskutieren Prozesse, die räumliche Muster generieren. Ein klassisches Beispiel für einen Prozess, der ein zeitliches Muster erzeugt, sind Markovketten (z.B. HORN 1981, ORLÓCI et al. 1993, MCCOOK 1994, ANAND & HEIL 2000, WILDI 2001). Sie beschreiben, von einem vorgegebenen Ausgangszustand ausgehend, wie sich ein System, das aus mehreren verschiedenen Komponenten besteht, im Laufe der Zeit verändert, um schließlich einen Gleichgewichtszustand zu erreichen. Eine Pflanzengemeinschaft, beschrieben durch eine Vegetationsaufnahme, ist ein gutes Beispiel für ein solches System. Die Veränderung wird in einer einzigen Matrix (der Übergangsmatrix) beschrieben, die für jede Art angibt, welchen Anteil sie pro Zeitschritt an jede andere Art verliert, bzw. was sie von wo gewinnt. Während HORN (1981) diese Koeffizienten noch mühsam schätzen musste, legten ORLÓCI et al. (1993) einen Algorithmus vor, der diese aus normalen Dauerflächendaten berechnet. Dass ein solcher Prozess eine beobachtete Veränderung hervorragend beschreiben kann, belegt die Nachbildung einer Untersuchung von LIPPE et al. (1985), die in Abb. 2 dargestellt ist. Zu Recht kritisiert MCCOOK (1994), dass

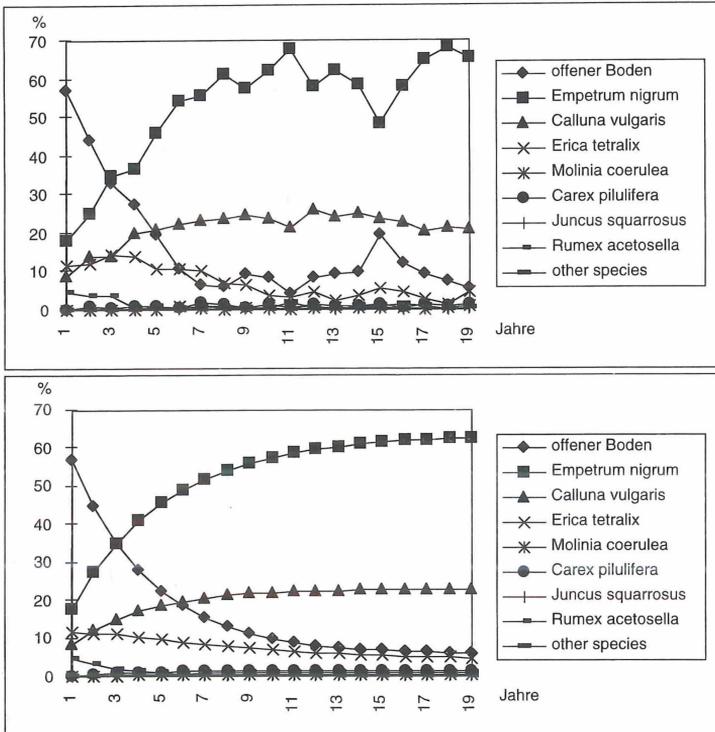


Abb. 2: Die Sukzessionsreihe von LIPPE et al. (1985), oben, nachgebildet mittels eines Markovmodells (WILDI 2001), unten.

mit einer Übergangsmatrix eigentlich nichts über die Ursachen der Verdrängungsprozesse ausgesagt wird. Immerhin gibt sie aber darüber Auskunft, welche Art welcher anderen konkurrenz­mässig über- oder unterlegen ist. Die Einfachheit der Berechnung macht daher das Modell zu einer Standardanalyse für Sukzessionsdaten. Die Markovkette stößt dann an Grenzen, wenn ein einmal erreichtes Gleichgewicht wieder gestört wird oder wenn sich ein solches nicht direkt einstellt. In diesen Fällen ändern sich die Regeln, die für die Sukzession gelten. Formal gesehen ändern sich die Übergangskoeffizienten. Mathematisch ausgedrückt wird das System nicht-linear. In der Tat ist das bei allen komplexen ökologischen Prozessen der Fall, wie später noch zu zeigen ist.

