

**Blattphysiognomie als Indikator für
Umweltparameter:
Eine Analyse rezenter und fossiler Floren**

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften

der Geowissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls Universität Tübingen

vorgelegt von
Christopher Traiser
aus
Darmstadt

2004

Tag der mündlichen Prüfung: 07.12.2004

Dekan: Prof. Klaus Nickel, Ph.D.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Volker Mosbrugger

2. Berichterstatter: PD Dr. Anita Roth-Nebelsick

Inhalt

Kurzfassung **III**

Abstract **IV**

1. Einleitung **1**

 1.1 Allgemeine Übersicht 1

 1.2 Vorangegangene blattphysiognomische Studien 2

 1.3 Analyse blattphysiognomischer Eigenschaften in der Vegetation 4

 1.4 Probleme und Fragestellungen 7

2. Angewandte Methoden **11**

 2.1 Struktur des Kalibrationsdatensatzes 11

 2.1.1 Floristische Daten 12

 2.1.2 Klimatologische Daten 17

 2.1.3 Ökologische Daten 17

 2.1.4 Zusammenstellung des Kalibrationsdatensatzes 18

 2.2 Transferfunktionen 20

 2.2.1 Lineare Regression 20

 2.2.2 Ordinationsverfahren 22

 2.3 Cluster-Analyse der blattphysiognomischen Daten 23

 2.3.1 Quantitative blattphysiognomische Zusammensetzung von Floren 23

 2.3.2 Qualitative blattphysiognomische Zusammensetzung von Floren 24

 2.4 Anwendung der Methoden auf fossile Blattfloren 25

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern **28**

 3.1 Verteilungsmuster der Artendiversität 28

 3.2 Verteilungsmuster blattphysiognomischer Parameter 28

 3.2.1 Blattgröße 30

 3.2.2 Blattlängen/-breiten Verhältnis 30

 3.2.3 Blätter mit spitzer Laminabasis 34

 3.2.4 Ganzrandige Blätter 34

 3.2.5 Ungeteilte Blätter 34

 3.3 Verteilungsmuster umweltrelevanter Parameter 36

 3.3.1 Mittlere Jahrestemperatur 36

 3.3.2 Mittlerer Jahresniederschlag 36

 3.3.3 Anteil immergrüner Laubgehölze in der Vegetation 36

3.4	Analyse des Zusammenhangs von Umwelt- und blattphysiognomischen Parametern	37
3.4.1	Korrelationsmatrix	37
3.4.2	Einfache und multiple lineare Regression	39
3.4.3	Ordination	46
3.5	Diskussion	48
4.	Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale	55
4.1	Clusteranalyse der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation	57
4.1.1	Identifikation der blattphysiognomischen Vegetationsklassen	57
4.1.2	Chorologische und klimatische Beschreibung der Vegetationsklassen	59
4.1.3	Analyse der blattphysiognomischen Eigenschaften der Vegetationsklassen	60
4.1.4	Analyse der Umwelteigenschaften der Vegetationsklassen	65
4.2	Vergleich der blattphysiognomischen Vegetationsklassen mit anderen Vegetations- und Klimaklassifikationen	70
4.2.1	Vergleich mit dem „Biom-Modell“	71
4.2.2	Vergleich mit den „Ecoregions“	72
4.2.3	Vergleich mit der „Klima-Klassifikation nach KÖPPEN“	72
4.3	Analyse der blattphysiognomischen Diversität in der Vegetation	75
4.4	Diskussion	77
5.	Abschätzung von Paläo-Umweltbedingungen anhand Tertiärer Blattfloren	81
5.1	Untersuchte fossile Floren	82
5.1.1	Die Flora von Monod-Rivaz	83
5.1.2	Die Flora der Schrotzburg	83
5.1.3	Die Flora von Kövágó-oldal	84
5.2	Abschätzung von Paläo-Umweltbedingungen	86
5.2.1	Ergebnisse für die Flora von Monod-Rivaz	89
5.2.2	Ergebnisse für die Flora der Schrotzburg	90
5.2.3	Ergebnisse für die Flora von Kövágó-oldal	91
5.3	Diskussion	92
6.	Zusammenfassung	98
7.	Danksagung	101
8.	Literatur	102
9.	Appendix	110

Kurzfassung

Blattphysiognomische Merkmale in der Vegetation, wie z. B. die Blattgröße, Blattform und Blattrand, werden von den jeweiligen Umweltbedingungen eines Standortes entscheidend beeinflusst. Die Vegetation kann über diese Beziehung von Umwelt und Blattphysiognomie auch umgekehrt als Indikator für Umweltverhältnisse dienen.

