

| | |
|---------------------|---|
| Zeitschrift: | Botanica Helvetica |
| Herausgeber: | Schweizerische Botanische Gesellschaft |
| Band: | 108 (1998) |
| Heft: | 1 |
| Artikel: | Zeitreihenanalyse in der Vegetationskunde : Analyse und Interpretation von Einzelflächen am Beispiel von Daten aus dem Schweizerischen Nationalpark |
| Autor: | Schütz, Martin / Krüsi, Bertil O. / Achermann, Gérald |
| DOI: | https://doi.org/10.5169/seals-73021 |

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 24.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Zeitreihenanalyse in der Vegetationskunde:

Analyse und Interpretation von Einzelflächen am Beispiel von Daten aus dem Schweizerischen Nationalpark

Martin Schütz, Bertil O. Krüsi, Gérald Achermann*, Helena Grämiger*

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Zürcherstraße 111,
CH-8903 Birmensdorf.

* Gérald Achermann und Helena Grämiger werden vom Schweizerischen Nationalfonds
zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt-Nr. 3100-045944.95) unterstützt.

Manuskript angenommen am 17. Dezember 1997

Abstract

Schütz M., Krüsi B. O., Achermann G., and Grämiger H. 1998. Time-series in vegetation science. Analysis and interpretation of data from individual plots. Examples from the Swiss National Park. *Bot. Helv.* 108: 105–124.

In vegetation science, data from permanent plots are of great importance for understanding long-term processes and their underlying causes. The longer a permanent plot exists, however, the more difficult it becomes to interpret the observed changes. There are no longer any truly comparable replications in space and, consequently, no information is available on the natural variability of the system studied. Time series from individual plots can, nevertheless, be properly and successfully analysed and interpreted, provided an adequate system of reference is available.

In the present paper, a regionally defined system of reference is proposed. It consists of statistically derived vegetation units, characterised by different probabilities with which the different plant species occur. Data from a individual permanent plot can now be analysed and interpreted by comparing every relevée of the time series with every vegetation unit of the reference system. Vegetation has changed during the period studied, if the probabilities of belonging to the different units of the reference system have changed significantly.

The proposed approach was tested using data from permanent plots in the Swiss National Park. The units of the regional reference system “Swiss National Park 1917–1996” were defined based on the relevées made in approximatly 100 permanent plots established and monitored in the Park from 1917 onwards, using multivariate methods. Since every unit is described by more than 20 relevées, their natural variability in space and time is well documented.

The findings were compared with the results obtained using both expert systems of the traditional plant sociology and newer but well established multivariate methods e.g. based on replications in space or on small number of subjectively selected relevées of reference (fuzzy ordination). No matter what method was used, the conclusions on whether and when a change occurred were suprisingly consistent.

The proposed regionally defined system of reference, however, represents by far the scientifically most sound and convincing solution for dealing with data from individual permanent plots, especially, when combined with a probability model.

Key words: Monitoring, Permanent plots, Succession, Time-series.

1. Einleitung

Das vegetationskundliche Monitoring im Schweizerischen Nationalpark wurde bereits 1917 kurz nach der Parkgründung vom Jahre 1914 begonnen (vgl. Braun-Blanquet 1931, Stüssi 1970, Krüsi et al. 1995, 1996). Insgesamt existieren heute rund 150 Dauerbeobachtungsflächen, die seit 50 bis 80 Jahren in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen vegetationskundlich bearbeitet wurden. Dank der großen Flächenzahl ist eine statistische Auswertung, die heutigen Anforderungen genügt, häufig möglich. Allerdings gibt es auch mehrere Dauerbeobachtungsflächen, die Spezialfälle sind, d.h. bei denen Wiederholungen fehlen, sei es wegen der einzigartigen Ausgangssituation bei der Anlage der Dauerflächen oder wegen einer eigenständigen Entwicklung. Diese Spezialflächen sind deshalb nicht statistisch auswertbar, da es nicht möglich ist, vermutete gerichtete zeitliche Veränderungen (Sukzession) von der natürlichen Variabilität zu unterscheiden. Das gleiche Problem stellt sich bei vielen in den letzten Jahren gestarteten Monitoringprojekten, z.B. im Rahmen der Überwachung von Naturschutzgebieten. In vielen Fällen ist es nicht möglich, ein statistisch einwandfreies Überwachungskonzept zu realisieren, beispielsweise aus finanziellen Gründen. Trotz konzeptioneller Mängel lässt sich oft erstaunlich viel Information aus den vorhandenen Daten gewinnen.

Bei Daten von solchen Einzelfall-Dauerflächen fehlen die Referenzgrößen, die ein nach statistischen Kriterien erhobener Datensatz mit einer ausreichenden Anzahl von räumlichen Wiederholungen bietet. Die natürliche Variabilität der untersuchten Systeme in Raum und Zeit ist deshalb nicht bekannt. Ohne diese Referenzgrößen lassen sich Zeitreihendaten aber weder zuverlässig auswerten noch sinnvoll interpretieren. Deshalb muß in diesen Fällen versucht werden, mit intern oder extern definierten Referenzsystemen zu arbeiten. Wir schlagen die Verwendung eines regional definierten Systems vor, welches auf Daten aus dem interessierenden Raum-Zeit-Bereich basiert.

Aufnahmeflächen-intern definierte Referenzsysteme stützen sich auf die in der Zeitreihe vorhandenen (zeitlichen) Wiederholungen. Wildi (1988) hat z.B. ein Verfahren entwickelt, mit welchem sich lineare Trends in Zeitreihen erfassen lassen. Orlóci et al. (1993) schlagen vor, mit Markovketten zu arbeiten. Vor- und Nachteile der beiden Methoden werden in Wagner und Wildi (1997) diskutiert.

Bei den extern definierten Referenzsystemen, die auf Expertenwissen basieren, sind z.B. die ökologischen Zeigerwerte (Landolt 1977, Ellenberg et al. 1992), die Lebensformtypen (Raunkiaer 1910, Schröter 1926), die Lebensstrategietypen (Grime 1979), die character-set-types (Orlóci und Orlóci 1984) und das soziologische Verhalten (z.B. Braun-Blanquet 1964) seit längerem bekannt und verbreitet. Im Zusammenhang mit der Erfolgskontrolle von Aufwertungs- und Pflegemaßnahmen in Naturschutzgebieten hat sich auch die von Roberts (1986) und Feoli und Zuccarello (1988) vorgeschlagene Fuzzy-Ordination bewährt, mit willkürlich ausgewählten, externen Aufnahmen von Ausgangs- und Zielbeständen als Referenzsystem.

Das hier vorgeschlagene regional definierte Referenzsystem gründet auf der Beobachtung, daß Vegetationskundler in einem bestimmten geographischen Gebiet im allgemeinen

nicht nur eine, sondern eine größere Zahl von Dauerbeobachtungsflächen einrichten. Da in jeder Fläche die Vegetation außerdem in mehr oder weniger regelmäßigen Zeitabständen aufgenommen wird, ist die Vegetation im betreffenden Raum-Zeit-Fenster meistens mit zahlreichen Aufnahmen gut dokumentiert. Mit multivariaten Analyseverfahren lässt sich aus diesen Aufnahmen ein für das betreffende Raum-Zeit-Fenster gültiges Referenzsystem von statistisch unterscheidbaren Vegetationseinheiten ableiten.

In der vorliegenden Arbeit wird dieser regionale Ansatz an Dauerflächen-Daten aus dem Schweizerischen Nationalpark getestet und mit den Ergebnissen von bekannten multivariaten Methoden (Hauptkomponentenanalyse = lokales Referenzsystem, Fuzzy-Ordination = externe Referenzflächen) und traditionellen pflanzensoziologischen Methoden (Bildung soziologischer Artengruppen) verglichen. Diese soziologischen Artengruppen können entweder regional gültig sein, wenn sie wie bei Stüssi (1970) für das engere Untersuchungsgebiet Nationalpark abgeleitet wurden (regionales Experten-Referenzsystem), oder ein externes Referenzsystem bilden, wenn sie wie z.B. bei Braun-Blanquet (1949a, b, 1950 a, b) für ganz Rätien gelten.

2. Methoden

Der ausgewählte Datensatz, mit dem der Methodenvergleich gemacht wird, umfasst sechs Dauerbeobachtungsflächen (Tr1–6, Flächenbezeichnung nach B. Stüssi), welche im zentralen Teil der ehemaligen Alp Stabelchod im Schweizerischen Nationalpark liegen. Die Fläche Tr6 (Flächengröße 16 m²) wurde von J. Braun-Blanquet im Jahre 1921 eingerichtet, die Flächen Tr1 bis Tr4 (Flächengröße je 4 m²) und die Fläche Tr5 (Flächengröße 1 m²) von B. Stüssi im Jahre 1941. Die Entwicklung der Vegetation kann deshalb ab 1941 bis heute dank den sechs räumlich getrennten Vergleichsflächen mit statistischen Methoden erfasst werden. Bei der Nationalparkgründung im Jahre 1914 wurde dieser Teil der Alp Stabelchod von einer Goldhaferwiese beherrscht, durchsetzt von Lägerfluren, was die Aufnahme der Fläche Tr6 von 1921 belegt (vgl. auch Braun-Blanquet 1931). Die Vegetationsaufnahmen wurden alle 5 bis 14 Jahre in Anlehnung an die Methode von Braun-Blanquet (1964) wiederholt, wobei die Deckungsgrade in Prozenten angegeben wurden.