Hinter allen Prozessen stehen schließlich Mechanismen, die die Funktionsweise der Systeme erklären (ANAND & HEIL 2000). Viele davon sind leicht zu erkennen und zu erfassen. So konnte man am 26. Dezember 1999 in ganz Mitteleuropa beobachten, wie ein Sturmerk­nis nicht nur alte Baumbestände warf, sondern dabei durch kippende Wurzelteller alte, geschichtete Böden durchmischte. Sehr wichtig für die Vegetationsentwicklung sind immer auch Interaktionen zwischen Pflanzen und Tieren, wie sie z.B. im Schweizerischen Nationalpark untersucht werden (SCHÜTZ et al. 2000a). Die Kenntnis der Mechanismen allein genügt aber nicht, um beobachtete Muster zu erklären. Dazu müssen sie quantifiziert, verknüpft und parametrisiert werden. Es resultiert ein Prozess, der sie mehr oder weniger realistisch beschreibt.

Sukzession im Schweizerischen Nationalpark

Einer Kombination von Zufall und Weitsichtigkeit ist es zu verdanken, dass aus dem Schweizerischen Nationalpark Sukzessionsdaten vorliegen, die Veränderungen im 5-Jahresrhythmus über mehr als 80 Jahre dokumentieren. Begonnen wurde die Untersuchung im Jahre 1917 durch J. Braun-Blanquet, ab ca. 1940 bis in die späten Achtzigerjahre fortgeführt durch B. Stüssi. Heute werden die Flächen durch Mitarbeitende der Eidgenössischen Forschungsanstalt WSL in Birmensdorf betreut. Die vollständige Geschichte der Untersuchungen ist bei SCHEURER (2000) nachzulesen. Eine umfassende Darstellung bisheriger Resultate findet sich im Buch von SCHÜTZ et al. (2000a). Das Ziel der Untersuchung ist es, die Entwicklung der ehemaligen Weiden von der extremsten Lägerflur bis zur Wiederbewaldung zu verfolgen. In dem Beispiel, das hier verwendet wird, sind alle Aufnahmen durch sechs Artengruppen beschrieben. Diese Gruppen tragen die Namen darin dominierender Arten (vgl. Abb. 3). Die Bildung dieser Gruppen macht die Daten etwas robuster, doch für die Analyse der Muster und Prozesse sind sie nicht zwingend notwendig.

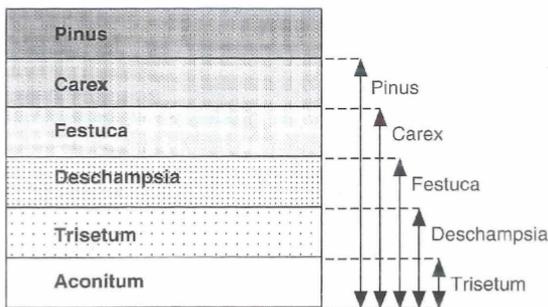


Abb. 3: Mechanismus der vollständigen Verdrängung von Artengruppen: Verfügbarer Raum (carrying capacity) in einer hypothetischen Fläche, die von allen 6 Artengruppen besiedelt ist.

Zeitliches Muster der Sukzession

Die erste Sichtung der Daten hat ergeben, dass in den meisten Flächen erhebliche Veränderungen abgelaufen sind. Diese halten sich indessen in Grenzen. Oft löst eine Pflanzengesellschaft eine andere ab. In keinem Fall konnte beobachtet werden, dass sich z.B. eine Lägerflur bis zum Bergföhrenwald entwickeln konnte. Dazu war die Zeitspanne von ca. 80 Jahren offensichtlich zu kurz. Oft finden sich aber Flächen, die eine ähnliche Entwicklung aufweisen, jedoch wegen eines anderen Ausgangszustandes scheinbar zeitlich verschoben sind (Abb. 4). Solche Zeitreihen lassen sich überlagern, so dass die überlappenden Teile optimal zueinander passen. Rechnet man dann von allen Aufnahmen die Mittelwerte, so erhält man eine neue, etwas längere Zeitreihe (Abb. 4). Bei SCHÜTZ et al. (2000b) ist beschrieben, wie durch die Überlagerung aller Daten schließlich eine sehr lange Zeitreihe entstehen kann. Die Zeitspanne von bis zu 600 Jahren wird dokumentiert, weil Dauerflächen erfasst wurden, die sich zu Beginn der Untersuchung in einem unterschiedlichen Sukzessionsstadium befanden. Die Geschwindigkeit, mit der sie sich verändern, liefern die 5-jährlichen Wiederholungen. Die Kombination von Raum- und Zeitdaten nennt man Raum-Zeit-Substitution (space-for-time substitution, PIKETT 1989).