Diese Studie untersucht den Zusammenhang von blattphysiognomischen Merkmalen und verschiedenen Umweltparametern in der europäischen Vegetation anhand von Laubgehölzen. Hierfür wurde ein Kalibrations-Rasterdatensatz erstellt, der floristische und Umweltdaten vereinigt. Die blattphysiognomischen Daten basieren auf synthetischen Florenlisten; die Umweltdaten umfassen klimatologische und vegetationsökologische Daten. Aufgrund der hohen Rasterdatendichte lassen sich Verteilungsmuster dieser Parameter für den europäischen Raum darstellen und die Zusammenhänge analysieren.

Die Untersuchung der Zusammenhänge von Umweltparametern und physiognomischen Blattmerkmalen in der Vegetation zeigt eine hohe Korrelation von temperaturbezogenen Umweltparametern, wie z. B. der mittleren Jahrestemperatur oder der Anzahl der Frosttage mit der Ausprägung einiger Blattparameter wie z.B. der Laminabasis und dem Blattrandtyp. Dagegen lassen Niederschlagsparameter, wie z. B. der mittlere Jahresniederschlag, keine deutliche Korrelation mit der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation erkennen. Die Identifizierung dieser Zusammenhänge werden genutzt, um anhand von Transferfunktionen Abschätzungen für verschiedene Umweltparameter aus der blattphysiognomischen Zusammensetzung der rezenten Vegetation zu erhalten.

Ferner wurde der Datensatz anhand einer Cluster-Analyse in bezug auf die blattphysiognomische Zusammensetzung untersucht, wobei charakteristische „blattphysiognomische Vergesellschaftungen“ aufgedeckt wurden, die zur Klassifikation verschiedener Vegetationstypen herangezogen werden können. Innerhalb dieser „blattphysiognomischen Klassen“ zeigt sich eine deutlich Zunahme der blattphysiognomischen Diversität mit zunehmender Variabilität der Umweltparameter. So sind „nördliche“ Vegetationstypen durch eine relativ homogene blattphysiognomische Zusammensetzung gekennzeichnet, während „südliche“ (mediterrane) Vegetationstypen eine erheblich größere blattphysiognomische Diversität erkennen lassen.

Schließlich wurden die an der rezenten Vegetation erstellten Transferfunktionen zur Abschätzung von Paläoumweltverhältnissen anhand von drei fossilen Blattfloren aus dem europäischen Tertiär benutzt. Hierbei kamen verschiedene Rekonstruktionsmethoden zur Anwendung, wobei ein direktes lineares Ordinationsverfahren zu den realistischsten Ergebnissen führt, da diese Abschätzungen mit alternativen Rekonstruktionsmethoden, wie z.B. der Koexistenz-Methode, hohe Übereinstimmungen aufweisen.

Abstract

Physiognomic traits of plant leaves such as size, shape or margin are decisively affected by the prevailing environmental conditions of the plant habitat. On the other hand, if a relationship between environment and leaf physiognomy can be shown to exist, vegetation represents a proxy for environmental conditions.

This study investigates the relationship between physiognomic traits of leaves from European hardwood vegetation and environmental parameters in order to create a calibration dataset based on high resolution grid cell data. The leaf data are obtained from synthetic chorologic floras, the environmental data comprise climatic and ecologic data. The high resolution of the data allows for a detailed analysis of the spatial dependencies between the investigated parameters.

The comparison of environmental parameters and leaf physiognomic characters reveals a clear correlation between temperature related parameters (e.g. mean annual temperature or ground frost frequency) and the expression of leaf characters (e.g. the type of leaf margin or the base of the lamina). Precipitation related parameters (e.g. mean annual precipitation), however, show no correlation with the leaf physiognomic composition of the vegetation. On the basis of these results, transfer functions for several environmental parameters are calculated from the leaf physiognomic composition of the extant vegetation.

In a next step, a cluster analysis is applied to the dataset in order to identify "leaf physiognomic communities". Several of these are distinguished, characterised and subsequently used for vegetation classification. Concerning the leaf physiognomic diversity there are precise differences between each of these "leaf physiognomic classes". There is a clear increase of leaf physiognomic diversity with increasing variability of the environmental parameters: Northern vegetation types are characterised by a more or less homogeneous leaf physiognomic composition whereas southern vegetation types like the Mediterranean vegetation show a considerable higher leaf physiognomic diversity.