Lokales Referenzsystem

Der traditionelle multivariate Ansatz umfasst eine Hauptkomponentenanalyse (Orlóci 1978, Wildi und Orlóci 1996) aller sechs Einzelflächen mit voller Gewichtung des Deckungsgrades. Als Maß für die räumliche Variabilität bzw. Homogenität wurde für jedes Aufnahmejahr die durchschnittliche Ähnlichkeit (van der Maarel's Koeffizient) zwischen den sechs Flächen berechnet, die zeitliche Entwicklung (= Sukzession) wurde anhand der Zeitzentroide untersucht. Ein Zeitzentroid ist eine künstliche Aufnahme, die aus den sechs Einzelaufnahmen eines Aufnahmejahres generiert wird. Ausgangspunkt, bzw. Vergleichsgröße ist das früheste Zeitzentroid, definitionsgemäß mit der Ähnlichkeit = 1. Die Zeitreihe entsteht durch die Aufzeichnung der Ähnlichkeit zwischen dem frühesten Zeitzentroid und jedem folgenden.

Externe Referenzflächen

Für die Fuzzy-Ordination (Feoli und Zuccarello 1988, 1994, Wildi und Orlóci 1996) wurden als Referenzgrößen die Aufnahme der Fläche Tr 6 aus dem Jahre 1921 (= Ausgangszustand) und eine Aufnahme aus einer typischen rotschwingel-dominierten Dauerkurzweide (Fläche Mi 15 von 1959 = Zielzustand) gewählt. Die Zeitabschnitte von 1941 bis 1994 werden durch die gleichen Zeitzentroide definiert wie oben.

Regionales Referenzsystem

Die für das Gebiet des Schweizerischen Nationalparks und den Zeitraum von 1917 bis 1996 gültigen Vegetationseinheiten (regionales Referenzsystem „Nationalpark 1917–1996“) wurden mit Hilfe von ca. 400 Aufnahmen gebildet. Die Aufnahmen stammen einerseits von den über 100 verschiedenen über den ganzen Park verteilten Dauerbeobachtungsflächen, umfassen anderseits aber auch die ganzen Zeitreihen, d.h. den Zeitraum von 1917 bis 1996. Flächen, die ganze ehemalige Weidegebiete umfassen und mehrere 1000 m² groß sein können, wurden nicht berücksichtigt (z.B. Plan da l'Aqua, Plan Pra Spöl, vgl. Braun-Blanquet (1931), Krüsi et al. (1995, 1996)). Ebenfalls von der Analyse ausgeschlossen wurden Aufnahmen mit einer Ähnlichkeit von < 0,5 zur nächstähnlichen Aufnahme (Ausreißeranalyse: Wildi (1989)) und solche mit einer Ähnlichkeit von > 0,9 zur nächstähnlichen Aufnahme, um die im Datensatz vorhandene Redundanz zu reduzieren.

Die verbleibenden 237 Aufnahmen, die schließlich verwendet wurden, liegen zwischen 1700 und 2350 m ü. M. Die Aufnahmen wurden zunächst von Braun-Blanquet (1931), ab den vierziger Jahren von Stüssi (1970 und unveröff.) und ab den neunziger Jahren von den Autoren gemacht. Die Artnamen folgen Hess et al. (1967–72). Kleinarten wurden zusammengefaßt und erscheinen unter dem Namen der Artengruppe von Hess et al. (1967–72). Die Berechnung der Ähnlichkeitsmatrix erfolgte mit voller Gewichtung der Deckungsgrade (%) und unter Verwendung von van der Maarel's Koeffizient. Die Gruppierung (Klassifikation) der Aufnahmen zu Vegetationseinheiten erfolgte mittels Minimum Variance Clustering. Auf Grund der Klassifikation wurden 7 Vegetationseinheiten gebildet. Für jede der 7 Einheiten wurde für jede Art die Stetigkeit (%) und das Produkt aus Stetigkeit (%) und mittlerem Deckungsgrad (%) berechnet. Jede Art wurde eindeutig und ausschließlich derjenigen Vegetationseinheit zugeordnet, in der sie den höchsten Wert erreicht, sei es die höchste Stetigkeit oder den höchsten Produktwert. Jede der 7 Vegetationseinheiten ist also durch eine spezifische Artengruppe charakterisiert. Diese auf Grund der Stetenliste und Produktabelle ermittelten, für die einzelnen Vegetationseinheiten spezifischen Artengruppen, wurden mit einer Artengruppenliste von Stüssi (1970) verglichen, der in seinem traditionellen pflanzensoziologischen Ansatz ebenfalls jede Art eindeutig einer Vegetationseinheit zugeordnet hat (regionales Experten-Referenzsystem).

Außer mit Artengruppen im Sinne der traditionellen Pflanzensoziologie wurde auch mit Auftretenswahrscheinlichkeiten gearbeitet. Aus der Produktabelle wurden die Wahrscheinlichkeiten berechnet, mit der jede Art in jeder der 7 Vegetationseinheiten anzutreffen ist. Resultat ist eine Wahrscheinlichkeitsmatrix (Tab. 2) aus Vegetationseinheiten und Arten. Für die Analyse einer einzelnen Zeitreihe wird die Aufnahmematrix, die aus den Vegetationsaufnahmen der Zeitreihe und den Arten aufgebaut ist, mit der Wahrscheinlichkeitsmatrix multipliziert. Als Ergebnis erhält man die Wahrscheinlichkeit, mit der jede Aufnahme der Zeitreihe jeder der 7 Vegetationseinheiten angehört. Die Vegetation auf der Fläche hat sich dann markant verändert, wenn in der Zeitreihe ein Wechsel zwischen den wahrscheinlichsten Vegetationseinheiten erfolgt.

3. Resultate

Lokales Referenzsystem: Ordination, räumliche und zeitliche Variabilität

Die Ordination (Abb. 1) zeigt räumliche Variabilität und zeitliche Entwicklung der sechs Flächen Tr1 bis Tr 6 auf einer Ebene, welche durch die zwei bestdifferenzierenden Achsen im vieldimensionalen Ähnlichkeitsraum aufgespannt wird (erklärte Varianz = 35%). Die zeitliche Entwicklung von den jeweiligen Pfeilanfängen bis zu den Pfeilspitzen verläuft auf allen Flächen in etwa parallel von der unteren rechten Ecke über die Mitte oben zur unteren linken Ecke. Jede einzelne Zeitreihe kann in der dargestellten Ebene durch eine hufeisenförmige Kurve annähernd beschrieben werden. Diese Kurvenform wird in Hauptkomponentenanalysen als Gradient interpretiert; die zeitliche Entwicklung ist also deutlich zu sehen.

Die räumliche Variabilität ist ebenfalls gut sichtbar, z.B. anhand der Pfeilspitzen, die z.T. deutlich voneinander getrennt sind. Diese bezeichnen die Lage der Vegetationsaufnahmen

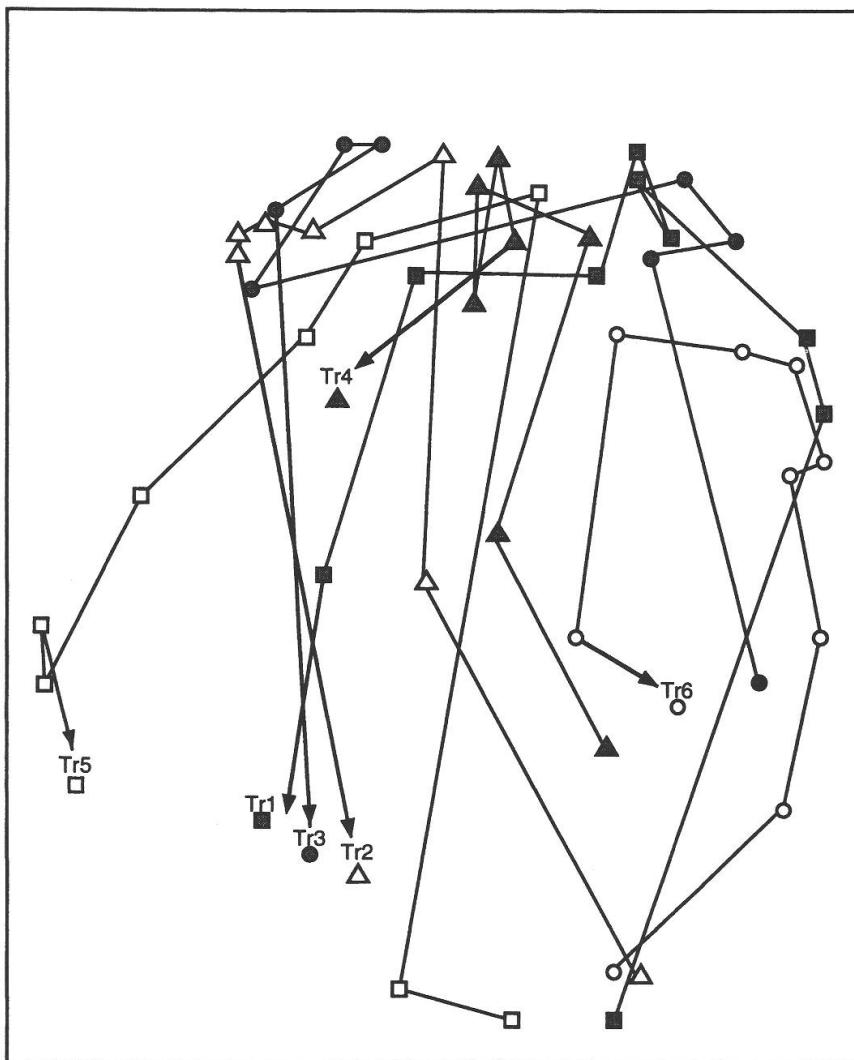


Abb. 1. Lokales Referenzsystem: Entwicklung der Vegetation in den Dauerbeobachtungsflächen Tr1-Tr5 (1941 bis 1994) und Tr6 (1921 bis 1994): Pfeile = zeitliche Entwicklung; Pfeilspitze = Aufnahmen von 1994.