Dass das Muster nicht nur Resultat einer intuitiven Interpretation ist, wird bei WILDI & SCHÜTZ (2000) gezeigt. Dort wird für die Analyse des Musters ein numerischer Mustererkennungsalgorithmus eingesetzt. Die Verknüpfung der verschiedenen Zeitreihen erfolgt mittels eines Minimalbaumes (minimum spanning tree). Es resultiert daraus eine Sukzessionskurve, die jener von SCHÜTZ et al. (2000b) sehr ähnlich ist, jedoch mit 415 Jahren einiges kürzer ausfällt (Abb. 5, obere Darstellung). Der Grund dafür ist, dass der Minimalbaum die kürzestmögliche Lösung für die Überlagerung der einzelnen Zeitreihen sucht.

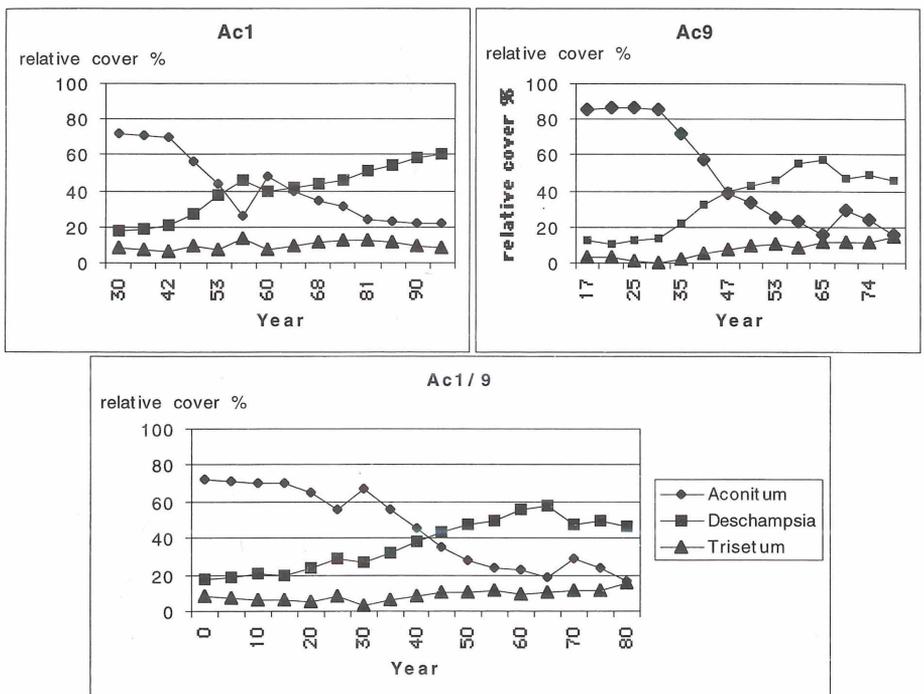


Abb. 4: Beispiel für das Überlagern zweier Zeitreihen. Aus den beobachteten Reihen Ac1 und Ac9 wird neu die künstliche Reihe Ac1/9.