Finally, the transfer functions are used to estimate palaeo-environmental parameters of three fossil European leaf assemblages from Late Oligocene and Middle Miocene. The results are compared with results obtained from other palaeo-environmental reconstructing methods. The estimates based on a direct linear ordination seem to be the most realistic ones, as they are highly consistent with the Coexistence Approach.

1. Einleitung

1.1 Allgemeine Übersicht

Unterschiedliche Vegetationstypen sind im allgemeinen physiognomisch hochgradig an ihr Habitat angepasst. Physiognomische Eigenschaften der Vegetation werden durch zahlreiche Umweltfaktoren wie Klima, Bodeneigenschaften und Lichtregime des Habitats bestimmt. Daher zeigt die Vegetation physiognomische Ähnlichkeiten in Regionen mit vergleichbaren Umweltbedingungen und physiognomische Unterschiede in Gebieten mit deutlich verschiedenen Umwelteinflüssen. Die Ermittlung der die Physiognomie steuernden Umweltfaktoren sowie deren Wirkungsweise auf Morphologie und Physiologie stellt ein grundlegendes Problem in der Vegetationsökologie dar. Neben den physiognomischen Eigenschaften wird auch die räumliche Verbreitung der Vegetation wesentlich durch Umweltfaktoren beeinflusst.

Es existiert eine Vielzahl pflanzlicher physiognomischer Strukturen, die in diesem Zusammenhang untersucht werden können. Als Beispiel seien hier die Lebensformtypen (RAUNKIAER 1907), die Baumarchitektur (HALLÉ et al. 1978) oder die Blattphysiognomie (LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP 1999) angeführt. In vielen Untersuchungen werden unterschiedliche physiognomische Strukturen wie z.B. Blattgröße, Baumschichtung und Lebensformtypen miteinander kombiniert, um verschiedene Vegetationstypen zu beschreiben bzw. zu klassifizieren (z.B. WEBB 1959, VARESCHI 1980). BARKMAN (1979), HAEUPLER (1982), FLIERVOET (1984) und DIERSCHKE (1994) geben eine kurze Übersicht verschiedener in der Vegetationskunde gebräuchlicher physiognomischer und morphologischer Strukturen. Jede dieser physiognomischen Strukturen ist mehr oder weniger stark durch die Umwelt geprägt und somit an die lokal herrschenden Umweltbedingungen angepasst. Unter ähnlichen Umweltbedingungen treten daher zahlreiche konvergent entwickelte Merkmale physiognomischer Strukturen auf. So ist z. B. der Wuchsformtyp der „Schopfbäume“ wie z.B. *Cycas*, *Cyathea*, *Dracaena* innerhalb zahlreicher, nicht näher verwandter Taxa, unabhängig voneinander unter tropisch/subtropischen Umweltbedingungen entwickelt worden.

Die hier vorliegende Untersuchung ist ein Versuch, die räumlichen Verbreitungsmuster blattphysiognomischer Merkmale auf der einen und die jeweiligen lokalen Umweltbedingungen auf der anderen Seite zu beschreiben sowie kausale Zusammenhänge zu analysieren. Die Studie beschränkt sich hierbei auf die blattphysiognomische Zusammensetzung verholzender Angiospermen-Floren. Aufgrund der großen Anzahl verschiedener Blattmerkmale eignet sich die Blattphysiognomie gut für die Untersuchung der Beziehung von Vegetations- und Umweltparametern. Einige

1. Einleitung

blattphysiognomische Merkmale zeigen eine sehr gute Korrelation zu Umweltparametern des jeweiligen Habitats. Neben dem grundlegenden Interesse blattphysiognomischer Eigenschaften verschiedener Vegetationstypen für eine Vielzahl rezent-vegetationsökologischer Fragestellungen haben diese Untersuchungen einen großen Stellenwert für Paläoumwelt-Studien fossiler Floren. Die durchschnittliche blattphysiognomische Zusammensetzung einer fossilen Flora ist ein geeigneter Indikator für umweltrelevante Parameter in der Vergangenheit. Da sich blattphysiognomische Eigenschaften von Angiospermen evolutionär relativ konservativ in bezug auf Umweltveränderungen verhalten, kann das Aktualitätsprinzip angewendet werden. Die Blattphysiognomie rezenter Floren kann also zur Kalibration von Transferfunktionen mit Umweltparametern wie z. B. der mittleren Jahrestemperatur (MAT) oder des mittleren Jahresniederschlags (MAP) herangezogen werden und auf fossile Blattfloren übertragen werden. Anhand der blattphysiognomischen Zusammensetzung fossiler Floren lassen sich die verschiedenen Paläoumweltparameter durch diese Transferfunktionen berechnen (z.B. BAILEY & SINNOTT 1916; DOLPH & DILCHER 1979; WOLFE 1993).