aus dem Jahre 1994. Eine tatsächliche zeitliche Entwicklung kann nur dann postuliert werden, wenn die räumliche Homogenität der Vegetation größer ist als die zeitliche, d.h. wenn die Ähnlichkeit zwischen den Aufnahmen eines Jahres größer ist als die Ähnlichkeit von Aufnahmen aus verschiedenen Jahren. Da ein Ordinationsdiagramm nur eine unvollständige Abbildung der wahren Ähnlichkeitsverhältnisse erlaubt, werden in Abb. 2 die tatsächlichen Werte gezeigt. Die räumliche Homogenität der sechs Dauerflächen variiert zwischen 1941 bis 1994 stark. In den Jahren 1941 und 1947 war sie relativ gering (kleine durchschnittliche Ähnlichkeit), was auf eine instabile Rasenstruktur hindeutet. Zwischen 1947 und 1953 stabilisierte sich die Rasenstruktur, was sich in einer deutlichen Zunahme der räumlichen Homogenität widerspiegelt. Seit etwa 1978 deutet sich, mit einer tendenziellen Abnahme der räumlichen Homogenität, erneut der Beginn einer instabilen Phase an. Nach einer 30- bis 40-jährigen stabilen Phase scheint sich also erneut eine sukzessionale Veränderung anzukündigen. Die Einleitung dieses Prozesses erfolgt nicht gleichzeitig auf dem ganzen durch die sechs Dauerbe-

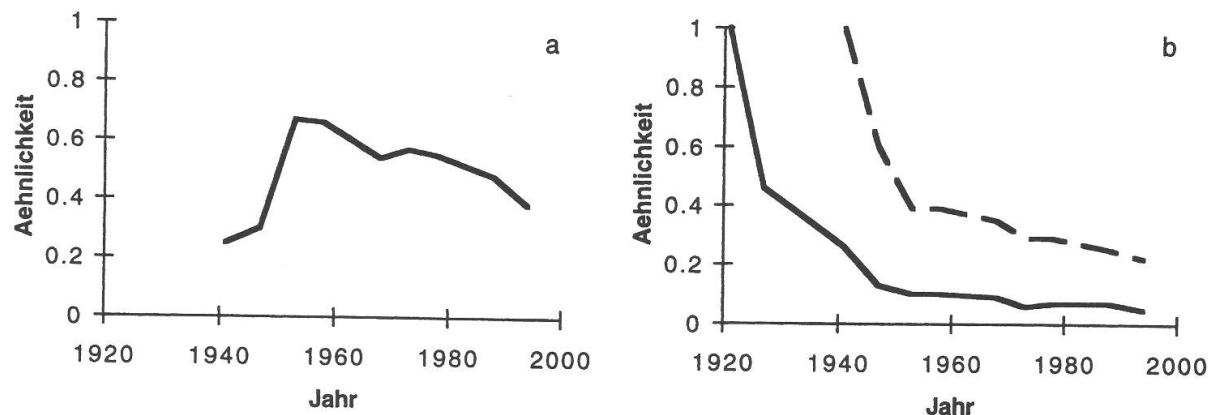


Abb. 2. Lokales Referenzsystem: Entwicklung der Vegetation in den Dauerbeobachtungsflächen Tr1-Tr6. a) räumliche Homogenität b) zeitliche Veränderung zwischen der Erstaufnahme von 1921 (—), bzw. 1941 (---) und allen später gemachten Aufnahmen.

obachtungsflächen dokumentierten Weidebereich; wäre dies der Fall, dann würde die räumliche Homogenität nicht kleiner werden, der Prozeß also nicht erkannt werden (vgl. Swaine und Greig-Smith 1980). Vielmehr muß angenommen werden, daß von der Grenze zu einem anderen, benachbarten Vegetationstyp her ein langsames Einwachsen von neuen Arten erfolgt. Die Dauerbeobachtungsflächen werden von den einwandernden Arten deshalb in Abhängigkeit von ihrer Distanz zur Nachbarvegetationseinheit zu unterschiedlichen Zeitpunkten erreicht, was die beobachtete Abnahme der räumlichen Homogenität erklärt.

Die zeitliche Entwicklung der Vegetation wurde einerseits im Vergleich zur Situation im Jahre 1941 und anderseits im Vergleich zu jener im Jahre 1921 dargestellt (Abb. 2). Beide Darstellungen entsprechen nicht genau der Realität. Wählt man 1941 als Beginn der Zeitreihe, wird vernachlässigt, daß sich die Vegetation auf der Wiese in der Zeit seit Nationalparkgründung schon verändert haben könnte, was der Vergleich mit den beiden Aufnahmen von 1921 und 1927 auch zu bestätigen scheint (Abb. 2). 1921 und 1927 wurde aber nur eine Dauerfläche aufgenommen, welche nicht unbedingt für den ganzen Weidebereich repräsentativ sein muß. Trotzdem gilt: Seit 1941 bzw. 1953 ist eine gerichtete zeitliche Entwicklung auf der untersuchten Wiese nachweisbar, weil die zeitlichen Ähnlichkeitskurven in dieser Periode unter die räumliche Ähnlichkeitkurve fallen, die räumliche Homogenität auf der Wiese demzufolge größer ist als die zeitliche.

Externe Referenzflächen: Fuzzy-Ordination

In der Fuzzy-Ordination (Abb. 3) wird der Zugehörigkeitsgrad einer Vegetationsaufnahme zu zwei im voraus bestimmten Vegetationstypen berechnet. Schon die Vegetationsaufnahme von 1941 hat nur noch einen Zugehörigkeitsgrad von unter 0,5 zur Goldhaferwiese, die durch die Aufnahme von 1921 repräsentiert wird. Der Zugehörigkeitsgrad zur Referenzaufnahme aus der Rotschwingelweide von Plan Minger ist allerdings noch geringer. Bereits die Aufnahme von 1947 hat kaum mehr Gemeinsamkeiten mit der Goldhaferwiese von 1921, dafür schon deutliche mit der Aufnahme aus der Rotschwingelweide, wie auch alle späteren Aufnahmen. Zwischen 1941 und 1947 erfolgte also der definitive Übergang von der ursprünglichen Goldhaferwiese zur heute noch bestehenden Rotschwingelweide. Wie im Fall des lokalen Referenzsystems (Abb. 2) deutet sich auch bei der Fuzzy-Ordination (Abb. 3) seit 1988

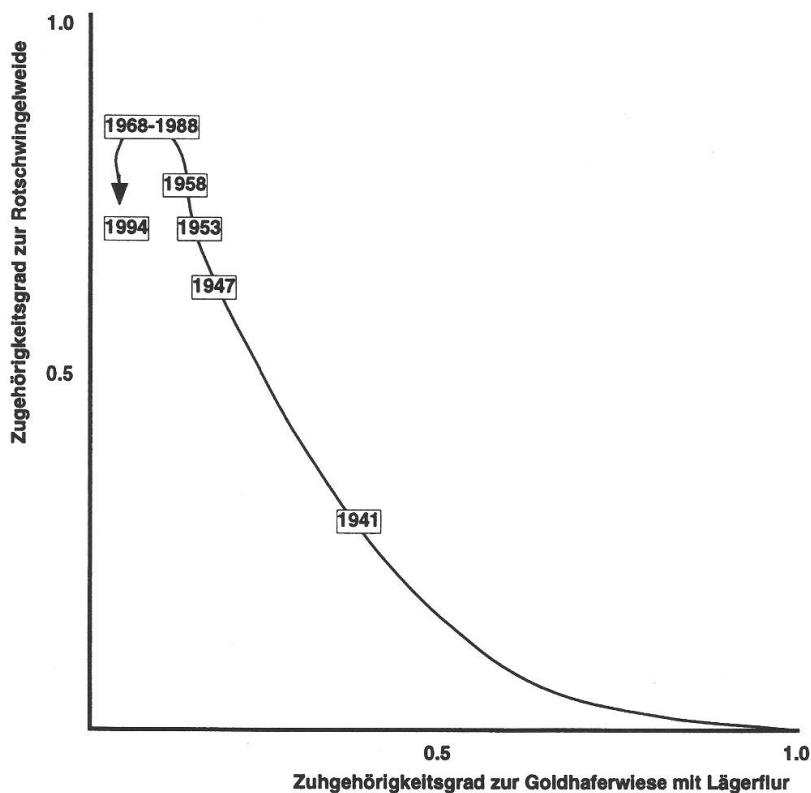


Abb. 3. Externe Referenzflächen: Fuzzy-Ordination. Entwicklung der Vegetation in den sechs Dauerbeobachtungsflächen Tr1-Tr6 von 1941 bis 1994. Als Referenz für den Ausgangszustand wurde eine Aufnahme aus einer Goldhaferwiese mit Lägerflurelementen gewählt (Fläche Tr6 von 1921 (Braun-Blanquet 1931)), als Referenz für den Zielzustand eine Aufnahme aus einer intensiv vom Wild beästen Rotschwingelweide (Fläche Mi15 von 1959 (Stüssi unveröff.)).

ein neuer Sukzessionsschub nach einer längeren stabilen Phase an. Der Zugehörigkeitsgrad der Aufnahme von 1994 zur Referenzfläche aus der Rotschwingelweide ist kleiner als in den Jahren von 1958 bis 1988. Gleichzeitig ist eine weitere Abnahme des Zugehörigkeitsgrades zur ursprünglichen Goldhaferwiese feststellbar. Es scheint sich die Entwicklung zu einem neuen, dritten Vegetationstyp anzubahnen.