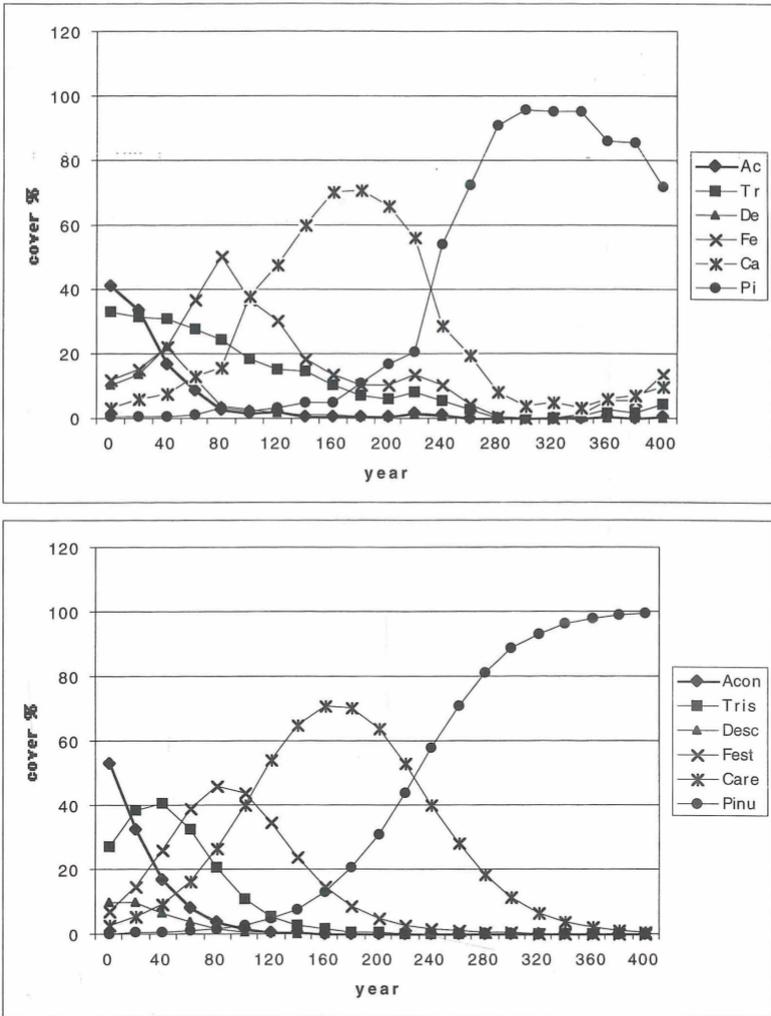


Abb. 5: Oben: Mittels Minimalbaum abgeleitete Zeitreihe im Schweizerischen Nationalpark. Unten: Simulierte Zeitreihe. Ac_, Acon: *Aconitum*-Gruppe. Tr_, Tris: *Trisetum*-Gruppe. De_, Desc: *Deschampsia*-Gruppe, Fe_, Fest: *Festuca*-Gruppe, Ca_, Care: *Carex*-Gruppe, Pi_, Pinu: *Pinus*-Gruppe.

Die Mechanismen

Das Sukzessionsmuster zeigt in eindrücklicher Weise, dass hier offensichtlich Arten und Artengruppen vorkommen, die sich nach einer festen Regel verdrängen. Es stellt sich die Frage, ob die verzögerte Einwanderung spät auftretender Arten durch deren langsame Ausbreitung oder durch deren große räumliche Entfernung zustande kommt. Die Antwort darauf soll ein dynamisches Modell liefern. Im Wesentlichen sollen zwei Mechanismen die Veränderungen erklären. Zum einen ist es ein Ausbreitungsmechanismus, der davon ausgeht, dass überall und immer alle Arten verfügbar sind, jedoch in unterschiedlicher Quantität. Zum Anderen ist es ein einfacher Verdrängungsmechanismus, wie er in Abb. 3. dargestellt ist. Er besagt, dass der Raum, den eine Art besiedeln kann, genau jenem entspricht, den alle kon-

kurrenzschwächeren Arten einnehmen. Im Modell integriert sind ferner Wirkungen der äsen- den Hirsche (Tritt, Düngung, Nährstoffexport durch Äsung, vgl. ACHERMANN et al. 2000). Diese werden hier nicht näher vorgestellt.