1.2 Vorangegangene blattphysiognomische Studien

Morphologische bzw. physiognomische Charakteristika von Pflanzen werden schon seit den Anfängen naturkundlicher Untersuchungen zur Beschreibung und Klassifikation von Vegetation benutzt. A. VON HUMBOLDT hat 1806 mit seiner Publikation „Ideen zu einer Physiognomie der Gewächse“ die Grundlagen der systematischen Beschreibung der „Pflanzenphysiognomie“ gelegt. In dieser Arbeit werden 16 morphologische Grundformen von Pflanzen beschrieben. Beschreibungen verschiedener Vegetationstypen im Hinblick auf biogeographische und physiognomische Eigenschaften finden sich unter anderem bei GRISEBACH (1872), DRUDE (1896), WARMING (1896) und SCHIMPER (1898). In diesen frühen Arbeiten wurde bereits auf die enge Beziehung von Pflanzenphysiognomie und Umwelt hingewiesen und in einem ökologischen Kontext gestellt. In jüngerer Zeit sind zahlreiche morphologische und physiognomische Eigenschaften vor allem tropisch-subtropischer Vegetationstypen unter dem Aspekt von Anpassungen an die jeweils vorherrschenden Umweltbedingungen beschrieben worden (z.B. WEBB 1959; VARESCHI 1980; HALLÉ et al. 1978). Das in der Vegetationskunde wohl gebräuchlichste Konzept zur morphologisch/physiognomischen Klassifikation von Pflanzen, die „Lebensformtypen“, wurde 1907 von RAUNKIAER eingeführt. Die verschiedenen Lebensformtypen beruhen im wesentlichen auf morphologischen Anpassungen von Pflanzen an saisonal wiederkehrende makroklimatische Bedingungen wie z.B. Vegetations- und Ruhephasen.

Im Hinblick auf die systematische Analyse blattphysiognomischer Eigenschaften verschiedener Vegetationstypen zeigten BAILEY & SINNOTT (1915, 1916) erstmals einen direkten, linearen Zusammenhang der mittleren Jahrestemperatur und dem Anteil ganzrandiger Blätter in der

Vegetation: so dominieren in tropischen Regionen ganzrandige Blätter, während in kühl-temperaten Regionen gezähnte Blattränder in der Vegetation vorherrschen (Abb. 3-1).

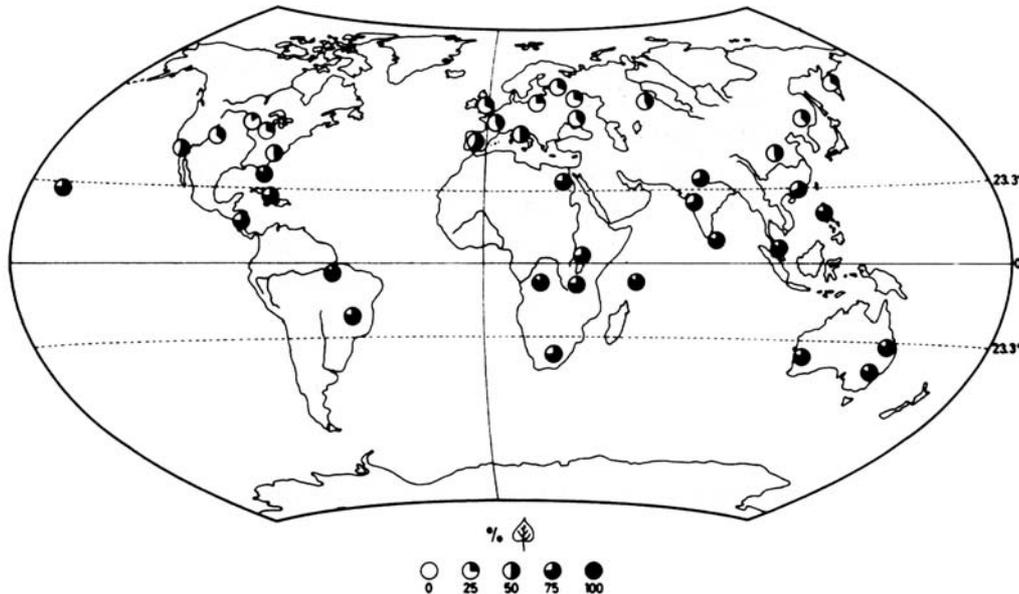


Abbildung 3-1:

Prozentualer Anteil ganzrandiger Blätter in rezenten Floren (nur Magnoliatae) (nach BAILEY & SINNOT 1915 in SCHWARZBACH 1993).