Regionales Referenzsystem: Regional gültige Vegetationseinheiten

Die Bildung regional gültiger Vegetationseinheiten erfolgte mit Hilfe multivariater Methoden. Die Klassifikation von insgesamt 237 Vegetationsaufnahmen ergab 7 statistisch unterscheidbare Hauptvegetationstypen mit den 7 Hauptartengruppen „Festuca“ (*Festuca rubra*), „Trisetum“ (*Trisetum flavescens*), „Nardus“ (*Nardus stricta*), „Aconitum“ (*Aconitum napellus*), „Erica“ (*Erica carnea*), „Vaccinium“ (*Vaccinium myrtillus*) und „Carex“ (*Carex sempervirens*, Tab. 1). Bei dieser Gliederung in 7 Hauptvegetationseinheiten ist jede Einheit durch mehr als 20 Aufnahmen belegt. Jede der 7 Einheiten umfaßt Aufnahmen aus allen Teilen des Parks und aus dem gesamten Beobachtungszeitraum. Diese primär gebildeten Haupteinheiten bzw. Hauptartengruppen können weiter gegliedert werden. Die Hauptgruppe „Aconitum“ kann beispielsweise in 2 Untergruppen (Tab. 1) und die Hauptgruppe „Carex“ in 3 Untergruppen gegliedert werden. Auch diese Untergruppen sind auf Grund ihrer Ähn-

Tab. 1. Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Arten in 7 Haupteinheiten des regionalen Referenzsystems „Nationalpark 1917–1996“ (Fettdruck). Mögliche Bildung von Untereinheiten in der „Aconitum“- und der „Carex“-Hauptgruppe (Normaldruck). Dominante Art = namensgebende Art *Festuca* = *F. rubra*, *Trisetum* = *T. flavescens*, *Nardus* = *N. stricta*, *Aconitum* = *A. napellus*, *Deschampsia* = *D. caespitosa*, *Erica* = *E. carnea*, *Vaccinium* = *V. myrtillus*, *Carex* = *C. sempervirens*, *Elyna* = *E. myosuroides*, *Poa* = *P. annua*.

| Hauptteilinheiten | | Festuca | Trisetum | Nardus | Aconitum | Erica | | Vaccinium | | Carex | |
|---------------------------|------|---------|----------|--------|----------|-------------|----------|-----------|-----------|-------|-------|
| Untereinheiten | | Festuca | Trisetum | Nardus | | Deschampsia | Aconitum | Erica | Vaccinium | Elyna | Carex |
| Achillea millefolium | 0.48 | 0.43 | 0.03 | 0.05 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0.01 | 0 | 0.01 |
| Aconitum napellus | 0 | 0 | 0 | 1 | 0.13 | 0.87 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Adenostyles glabra | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Agropyron caninum | 0 | 0 | 0 | 1 | 0.5 | 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Agrostis alpina | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Agrostis rupestris | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Agrostis tenuis | 0.79 | 0.11 | 0.09 | 0.01 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Aluga pyramidalis | 0 | 0 | 0.71 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.29 | 0 | 0.29 |
| Alchemilla alpina | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Alchemilla vulgaris | 0.05 | 0.51 | 0 | 0.4 | 0.19 | 0.21 | 0 | 0 | 0.04 | 0.01 | 0.02 |
| Antennaria carpatica | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Antennaria dioeca | 0 | 0 | 0.16 | 0 | 0 | 0 | 0.01 | 0.03 | 0.8 | 0 | 0.8 |
| Anthoxanthum odoratum | 0.07 | 0.06 | 0.8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.07 | 0 | 0.07 |
| Anthyllis alpestris | 0 | 0 | 0.03 | 0.01 | 0.01 | 0 | 0.04 | 0 | 0.92 | 0 | 0.92 |
| Arabis alpina | 0 | 0 | 0 | 1 | 0.5 | 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Arabis corymbiflora | 0.08 | 0.9 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.01 | 0 | 0.01 |
| Arabis pumila | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Arenaria ciliata | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Arenaria serpyllifolia | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Arnica montana | 0 | 0 | 0.58 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Aster alpinus | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.42 | 0 | 0.42 |
| Bartsia alpina | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| Bellidium michelii | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.61 | 0 | 0.39 | 0 | 0.39 |
| Bellis perennis | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.14 | 0.15 | 0.71 | 0 | 0.71 |
| Biscutella levigata | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Botrychium lunaria | 0.4 | 0.31 | 0.11 | 0.01 | 0.01 | 0 | 0.02 | 0.15 | 0.14 | 0.01 | 0 |
| Briza media | 0.61 | 0.27 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.09 | 0 | 0.09 | 0 |
| Calamagrostis varia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Calamagrostis villosa | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0.97 | 0 | 0 | 0 |
| Calluna vulgaris | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.97 | 0 | 0 | 0 |
| Campanula barbata | 0 | 0 | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0.1 | 0.86 | 0 | 0.86 | 0 |
| Campanula cochleariifolia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.97 | 0 | 0.03 | 0 | 0.03 |
| Campanula rapunculoides | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Campanula rotundifolia | 0.13 | 0.24 | 0.13 | 0.04 | 0.02 | 0.02 | 0 | 0.02 | 0.44 | 0.28 | 0.16 |
| Carduus defloratus | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.91 | 0 | 0.06 | 0 | 0.06 |
| Carex alba | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Carex atrata | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |

| | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Carex capillaris</i> | 0.02 | 0.07 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.9 | 0.77 | 0.13 | 0 |
| <i>Carex curvula</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Carex ferruginea</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.99 | 0.01 | 0.01 | 0 |
| <i>Carex firma</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Carex flacca</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Carex humilis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.86 | 0 | 0.14 | 0 |
| <i>Carex ornithopoda</i> | 0 | 0 | 0.02 | 0 | 0 | 0 | 0.27 | 0.23 | 0.48 | 0.48 | 0 |
| <i>Carex pallens</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Carex parviflora</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Carex rupestris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Carex sempervirens</i> | 0 | 0 | 0.13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.87 | 0.01 | 0.86 |
| <i>Carex vernia</i> | 0.4 | 0.05 | 0.07 | 0 | 0 | 0.09 | 0 | 0.39 | 0.06 | 0.33 | 0 |
| <i>Carlina acaulis</i> | 0.03 | 0.21 | 0.06 | 0 | 0 | 0.3 | 0 | 0.4 | 0 | 0.4 | 0 |
| <i>Carum carvi</i> | 0.03 | 0.97 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Centaurea scabiosa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.99 | 0 | 0.01 | 0 | 0.01 |
| <i>Cerastium arvense</i> | 0.22 | 0.42 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.36 | 0 | 0.36 |
| <i>Cerastium caespitosum</i> | 0.47 | 0.41 | 0.08 | 0.01 | 0.01 | 0 | 0 | 0.03 | 0.01 | 0.01 | 0.01 |
| <i>Chenopodium bonus-henricus</i> | 0 | 0.35 | 0 | 0.65 | 0 | 0.65 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chrysanthemum alpinum</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chrysanthemum leucanthemum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.84 | 0.03 | 0.13 | 0 | 0.13 |
| <i>Chrysosplenium alternifolium</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Cirsium acaule</i> | 0.44 | 0.17 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0.28 | 0 | 0.28 |
| <i>Cirsium spinosissimum</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 0.5 | 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coeloglossum viride</i> | 0 | 0.31 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.08 | 0 | 0.61 | 0 | 0.61 |
| <i>Coronilla vaginalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crepis alpestris</i> | 0 | 0.55 | 0.2 | 0 | 0 | 0 | 0.52 | 0 | 0.48 | 0 | 0.48 |
| <i>Crepis aurea</i> | 0.04 | 0.55 | 0.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.21 | 0 | 0.21 | 0 |
| <i>Crepis laciniata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Crocus albiflorus</i> | 0 | 0.69 | 0.13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.18 | 0 | 0.18 | 0 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 0.39 | 0.01 | 0 | 0.6 | 0 | 0.6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Daphne striata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.6 | 0 | 0.4 | 0.4 | 0 |
| <i>Deschampsia caespitosa</i> | 0.04 | 0.01 | 0 | 0.95 | 0.92 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Deschampsia flexuosa</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.01 | 0.98 | 0.01 | 0 | 0.01 |
| <i>Draba aizoides</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.02 | 0 | 0.98 | 0 | 0.98 |
| <i>Dryas octopetala</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.09 | 0 | 0.91 | 0.08 | 0.83 |
| <i>Elyna myosuroides</i> | 0 | 0 | 0.02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.98 | 0.91 | 0.07 |
| <i>Empetrum hermaphroditum</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.97 | 0.03 | 0 | 0.03 | 0 |
| <i>Epilobium alpestre</i> | 0 | 0 | 1 | 0.5 | 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Erica carnea</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.9 | 0.08 | 0.02 | 0 | 0.02 |
| <i>Erigeron alpinus</i> | 0.05 | 0.15 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.75 | 0 | 0.75 | 0 |
| <i>Erigeron uniflorus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Euphorbia cyparissias</i> | 0.1 | 0 | 0 | 0.04 | 0.02 | 0.02 | 0.86 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Euphrasia minima</i> | 0 | 0 | 0.39 | 0.04 | 0.02 | 0.02 | 0.55 | 0 | 0.1 | 0.45 | 0 |
| <i>Euphrasia montana</i> | 0.02 | 0.68 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.3 | 0 | 0.3 | 0 |
| <i>Euphrasia rostkoviana</i> | 0.2 | 0.05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.75 | 0 | 0.75 | 0 |