Prozess

Vom beobachteten Ausgangszustand ausgehend wäre es ohne weiteres möglich, die Initi- alphasen der Entwicklung mittels eines Markovmodells abzubilden. Dieser Ansatz wäre indessen sinnlos, da sich spätestens nach etwa hundert Jahren ein Gleichgewichtszustand ein- stellte. Eine Gauss'sche Reaktionsweise kann durch eine lineare Markovkette nicht abgebil- det werden. Als Alternative bietet sich eine numerische Simulation mittels Differentialglei- chungen an (WISSEL 1989). Ausgangspunkt ist der Zustand im Modelljahr Null, das dem Zustand auf einer Lägerflur entspricht. Die Gleichungen beschreiben nun Zu- und Abnahme aller sechs Artengruppen. Auf eine räumliche Simulation wird verzichtet, um den Erfolg der einfachsten Annahmen zu prüfen. Für die Ausbreitung der Artengruppen auf den Untersu- chungsflächen wird eine logistische Wachstumsfunktion verwendet. Für die Art 3 (*Festuca*), als Beispiel, lautet sie:

$$\frac{dX_3}{dt} = r_3 X_3 \frac{100\% - X_1 - X_2 - X_3}{100\%}$$

Diese Gleichung besagt, dass sich die Art 3 proportional zur schon vorhandenen Quantität (X_3) ausbreitet, und zwar mit dem Ausbreitungskoeffizienten r_3 . Die Ausbreitung wird aber limitiert durch den noch verfügbaren Raum. Dieser beträgt 100%, abzüglich jenes Anteiles, der durch die konkurrenzstärkeren Arten X_1 und X_2 besetzt ist sowie des selbst benötigten, X_3 . Wegen des hier postulierten Mechanismus der vollständigen Verdrängung spielen die konkur- renzschwächeren Arten X_4 , X_5 und X_6 keine Rolle.

Die vollständige Gleichung für die Art 3, wiederum als Beispiel, berücksichtigt noch eini- ge weitere Mechanismen:

$$\frac{dX_3}{dt} = r_3 X_3 \frac{100\% - X_1 - X_2 - X_3}{100\%} - f_1 \left(\frac{dX_1}{dt} \right) - f_2 \left(\frac{dX_2}{dt} \right) - t_3 - c_3$$

Die Funktion f_1 ist jener Anteil der sich ausbreitenden Art 1, welcher der Art 3 verloren geht. Die Funktion f_2 ist das, was die Art 2 der Art 3 wegnimmt. t_3 ist der Verlust, der durch Tritt entsteht, c_3 der Gewinn, der durch sofortiges Zuwachsen der Trittschäden resultiert.

Die Abb. 5, unten, zeigt die aus diesem Prozess resultierende Sukzessionskurve. Entstan- den ist sie durch eine Simulation mit den Anfangswerten, die etwa jenen der oberen Grafik mit den beobachteten Deckungswerten entspricht. Die Ausbreitungskoeffizienten r der sechs verschiedenen Artengruppen sind rein heuristisch so ermittelt, dass die Sukzessionsge- schwindigkeit im Modell jener der Beobachtung entspricht.

Diskussion

Die Unterscheidung der Erkenntnisschritte „Muster“, „Prozess“ und „Mechanismus“ ist deshalb sinnvoll, weil diese nur intuitiv miteinander verknüpft sind. Im Beispiel des Schwei- zerischen Nationalparks zeigt sich, dass das simulierte Muster in Abb. 5, unten, mit dem datenmäßig erfassten in Abb. 5, oben, nicht identisch ist. Nebst der Unterdrückung des „Rau- schens“ im Modell finden sich auch Unterschiede, die fundamentaler sind. So erfolgt eine Besiedlung in der Natur oft relativ abrupt (z.B. bei „Pinus“), während sie im Modell früh und

kontinuierlich einsetzt. Ebenso gibt es Arten, die sich in Wirklichkeit sehr lange halten können, im Modell jedoch schnell verschwinden („Trisetum“). Es scheint, dass im Modell noch einige Mechanismen unberücksichtigt sind, die zur Zeit an Ort und Stelle untersucht werden. Dazu gehört etwa der Einfluss des Alters von Individuen. Vor allem Horste von *Carex sempervirens* scheinen erst dann zu verschwinden, wenn ihre natürliche Lebensspanne abgelaufen ist. Das kann in der Sukzession zu Verzögerungen um Jahrzehnte führen. Eine weitere große Schwäche ist die noch fehlende Berücksichtigung des Raumes. Verschiedene Arten dürften erst im Laufe der Sukzession einwandern, und zwar in der Regel von benachbarten Flächen. Diese Information ist in unseren Daten enthalten, jedoch noch nicht ins Modell eingefügt. Insgesamt kann also festgestellt werden, dass der hier vorgestellte Prozess die bekannten Mechanismen noch nicht in befriedigender Weise abbildet.