Im Jahr 1934 definierte RAUNKIAER zahlreiche Blattgrößenklassen, die auf den verschiedenen ökologischen Präferenzen der unterschiedlichen Vegetationstypen beruhen und häufig für blattphysiognomische Untersuchungen benutzt werden. So zeigt sich, daß die mittlere Blattgröße einer Flora mit dem mittleren Jahresniederschlag korreliert, d.h. großflächige Blätter dominieren in tropisch-humiden Regionen, während kleine Blätter in subtropisch- (saisonal) trockenen Gebieten vorherrschen (z.B. JACOBS 1999). In jüngerer Zeit wurde der generelle Zusammenhang von Blattphysiognomie und Umweltparametern wie z.B. klimatischen Faktoren unter verschiedenen physiologischen (PARKHURST & LOUCKS 1972; GIVNISH 1979) und vegetationskundlichen Aspekten (JURKO 1983) untersucht.

Insbesondere in der Paläobotanik ist die Beziehung physiognomischer Eigenschaften von Blattoflanzen und klimatischen Faktoren im Hinblick auf quantitative Paläoklimarekonstruktionen intensiv untersucht worden (z.B. WOLFE 1969, 1971, 1993; DOLPH & DILCHER 1979, 1980; JACOBS & DEINO 1996; WIEMANN et al. 1998; JACOBS 1999). Zahlreiche weiterführende Untersuchungen bestätigten die grundlegenden, von BAILEY & SINNOTT (1915, 1916) beschriebenen Zusammenhänge zwischen der Ausprägung des Blattrands und der Temperatur. Eine Vielzahl von Regressionsgleichungen wurde erstellt, die den Zusammenhang der mittleren Jahrestemperatur und den Anteil ganzrandiger Blätter in

1. Einleitung

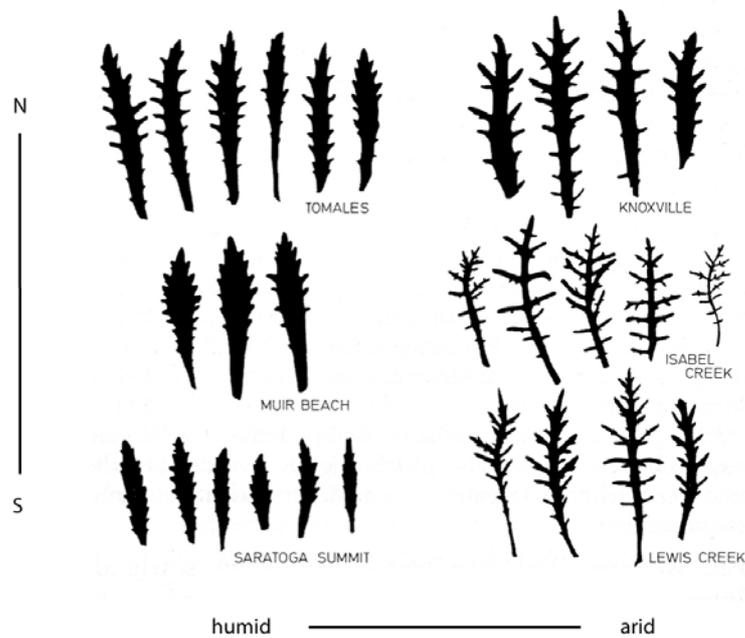
einer Flora beschreiben, anhand derer sich paläoklimatische Abschätzungen von fossilen Blattfloren des Känozoikums durchführen lassen (z.B. GREENWOOD & WING 1995; WILF 1997; WILF et al. 1998; UTESCHER et al. 2000). WOLFE (1993) benutzte einen multivariaten statistischen Ansatz, um den Zusammenhang zwischen mehreren verschiedenen blattphysiognomischen Merkmalen und unterschiedlichen klimatischen Parametern zu analysieren. Hierbei wurden mit dem sogenannten CLAMP-Ansatz (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) durch Ordinationsverfahren 29 blattphysiognomische und 7 klimatische Parameter statistisch ausgewertet und Transferfunktionen erstellt. Der CLAMP-Ansatz wird in zahlreichen paläoklimatischen Untersuchungen zur Klimarekonstruktion kretazischer und vor allem tertiärer Blattfloren benutzt (z.B. WOLFE 1994 a,b; HERMAN & SPICER 1997; GREGORY-WODZICKI 2000).