| Haupt- Untereinheiten | | Festuca | Trisetum | Nardus | Aconitum | Deschampsia | Aconitum | Erica | Vaccinium | Carex | Elyna | Carex | Poa |
|--------------------------|------|---------|----------|--------|----------|-------------|----------|-------|-----------|-------|-------|-------|------|
| Polygala alpestris | | 0.07 | 0.13 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0 | 0.75 | 0 | 0.75 | 0 |
| Polygala amarella | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Polygala chamaebuxus | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.89 | 0.01 | 0.1 | 0 | 0.1 | 0 |
| Polygonum viviparum | 0 | 0.22 | 0.26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0.49 | 0.45 | 0.04 | 0 |
| Potentilla anserina | 0.4 | 0 | 0 | 0.6 | 0.6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Potentilla aurea | 0.03 | 0 | 0.86 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.08 | 0.03 | 0 | 0.03 | 0 | 0 |
| Potentilla crantzii | 0.11 | 0.23 | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.62 | 0.57 | 0.05 | 0 | 0 |
| Potentilla dubia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Potentilla erecta | 0 | 0.65 | 0.35 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Primula farinosa | 0 | 0 | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.93 | 0 | 0.93 | 0 |
| Prunella vulgaris | 0.46 | 0.33 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.2 | 0 | 0.2 | 0 | 0 |
| Pulsatilla sulphurea | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pulsatilla vernalis | 0 | 0 | 0.02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.02 | 0 | 0.96 | 0 | 0.96 | 0 |
| Pyrola minor | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| Pyrola rotundifolia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.93 | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pyrola secunda | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.88 | 0.12 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pyrola uniflora | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.97 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ranunculus acer | 0.44 | 0.4 | 0.01 | 0.12 | 0.12 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 0.03 |
| Ranunculus alpestris | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0.49 | 0.51 | 0 |
| Ranunculus montanus | 0 | 0.22 | 0.08 | 0.09 | 0.09 | 0 | 0.02 | 0.05 | 0.54 | 0.01 | 0.42 | 0.11 | 0 |
| Ranunculus repens | 0.1 | 0.09 | 0 | 0.81 | 0 | 0.81 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Rhododendron ferrugineum | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.27 | 0.7 | 0.03 | 0 | 0.03 | 0 | 0 |
| Rhododendron hirsutum | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Rosa pendulina | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Rubus saxatilis | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Rumex acetosa | 0 | 0.03 | 0 | 0.97 | 0.62 | 0.35 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Rumex alpinus | 0 | 0 | 0 | 1 | 0.04 | 0.96 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Sagina linnaei | 0.31 | 0.57 | 0 | 0.01 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 0.11 | 0 | 0 | 0.11 | 0 |
| Salix arbutifolia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Salix herbacea | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Salix reticulata | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Salix retusa | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Salix serpyllifolia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Saponaria ocymoides | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Saussurea alpina | 0 | 0 | 0.1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Saxifraga alzoides | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.9 | 0.9 | 0 | 0 |
| Saxifraga caesia | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | 0.94 | 0 | 0.94 | 0 |
| Scabiosa columbaria | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Sedum atratum | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Selaginella selaginoides | 0 | 0 | 0.33 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0.64 | 0.22 | 0.42 | 0 |
| Senecio abrotanifolius | 0.59 | 0.02 | 0.15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.14 | 0 | 0.1 | 0 | 0.1 | 0 |
| Senecio doronicum | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.89 | 0 | 0.11 | 0 | 0.11 | 0 |

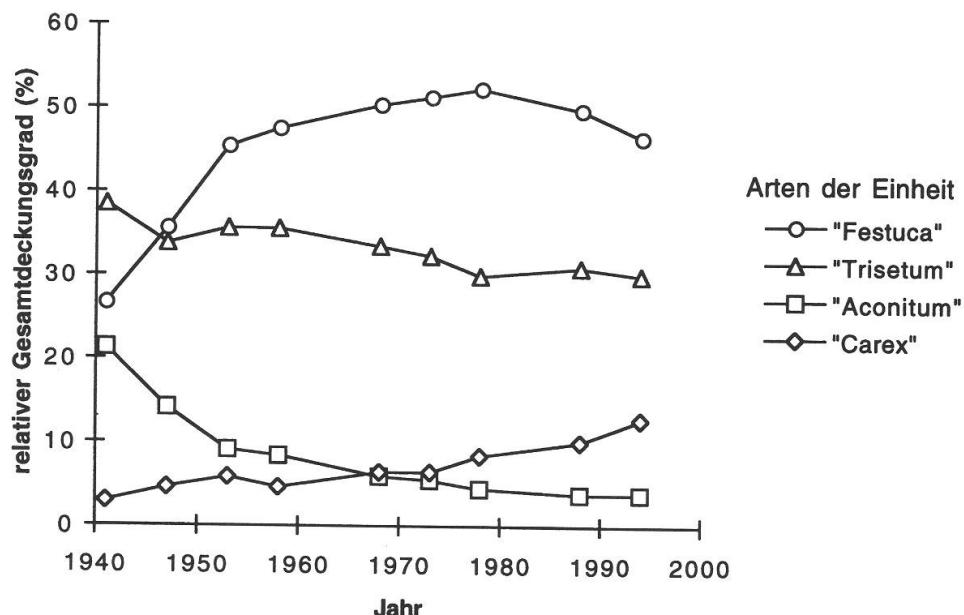


Abb. 4. Regionales Referenzsystem mit Wahrscheinlichkeitsmodell. Zeitliche Entwicklung der Gesamtdeckungsgrade der Flächen Tr1–Tr6 zwischen 1941 und 1994 nach Zuordnung zu vier verschiedenen Einheiten des regionalen Referenzsystems „Nationalpark 1917–1996“. Die Zuordnung der Arten zu den Einheiten „Festuca“, „Trisetum“, „Aconitum“ und „Carex“ erfolgte auf Grund ihrer Auftretenswahrscheinlichkeit in den verschiedenen Einheiten.

lichkeitsverhältnisse deutlich voneinander getrennt. Die Wahrscheinlichkeit, mit der jede Art in einer bestimmten Untergruppe auftritt, wurde jedoch nicht über alle 10 Untergruppen neu berechnet, sondern nur innerhalb der jeweiligen Hauptgruppe auf die entsprechenden Untergruppen aufgeteilt. Die Auftretenswahrscheinlichkeit der Arten in den Hauptgruppen bleibt deshalb gültig. Ob die feinere Unterteilung sinnvoll ist, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen, da der verwendete Datensatz mit den Flächen Tr1–Tr6 dazu keine Antwort liefern kann. Einige der Untereinheiten sind außerdem nur noch durch wenige Aufnahmen belegt, die „Poa“-Einheit (Tab. 1) z.B. nur durch fünf, womit die natürliche Variabilität dieser Einheit im Vergleich zu den anderen Einheiten schlecht dokumentiert ist.