Andererseits vermag das Modell auch einige erste Fragen zu beantworten. So scheint es, dass der hier postulierte totale Verdrängungsprozess in der Lage ist, das zeitliche Muster der Artengruppen qualitativ und quantitativ zu erklären. Ferner zeigen alle Artengruppen eine gaussförmige Reaktion in der Zeit. Von den fünf verschiedenen Reaktionsmodellen von HUISMAN et al. (1993) findet man also nur das Modell IV vor. Alle anderen sind Artefakte davon. Sie treten nur bei Datenreihen auf, die zu kurz sind.

Der Mechanismus eröffnet auch Perspektiven, wenn es um die Klimaxfrage geht. Das System erreicht einen Gleichgewichtszustand erst dann, wenn keine konkurrenzstarken Arten mehr einwandern. Vorher sind beliebig lange und beliebig komplexe Sukzessionsmuster möglich. Dazu gehören auch alternative Entwicklungen: Sobald die äußeren Einflüsse ändern, verändert sich das Sukzessionsmuster (ACHERMANN et al. 2000). Hier wäre das zum Beispiel bei variierender Hirschpopulation der Fall. Zur Zeit funktioniert das Modell mit konstanter Hirschkichte.

Der Begriff des Modells kann hier durchaus Verwirrung stiften. In der Tat ist es so, dass auch die untere Kurve in Abb. 5 ein Modell ist, aber eben ein Modell des zeitlichen Musters. Es ist daher sinnvoll, stets zwischen dem realen System, seiner datenmäßigen Abbildung und der modellmäßigen Abbildung zu unterscheiden. Wie in Abb. 6 dargestellt ist, lassen sich diese beliebig mit Muster, Prozess und Mechanismus kombinieren. Wir bewegen uns damit in

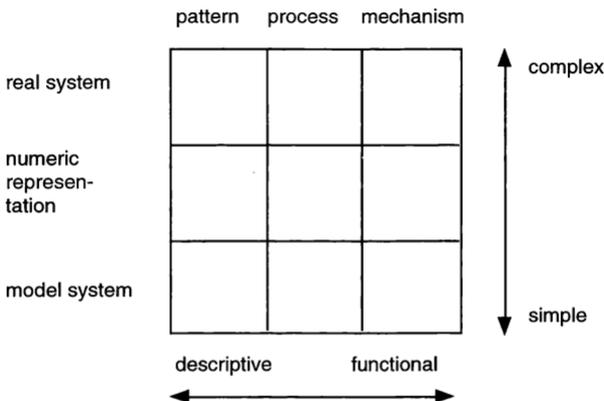


Abb. 6: Konzeptionelles Umfeld zur Untersuchung räumlich-zeitlicher Systeme. Die Unterscheidung von Muster, Prozess und Mechanismus entspricht einem Übergang von deskriptiver zu funktionaler Betrachtung. Auf der Ebene des realen Systems trifft man auf hohe Komplexität. Die numerische Abbildung (die Daten) ist viel einfacher. Am einfachsten ist immer die modelliertere Variante.

einem Umfeld der Betrachtung, die von statisch zu dynamisch und von komplex zu einfach reicht. Und wir gehen davon aus, dass das dynamische Modell, das wir beherrschen, die Realität korrekt wiedergibt.