Obwohl es zahlreiche Anwendungen zur Klimarekonstruktion aus blattphysiognomischen Eigenschaften von Floren gibt, bleiben einige Fragen, welche die grundlegende Interaktion von Klima und Blattphysiognomie in der rezenten und fossilen Vegetation betreffen, offen (z.B. BOYD 1994; JORDAN 1997). So beinhalten z.B. bisher zusammengestellte Kalibrationsdatensätze von Blattphysiognomie und Klima sowohl zonale als auch azonale Vegetationseinheiten. Es gibt jedoch Anzeichen, daß azonale Vegetationseinheiten, wie z.B. Galeriewälder, eine stark von anderen zonalen Vegetationseinheiten abweichende Beziehung zwischen Klima und Blattphysiognomie aufweisen (BURNHAM et al. 2001).

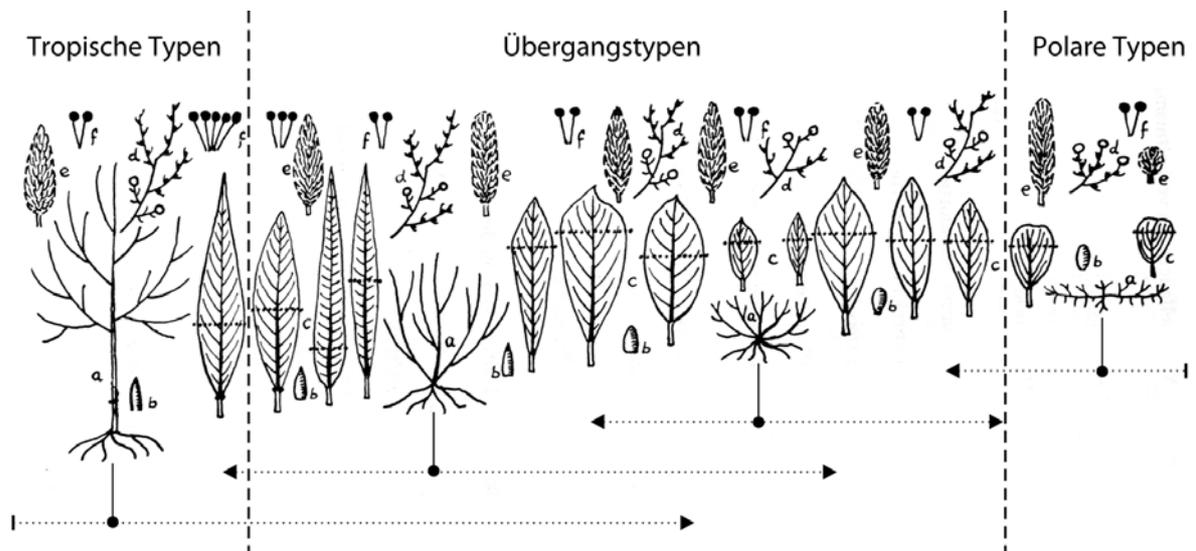
1.3 Analyse blattphysiognomischer Eigenschaften in der Vegetation

Für blattphysiognomische Untersuchungen sind eine Vielzahl von Merkmalen wie Blattgröße (z.B. RAUNKIAER 1934), Form der Blattspreitenbasis (z.B. HOWARD 1969), Blattrand (z.B. BAILEY & SINNOTT 1916), Blattaderung (z.B. MANZE 1968; UHL 1999) und Blattorganisation (z.B. BEWS 1927) herangezogen worden. Außerdem wurden diese blattphysiognomischen Merkmale auf verschiedenen taxonomischen Rangstufen wie z.B. innerhalb von Arten (CLAUSEN 1951) oder Gattungen (NEUMANN 1981) oder an unterschiedlichen Vegetationseinheiten (JURKO 1983) untersucht.