Die Berechnung der Auftretenswahrscheinlichkeit für jede Art in jeder Vegetationseinheit wurde auf Grund der Produkttabelle (Produkt aus Stetigkeit und mittlerer Deckung, Tab. 1) berechnet. *Achillea millefolium* gehört beispielsweise nicht ausschließlich zur „Festuca“-Gruppe, sondern nur mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,48. Mit 0,43 ist die Wahrscheinlichkeit, daß *A. millefolium* zur „Trisetum“-Gruppe gehört, kaum geringer, und sie kann auch, zwar deutlich weniger wahrscheinlich, in der „Nardus“-, „Aconitum“- bzw. „Deschampsia“- und „Carex“-Einheit auftreten (Tab. 1). Abb. 4 zeigt die Entwicklung der Vegetation in den Dauerflächen Tr1–Tr6 von 1941 bis 1994 in bezug zu den oben erwähnten 7 regional definierten Vegetationstypen. Etwa 1947 erfolgt der Übergang von der Vegetationseinheit „Trisetum“ zur Einheit „Festuca“. Bis ca. 1978 nimmt die Übereinstimmung mit der „Festuca“-Einheit ständig zu, anschließend tendenziell wieder ab. Abb. 5 zeigt deutlich, wie sich die Sukzession weiter entwickeln dürfte. Parallel zur Abnahme der Rotschwingelweide- und Goldhaferwiesenarten verstärken die Arten der „Carex“-Einheit ihre Präsenz. Die Interpretation der Fuzzy-Ordination (Abb. 3) wird bestätigt: Die Rotschwingelweide ent-

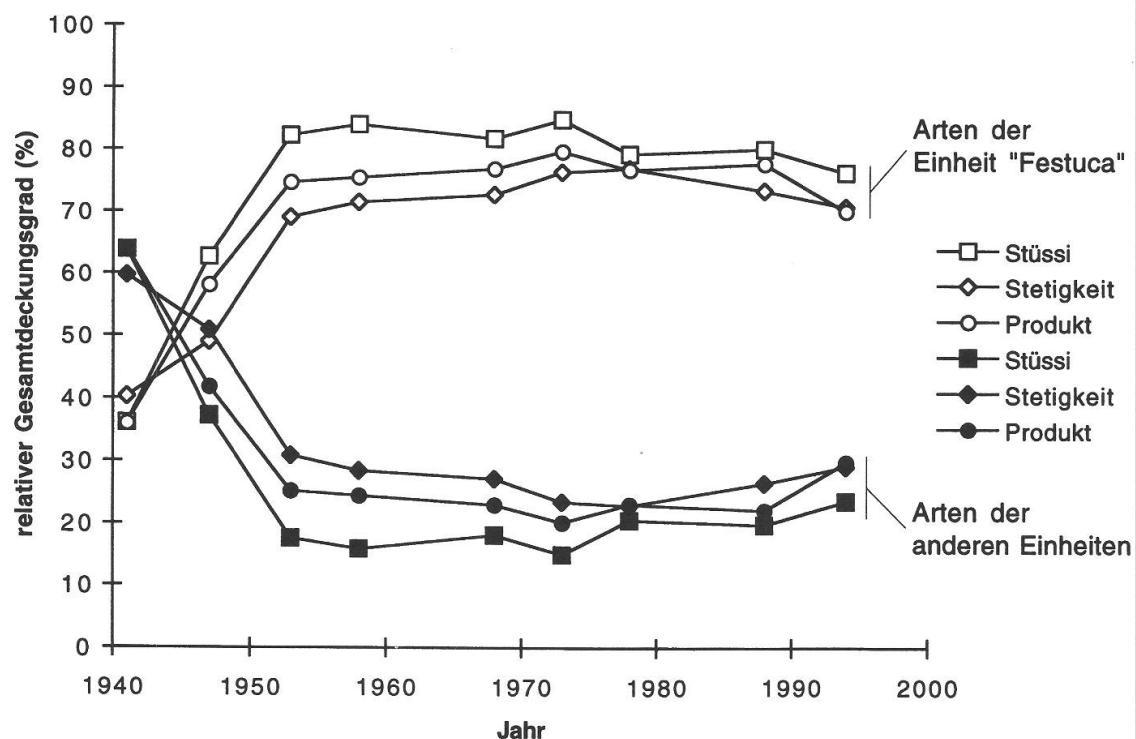


Abb. 5. Externes Experten-Referenzsystem vs. regionales Referenzsystem. Zeitliche Entwicklung des Gesamtdeckungsgrades aller der Einheit „Festuca“ zugeordneten Arten im Vergleich zur Entwicklung des Gesamtdeckungsgrades aller übrigen Arten in den sechs Dauerbeobachtungsflächen Tr1–Tr6 von 1941 bis 1994. Die Zuordnung der Arten erfolgte nach dem Experten-Referenzsystem von Stüssi (1970) und nach dem regional definierten Referenzsystem „Nationalpark 1917–1996“, wobei einerseits die Stetigkeit und andererseits das Produkt aus Stetigkeit und mittlerem Deckungsgrad als Zuordnungskriterium verwendet wurde.

wickelt sich nicht etwa zurück zu einer Goldhaferwiese, sondern die Sukzession schreitet weiter voran in Richtung eines durch die Immergrüne Segge (*Carex sempervirens*) beherrschten Bestandes.

In Abb. 5 werden drei verschiedene Zuordnungsvarianten miteinander verglichen. Die auf Grund langjähriger Erfahrung im Untersuchungsgebiet gebildeten Artengruppen von Stüssi (1970) werden als Experten-Referenzsystem dem auf dem Gesamtdatensatz basierenden regionalen Referenzsystem „Nationalpark 1917–1996“ gegenübergestellt. Da Stüssi (1970) in seinem Experten-Referenzsystem jede Art eindeutig einer Vegetationseinheit zugeordnet hat, wird auch im regionalen Referenzsystem nicht mit Auftretenswahrscheinlichkeiten gerechnet, sondern es erfolgt ebenfalls eine eindeutige Zuordnung der Arten. Zwei Zuordnungsmöglichkeiten des regionalen Referenzsystems werden verwendet: die Zuordnung der Arten zu den 7 Vegetationseinheiten auf Grund der höchsten Stetigkeit und auf Grund des höchsten Produktwertes aus Stetigkeit und mittlerer Deckung. Ein Vergleich zwischen den drei Varianten zeigt, daß im einzelnen beträchtliche Unterschiede in der Zuordnung bestehen. Auf Grund des Produktes aus Stetigkeit und mittlerer Deckung werden beispielsweise 20 Arten als charakteristisch für Rotschwingelweiden („Festuca“-Gruppe) ausgewiesen (Tab. 2). In der Stetentabelle sind bloß 18 Arten den Rotschwingelweiden zugeordnet, wobei 10 Arten (36 %) beiden Tabellen gemeinsam sind. Stüssi (1970) gab 37 Arten als typische Rotschwingelweidearten an (Tab. 2), wobei aber nur 14 Arten mit der Produkttabelle über-

Tab. 2. Typische Arten der Vegetationseinheit „Festuca“ im Schweizerischen Nationalpark. Vergleich des mit statistischen Methoden erstellten, regional gültigen Referenzsystems „Nationalpark 1917-1996“ mit der von Stüssi (1970) gutachtlich erstellten Liste. Im regional gültigen Referenzsystem wurden all jene Arten der Einheit „Festuca“ zugeordnet, bei welchen das Produkt aus Stetigkeit und mittlerer Deckung in dieser Einheit am größten war. Vergleich der Produkttabelle mit Angaben von Stüssi (1970). Bei Arten, die nur in der Einheit von Stüssi (1970) vorkommen, ist angegeben, zu welchen Einheiten sie gemäß dem regional definierten Referenzsystem gehören: Ac = „Aconitum“, Ca = „Carex“, Er = „Erica“, Na = „Nardus“, Tr = „Triisetum“.

| Arten der Vegetationseinheit "Festuca" | | |
|--|-------------------------------------|---------------------------------|
| Gemeinsame Arten | Nur bei Stüssi | Nur in Produkttabelle |
| <i>Achillea millefolium</i> | <i>Alchemilla xanthochlora</i> (Tr) | <i>Carex verna</i> |
| <i>Agrostis tenuis</i> | <i>Anthoxanthum odoratum</i> (Na) | <i>Helictotrichon pubescens</i> |
| <i>Arabis pumila</i> | <i>Anthyllis alpestris</i> (Ca) | <i>Hieracium pilosella</i> |
| <i>Botrychium lunaria</i> | <i>Campanula rotundifolia</i> (Ca) | <i>Phleum pratense</i> |
| <i>Briza media</i> | <i>Carum carvi</i> (Tr) | <i>Plantago media</i> |
| <i>Carex panicea</i> | <i>Cerastium arvense</i> (Tr) | <i>Trichophorum pumilum</i> |
| <i>Cerastium caespitosum</i> | <i>Galium pusillum</i> (Tr) | |
| <i>Cirsium acaule</i> | <i>Gentiana campestris</i> (Ca) | |
| <i>Festuca rubra</i> | <i>Gentiana nivalis</i> (Ca) | |
| <i>Gentiana ciliata</i> | <i>Gentiana verna</i> (Ca) | |
| <i>Leontodon autumnalis</i> | <i>Leontodon hispidus</i> (Na) | |
| <i>Prunella vulgaris</i> | <i>Lotus corniculatus</i> (Er) | |
| <i>Ranunculus acer</i> | <i>Myosotis silvatica</i> (Ac) | |
| <i>Senecio abrotanifolius</i> | <i>Poa alpina</i> (Ca) | |
| | <i>Potentilla crantzii</i> (Ca) | |
| | <i>Sagina linnaei</i> (Tr) | |
| | <i>Taraxacum officinale</i> (Tr) | |
| | <i>Trifolium badium</i> (Ca) | |
| | <i>Trifolium montanum</i> (Tr) | |
| | <i>Trifolium repens</i> (Tr) | |
| | <i>Trifolium thalii</i> (Tr) | |
| | <i>Veronica chamaedrys</i> (Tr) | |
| | <i>Veronica serpyllifolia</i> (Tr) | |

einstimmen (35 %). Die anderen 23 Arten werden in der Produkttabelle nicht der „Festuca“-Einheit zugeordnet. 11 Arten fallen in die Einheiten „Triisetum“ (Tr, Tab. 1), 8 Arten zu „Carex“ (Ca), 2 zu „Nardus“ (Na) und je eine Art zu den einheiten „Erica“ (Er) bzw. „Aconitum“ (Ac).