Literatur

- ACHERMANN, G., SCHÜTZ, M., KRÜSI B. O. & WILDI, O. (2000): Tall-herb communities in the Swiss National Park: long-term development of the vegetation. In: SCHÜTZ, M., KRÜSI, B.O. & EDWARDS, P.J. (eds): Succession research in the Swiss National Park. - Nat.park-Forsch. Schweiz **89**: 39-66.
- ANAND, M. & HEIL, G. W. (2000): Analysis of recovery process: Dwingelose Heide revisited. - Community Ecology **1**: 65-72.
- GOODALL, D.W. (1954): Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. - Aust. J. Bot. **2**: 304-324.
- HERBEN, T., KRAHULEC, F., HADINCOVÁ, V., PECHÁČKOVÁ, S. & KOVÁROVÁ, M. (1997): Fine-scale spatio-temporal patterns in a mountain grassland: do species replace each other in a regular fashion? - Journal of Vegetation Science **8**: 217-224.
- HORN, H. S. (1981): Some Causes of Variety in Patterns of Secondary Succession. In: WEST, D. C., SHUGART, H. H. & BOTKIN, D. B. (eds.): Forest Succession: Concepts and Application. - Springer Verlag, New York, pp. 24-35.
- HUISMAN, J., OLFF, H. & FRESCO, L.F.M. (1993): A hierarchical set of models for species response analysis. - Journal of Vegetation Science **4**: 37-46.
- JONSSON, B.G. & MOEN, J. (1998): Patterns in species associations in plant communities: the importance of scale. - Journal of Vegetation Science **9**: 327-332.
- KIRK, A., MORIN, A. & LEVIN S.A. (1991): Interpreting ecological patterns generated through simple stochastic processes. - Landscape Ecology **5**: 163-174.
- LIPPE, E., DE SMIDT, J. T. & GLENN-LEWIN, D. C. (1985): Markov models and succession: A test from a heathland in the Netherlands. - J. Ecol. **73**: 775-791.
- MCCOOK, L.J. (1994): Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. - Vegetatio **110**: 115-147.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. (1974): Aims and Methods of Vegetation Ecology. - New York, John Wiley & Sons. 547 pp.
- ORLÓCI, L. (1978): Multivariate Analysis in Vegetation Research. - Junk, The Hague. 2nd ed. 451 pp.
- ORLÓCI, L., ANAND, M. & HE, X. (1993): Markov Chain: A Realistic Model for Temporal Coenosere? - Biom. Praxim. **33**: 7-26.
- PICKETT, T. A. (1989): Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: LIKENS, E. (ed.): Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives. - Springer, New York. pp. 110-135.
- SCHUEURER, T. (2000): The history of botanical studies and permanent plot research in the Swiss National Park. In: SCHÜTZ, M., KRÜSI, B.O. & EDWARDS, P.J. (eds): Succession research in the Swiss National Park. - Nat.park-Forsch. Schweiz **89**: 9 - 26.
- SCHÜTZ, M., KRÜSI, B.O. & EDWARDS, P.J. (eds) (2000a): Succession research in the Swiss National Park. - Nat.park-Forsch. Schweiz **89**.
- SCHÜTZ, M., WILDI O., KRÜSI, B. O., MÄRKI, K. & NIEVERGELT, B. (2000b): From tall-herb communities to pine forests: distribution patterns of 212 plant species during a 585 year regeneration process. In: SCHÜTZ, M., KRÜSI, B.O., EDWARDS, P.J. (eds): Succession research in the Swiss National Park. - Nat.park-Forsch. Schweiz **89**: 237 - 255.
- WATT, A. S. (1947): Pattern and process in the plant community. - J. Ecol. **35**: 1-22.
- WILDI, O. & SCHÜTZ, M. (2000): Reconstruction of a long-term recovery process from pasture to forest. - Community Ecology **1**: 25-32.
- WILDI, O. (1977): Beschreibung exzentrischer Hochmoore mit Hilfe quantitativer Methoden. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel **60**. 128 S.

- WILDI, O. (2001): Statistical design and analysis in long term vegetation monitoring. In: BURGA, C.A. & A. KRATOCHWIL (eds.): *Biomonitoring: General and applied aspects on regional and global scales.* - Kluwer, Dordrecht. *Tasks for vegetation science* **35**: 17 -39.
- WISSEL, C. (1989) *Theoretische Ökologie.* - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg. 299 S.

Anschrift des Verfassers:

PD Dr. O. Wildi, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Zürcherstr. 111, CH-8903 Birmensdorf, Schweiz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Wildi Otto

Artikel/Article: [Muster, Prozesse und Mechanismen: Eine Diskussion mit Beispielen aus dem Schweizerischen Nationalpark \(SNP\) 11-20](#)