Die Variation von blattphysiognomischen Eigenschaften innerhalb der Nord-Amerikanischen Spezies *Layia gaillardoides* (Asteraceae) wurde von CLAUSEN (1951) untersucht (Abb. 5-1). Hierbei zeigen sich deutliche infraspezifische Unterschiede in der blattphysiognomischen Ausprägung, die durch verschiedene Einflüsse entlang von Umweltgradienten wie geographischer Breite und Kontinentalität hervorgerufen werden: in niedrigeren Breiten dominieren schmale, kleinflächige Blätter während in höheren Breiten größere, breitere Blätter vorherrschen. Die Blätter in trockenen Regionen sind durch deutlich stärkere, tiefere Einbuchtungen zwischen den Loben als in humiden Regionen gekennzeichnet.

**Abbildung 5-1:**

Änderung der Grundblätter von 6 Populationen von *Layia gaillardoides* (Asteraceae) unter verschiedenen Umweltbedingungen. linke Reihe: äußere Küstenberge; rechte Reihe: innere Küstenberge (verändert nach CLAUSEN 1951 in STRASBURGER 1998).

**Abbildung 5-2:**

Variation verschiedener morphologischer Strukturen in der Gattung *Salix*: a: Wuchsformen; b: Knospen; c: Blätter; d, e, f: Blütenorgane; die horizontalen gepunkteten Linien entsprechen der latitudinalen Verbreitung der Wuchsformen (modifiziert nach NEUMANN 1981).

1. Einleitung

Die Variation verschiedener morphologischer Strukturen innerhalb der Gattung *Salix* wurde von NEUMANN (1981) in Beziehung zu verschiedenen Habitaten untersucht (Abb. 5-2). Morphologischen Strukturen wie Wuchsform, Morphologie der Blütenorgane und Blattphysiognomie zeigen eine deutliche Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen des Habitats: so nimmt z.B. die Blattgröße und das Blattlängen/Blattbreiten-Verhältnis kontinuierlich mit zunehmender geographischer Breite ab.

Im Gegensatz zu diesen Untersuchungen der blattphysiognomischen Variation verschiedener Taxa behandelt die vorliegende Arbeit blattphysiognomische Eigenschaften von Syntaxa, also von Pflanzengemeinschaften, die in diesem Fall der Formation der Laubwälder am nächsten kommen (Abb. 6-1). Hierbei soll der prozentuale Anteil der blattphysiognomischen Charaktere in der gesamten Vegetationseinheit analysiert werden. Gegenstand der Untersuchung ist also die blattphysiognomische Zusammensetzung von „Laubblatt-Vergesellschaftungen“ weil die physiognomische Zusammensetzung der Vegetation mit den jeweiligen Umweltbedingungen des Habitats korreliert. Jede „Laubblatt-Vergesellschaftung“ zeigt spezifische physiognomische Charakteristika, die an die jeweiligen herrschenden Umweltbedingungen angepaßt sind.