Überraschenderweise haben diese Unterschiede praktisch keinen Einfluß auf das Analyse-Ergebnis (Abb. 5): In allen Fällen übernimmt die Fraktion der Rotschwingelweide-Arten zwischen 1944 und 1947 mit einer relativen Deckung von über 50% die Dominanz. Grund für diese Stabilität ist, daß die aspektbestimmenden, hochsteten und deckungssstarken Arten *Festuca rubra*, *Briza media*, *Agrostis tenuis* oder *Achillea millefolium* unabhängig von der gewählten Zuordnungsmethode immer in die Rotschwingelgruppe fallen (Tab. 2).

4. Diskussion

Die Auswertung und Interpretation von Zeitreihenuntersuchungen in der Vegetationskunde ist in vielen Fällen mit Schwierigkeiten verbunden, weil statistisch verwertbare Datensätze fehlen. Datenintern oder datenextern definierte Referenzsysteme können in diesen

Fällen helfen, die in den Datensätzen vorhandenen Informationen trotzdem zu analysieren und zu interpretieren. Wir schlagen ein Referenzsystem vor, welches die räumliche und zeitliche Variabilität im interessierenden Raum-Zeit-Fenster abdeckt (regionales Referenzsystem). Aus vegetationskundlichen Zeitreihen aus dem Schweizerischen Nationalpark wurde ein für diese Region und den Zeitraum 1917–1996 gültiges Referenzsystem „Nationalpark 1917–1996“ entwickelt. Die Eignung dieses regionalen Referenzsystems wurde in einem Methodenvergleich geprüft. Als Vergleich dienten ein lokales Referenzsystem, externe Referenzflächen und ein Experten-Referenzsystem.

Die miteinander verglichenen Methoden führten alle zum selben Ergebnis: Zwischen 1921 und heute hat sich die Vegetation im zentralen Teil der Alp Stabelchod deutlich verändert. Die ehemaligen Goldhaferwiesen und Lägerfluren sind in einem Sukzessionsprozeß zu Rotschwingelweiden geworden. Der Übergang vom einen Vegetationstyp zum anderen fand zwischen den Jahren 1941 und 1953 statt. Mit großer Wahrscheinlichkeit erfolgte die Ablösung im engen Zeitraum von 1944 bis 1947, was dem Ergebnis der Analysen aller Varianten des regionalen Referenzsystems entspricht, dem Ergebnis des Experten-Referenzsystems und dem mit externen Referenzflächen (Fuzzy-Ordination) und in der Mitte der durch das lokale Referenzsystem (Hauptkomponentenanalyse) erhaltenen Zeitspanne von 1941–1953 liegt. Diese allerdings kleinen Abweichungen sind einfach erklärbar. Das lokale Referenzsystem enthält am wenigsten Information. Gearbeitet werden kann nur mit der Information, die in den Aufnahmen der neun Zeitschritte von 1941 bis 1994 enthalten ist. Werden zusätzlich die Einzelaufnahmen von 1921 und 1927 einbezogen, wächst der Informationsgehalt bereits beträchtlich: Die ursprüngliche Ausgangslage kurz nach Nationalparkgründung und die Entwicklung der Vegetation bis in die vierziger Jahre ist in der Analyse zusätzlich enthalten, wenn auch nicht statistisch abgesichert. Nochmals mehr Information steht bei der Fuzzy-Ordination zur Verfügung. Nicht nur die Ausgangslage, d.h. der Blick in die Vergangenheit, sondern auch derjenige in eine mögliche Zukunft, sind je in Form einer subjektiv ausgewählten Referenzaufnahme verfügbar. Bei der technisch möglichen Verwendung von je zwei Gruppen von Referenzaufnahmen anstelle von zwei Einzelaufnahmen, wäre auch die Variabilität der Ausgangs- und Zielvegetation im Datensatz integriert.

Auf die weitaus größte Informationsmenge stützt sich das vorgeschlagene regionale Referenzsystem. Daten über die räumliche Variabilität von verschiedenen Vegetationstypen sind integriert, weil die Dauerbeobachtungsflächen im ganzen Park verteilt sind, Daten über die zeitliche Variabilität, weil auf jeder Dauerbeobachtungsfläche im Laufe der Jahre mehrere Aufnahmen gemacht worden sind. Obwohl diese Vegetationsaufnahmen nicht mit dem Ziel erhoben worden sind, eine möglichst vollständige Übersicht über die im Park vorhandenen Vegetationstypen zu erstellen, sondern um z.B. die Wiederbewaldung der subalpinen Weiden zu dokumentieren (Braun-Blanquet 1931), eignen sich die abgeleiteten Vegetationseinheiten sehr gut für die Auswertung und Interpretation von Zeitreihendaten. Das zeigt der Vergleich mit den Artengruppen von Stüssi (1970), die nicht primär aufgrund der Vegetationsaufnahmen zustande kamen, sondern vor allem auf Grund von jahrelangen Felderfahrungen. Obwohl teilweise beträchtliche Abweichungen zu den mathematisch ermittelten Artengruppen vorkommen, zeigt die konkrete Anwendung eine verblüffende Übereinstimmung nicht nur im direkten Vergleich, sondern auch im Vergleich mit den anderen Ansätzen (Hauptkomponentenanalyse, Fuzzy-Ordination). Obwohl die zur Verfügung stehende Datenbasis keinesfalls einer zufälligen Stichprobe entspricht, können mit Hilfe des regionalen Referenzsystems Veränderungen auf einzelnen Dauerbeobachtungsflächen exakt datiert und sinnvoll interpretiert werden. Das Hauptproblem der im Schweizerischen Nationalpark verfügbaren Datenbasis liegt in der erheblichen Redundanz, weil auffällige, stark beäste subalpine Weideflächen überrepräsentiert sind. Dem wurde in der Analyse damit begegnet, daß neben der klassischen

Ausreißeranalyse (Wildi 1989) auch extrem ähnliche Aufnahmen vor der Analyse aus dem Datensatz entfernt wurden.

Wenn Vegetationseinheiten oder Pflanzengesellschaften als mehr oder weniger zufällig gewählte Fixpunkte in einem kontinuierlichen System verstanden werden (z.B. Gleason 1926), ist es wenig sinnvoll, eine bestimmte Vegetationsaufnahme oder eine bestimmte Art ausschließlich einer einzigen, abstrakten Vegetationseinheit zuzuordnen. Jede Aufnahme oder Art hat nur einen bestimmten Zugehörigkeitsgrad zu einer Einheit (Feoli und Zuccarello 1994), bzw. tritt mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit in einer bestimmten Gesellschaft auf. Eine ausschließliche Zuordnung von Arten zu Vegetationseinheiten würde demzufolge die Realität schlecht wiedergeben. Wir ziehen deshalb die Verwendung von Wahrscheinlichkeitsmodellen vor, in denen die meisten Aufnahmen mehreren Vegetationseinheiten und die meisten Arten mehreren Artengruppen angehören.

Seltene und/oder wenig verbreitete Arten werden mit Vegetationsaufnahmen auch selten erfaßt. Bei einer technischen Lösung werden sie trotzdem rein numerisch einer bestimmten Artengruppe zugeordnet, obwohl die Datenbasis dafür eigentlich ungenügend ist. Hier wäre für eine zuverlässige Zuordnung weiteres Aufnahmematerial nötig. Im allgemeinen ist es daher sinnvoller, Arten mit geringer Stetigkeit bzw. sehr kleiner mittlerer Deckung wegzulassen, d.h. keiner Artengruppe zuzuordnen. Das Analyseergebnis wird dadurch praktisch nicht beeinflußt.

Die Untersuchung zeigt, daß für die Zeitreihenanalyse ein statistisches Verfahren, das aus Gründen der Nachvollziehbarkeit und der Absicherung vorteilhafter ist, zu den gleichen Schlüssen führt wie die traditionelleren Verfahren (Ordination, expertenmäßig festgelegte pflanzensoziologische Artengruppen). Entscheidend für die Untersuchung von Sukzessionsprozessen sind offenbar weniger seltene Arten, aber vielmehr häufige und weit verbreitete Arten, die aspektbestimmend auftreten können. Diese Arten werden bereits mit relativ wenigen Vegetationsaufnahmen gut erfaßt und fallen auch bei nur oberflächlicher Tätigkeit in einem Gebiet rasch auf. Es ist deshalb wenig überraschend, daß die entscheidenden Arten bei allen getesteten Verfahren übereinstimmen. Für andere Fragestellungen, z.B. naturschützerische Art – Stichworte Biodiversität, Artenschutz – muß dies allerdings nicht gelten. In diesen Fällen kann gerade die Kenntnis über Verbreitung und Ansprüche von seltenen Arten von großer Bedeutung sein.

Falls Vegetationsaufnahmen in ungenügender Zahl vorhanden sind, so daß eine Klassifikation zu keinen befriedigenden Ergebnissen führt, ist auch der Aufbau eines Referenzsystems auf Grund von Literaturangaben möglich und sinnvoll, wie der Vergleich mit Stüssi (1970) beweist. Für den Schweizerischen Nationalpark könnte das Referenzsystem z.B. nach Angaben von Braun-Blanquet (1949a,b, 1950a,b) oder Zoller (1995) gebildet werden. Die meisten Arten, die z.B. in der Produktabelle der Lägerflur-Einheit „Aconitum“ zugeordnet wurden, sind in Braun-Blanquet (1949a) im Verband *Chenopodion subalpinum* als Verbands- oder Assoziationcharakterarten oder als wichtige Begleiter aufgelistet. Die Arten der „Trisetum“- und „Festuca“-Einheit der Produktabelle wären im Verband *Triseto-Polygonion bistortae* zu finden (Braun-Blanquet 1949b), jene der „Nardus“-Einheit im Verband *Caricion curvulae*, jene der „Carex“-Einheit im *Seslerion coeruleae* (Braun-Blanquet 1950a) und die Arten der „Erica“- und „Vaccinium“-Einheit im Verband *Pineto-Ericion* (Braun-Blanquet 1950b). Die Hauptvegetationseinheiten „Trisetum“ und „Festuca“ wären jedoch kaum im Sinne der Produktabelle zu trennen, und die Berechnung von Auftretenswahrscheinlichkeiten wäre nicht möglich. Die nahe Verwandtschaft zwischen den Goldhaferwiesen und den Rotschwingelweiden ist auch bei unserer Gliederung offensichtlich. Viele Arten sind gemäß Wahrscheinlichkeitstabelle sowohl in der einen wie der anderen Vegetationseinheit häufig anzutreffen, und selbst die namensgebende *Festuca rubra* hat in Goldhaferwiesen eine Auf-

retenswahrscheinlichkeit von 0,25, wie auch *Trisetum flavescens* in Rotschwingelweiden eine solche von 0,1.

Das von den Autoren vorgeschlagene, spezifisch für ein bestimmtes Raum-Zeit-Fenster definierte regionale Referenzsystem „Nationalpark 1917–1996“, scheint sich als einfache, elegante und auch statistischen Ansprüchen genügende Lösung für die Analyse und Interpretation von Zeitreihendaten aus singulären Dauerbeobachtungsflächen anzubieten. Zuverlässigkeit und Realitätsbezug werden weiter verbessert, wenn Vegetationseinheiten und Artengruppen des Referenzsystems auf Grund von Wahrscheinlichkeitsmodellen definiert werden, d.h. wenn man dabei berücksichtigt, daß die meisten Aufnahmen mehr als einer Vegetationseinheit und die meisten Arten mehr als einer Artengruppe zugeordnet werden können.

Zusammenfassung

In der Vegetationskunde lassen sich Daten aus Zeitreihenuntersuchungen in vielen Fällen statistisch nicht einwandfrei auswerten, weil die natürliche räumliche Variabilität der betreffenden Pflanzengemeinschaften nicht bekannt ist. In diesen Fällen muß versucht werden, mit intern oder extern definierten Referenzsystemen zu arbeiten.

In einem bestimmten geographischen Gebiet wird im allgemeinen eine größere Zahl von Dauerbeobachtungsflächen eingerichtet. In jeder Fläche wird die Vegetation außerdem in mehr oder weniger regelmäßigen Zeitabständen aufgenommen. Im betreffenden Raum-Zeit-Fenster ist die Vegetation also mit zahlreichen Aufnahmen gut dokumentiert. Diese Aufnahmen lassen sich mit multivariaten Analyseverfahren zu statistisch unterscheidbaren Vegetationseinheiten gruppieren. Jede Einheit ist durch die unterschiedliche Auftretenswahrscheinlichkeit der im Gebiet vorhandenen Arten definiert. Da jede Einheit mit mehreren Aufnahmen beschrieben wird, ist auch die natürliche Variabilität der einzelnen Einheiten bekannt. Die Vegetationseinheiten bilden demzufolge ein regional gültiges Referenzsystem, welches sowohl die zeitliche als auch die räumliche Variabilität enthält. Daten aus einer singulären Einzelfläche lassen sich nun auswerten und interpretieren, indem jede Aufnahme der Zeitreihe mit jeder der aus dem Gesamtdatensatz abgeleiteten Vegetationseinheiten verglichen wird. Wechselt im Laufe der Zeitreihe die Zugehörigkeitswahrscheinlichkeit von einer Referenzseinheit zu einer anderen, hat sich auch die Vegetation auf der Fläche markant verändert.

Das vorgeschlagene Verfahren eines regional gültigen Referenzsystems wurde an Dauerflächen-Daten aus dem Schweizerischen Nationalpark getestet und einerseits mit traditionellen pflanzensoziologischen Ansätzen verglichen (Experten-Referenzsystem), anderseits mit den Ergebnissen von bekannten multivariaten Methoden unter Verwendung von räumlichen Wiederholungen (lokales Referenzsystem) oder von subjektiv ausgewählten Referenzaufnahmen (externe Referenzflächen). Unabhängig von der gewählten Methode konnten Veränderungen in der Vegetation einwandfrei nachgewiesen und auch der Zeitpunkt der Veränderungen überraschend genau datiert werden.

Das vorgeschlagene regionale Referenzsystem bietet sich als einfache, auch statistischen Ansprüchen genügende Lösung für die Analyse und Interpretation von Zeitreihendaten aus singulären Dauerbeobachtungsflächen an. Besonders bei Verwendung von Wahrscheinlichkeitsmodellen dürfte damit eine realitätsbezogene Interpretation von Daten möglich sein.

Literatur

- Braun-Blanquet J. 1931. Vegetationsentwicklung im Schweizerischen Nationalpark. Ergebnisse der Untersuchungen von Dauerflächen. Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens N.F. 69: 3–82.
- Braun-Blanquet J. 1949a. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens (II). *Vegetatio* 1: 129–146.
- Braun-Blanquet J. 1949b. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens (III). *Vegetatio* 1: 285–316.
- Braun-Blanquet J. 1950a. Übersicht über die Pflanzengesellschaften Rätiens (IV). *Vegetatio* 2: 20–37.
- Braun-Blanquet J. 1950b. Übersicht über die Pflanzengesellschaften Rätiens (V). *Vegetatio* 2: 214–237.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Springer, Wien. 865 S.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 248 S.
- Feoli E., Zuccarello V. 1988. Syntaxonomy: A source of useful sets for environmental analysis? *Coenoses* 3: 141–147.
- Feoli E., Zuccarello V. 1994. Naiveté of fuzzy system spaces in vegetation dynamics? *Coenoses* 9: 25–32.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 52: 7–26.
- Grime J.P. 1979. Plant strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester. 222 S.
- Hess H., Landolt E., Hirzel R. 1967–72. Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.
- Krüsi B.O., Schütz M., Wildi O., Grämiger H. 1995. Huftiere, Vegetationsdynamik und botanische Vielfalt im Nationalpark. Ergebnisse von Langzeitbeobachtungen. *Cratschla* 3: 14–25.
- Krüsi B.O., Schütz M., Grämiger H., Achermann G. 1996. Was bedeuten Huftiere für den Lebensraum Nationalpark? Eine Studie zu Nahrungsangebot und Waldverjüngung. *Cratschla* 4: 51–64.
- Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich, 64: 1–208.
- Orlóci L. 1978. Multivariate analysis in vegetation research. Dr. W. Junk, The Hague. 451 S.
- Orlóci L., Orlóci M., 1984. Comparison of communities without the use of species: model and example. *Annali di Bot. (Roma)* 43: 275–285.
- Orlóci L., Anand M., He X. 1993. Markov chain: A realistic model for temporal coenosere? *Biom. Praxim.* 33: 7–26.
- Raunkiaer C. 1910. Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. *Beih. Botan. Cbl.* 27: 172–206.
- Roberts D.W. 1986. Ordination on the basis of fuzzy set Theory. *Vegetatio* 66: 123–131.
- Schröter C. 1926. Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 2. Aufl. Raustein, Zürich. 1288 S.
- Stüssi B. 1970. Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatsperiode 1939–1965. *Ergebn. Wissenschaftl. Untersuch. Schweiz. Nationalpark* 13: 385 S.
- Swaine M.D., Greig-Smith P. 1980. An application of principal components analysis to vegetation change in permanent plots. *J. Ecol.* 68: 33–41.
- Wagner H.H., Wildi O. 1997. Markov chains and vegetation monitoring. *Student* 2: 13–26.
- Wildi O. 1988. Linear trend in multi-species time series. *Vegetatio* 77: 51–56.
- Wildi O. 1989. A new numerical solution to traditional phytosociological tabular classification. *Vegetatio* 81: 95–106.
- Wildi O., Orlóci L. 1996. Numerical exploration of community patterns. A guide to use MULVA-5. SPB Acad. Publ., The Hague. 171 pp.
- Zoller H. 1995. Vegetationskarte des Schweizerischen Nationalparks, Erläuterungen. Nationalparkforschung Schweiz 85: 1–108.