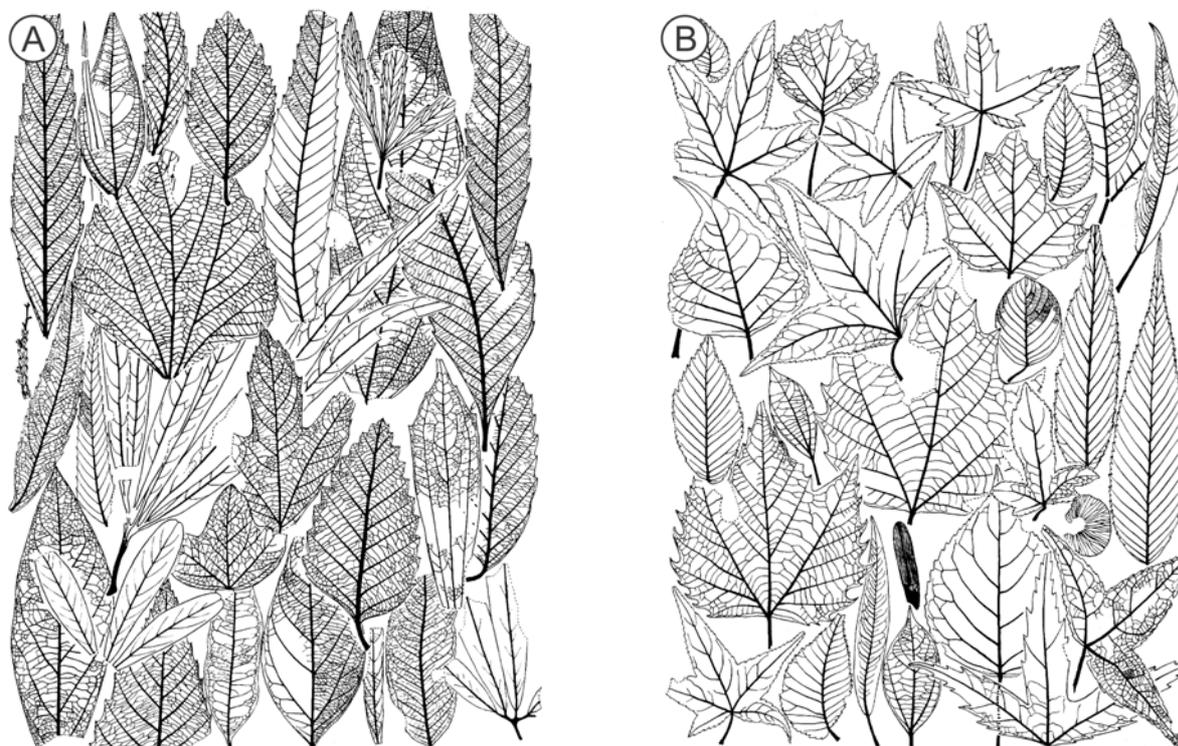


Abbildung 6-1:

Physiognomische Variation von fossilen Blättern. A: Paratropischer Regenwald (Gelinden, Belgien), Ober-Paläozän; B: Auenwald (Schrotzburg, Süddeutschland), Mittel-Miozän; (nach MAI 1995).

1.4 Probleme und Fragestellungen

Bei der Analyse und Interpretation blattphysiognomischer Eigenschaften rezenter und insbesondere fossiler Floren ergeben sich immer noch Schwierigkeiten in vielerlei Hinsicht (z.B. BOYD 1994; JORDAN 1997). Einige dieser Probleme werden in diesem Abschnitt diskutiert.

- Die Zusammenstellung blattphysiognomischer Charakteristika von rezenten Floren kann durch sehr unterschiedliche Methoden, die jeweils ihre Vor- und Nachteile haben, geschehen. Der von WOLFE (1993, 2001) erstellte CLAMP-Datensatz basiert auf im Freiland gesammelten Laubblättern einer Beprobungsfläche von ca. 1-5 Hektar in Waldbeständen. Die Beprobungsfläche wurde kontinuierlich so lange erweitert, bis die Blätter von mindestens 25-30 verschiedenen Gehölz-Taxa gesammelt waren bzw. nach 15-minütigem Suchen keine neuen Taxa mehr gefunden wurden. Anschließend wurden die an 104 (WOLFE 1993) bzw. 173 (WOLFE 2001) Lokalitäten aufgesammelten Blätter auf ihre physiognomischen Eigenschaften hin bewertet. Diese relativ zeitaufwendige Methode liefert physiognomische Daten realer Floren, die den lokalen Umweltbedingungen der Beprobungsfläche entsprechen, wie z.B. den mikroklimatischen Bedingungen eines nordexponierten Geländeanges. Daher sollten die zur Kalibration herangezogenen Umweltdaten dieselbe räumliche Auflösung wie die physiognomischen Daten haben. In den meisten Fällen sind jedoch Umweltdaten wie z.B. klimatologische Daten nicht von Klimastationen aus der unmittelbaren Umgebung des Habitats, sondern nur aus einigen Kilometern Entfernung zur Probestfläche vorhanden; diese Daten können daher nicht direkt den mikroklimatischen Verhältnissen vor Ort entsprechen. Hieraus ergeben sich insbesondere in dünn besiedelten Regionen erhebliche Komplikationen für die Kalibration von Blattphysiognomie und Umweltparametern. Aufgrund des hohen zeitlichen Arbeitsaufwandes dieser Sammelmethode sind der Datendichte, also der räumlichen Auflösung der Datenpunkte, enge Grenzen bei großflächigen Untersuchungen, wie z.B. Kontinenten, gesetzt.

Im Gegensatz zu dieser Sammelmethode stellten DOLPH & DILCHER (1979) blattphysiognomische Daten unter Zuhilfenahme von Beschreibungen aus botanischen Floren einer bestimmten Region zusammen. Hierbei wurde aus Literaturdaten die Verbreitung verschiedener Gehölz-Taxa der betreffenden Counties in North- und South Carolina (USA), sowie deren blattphysiognomischen Charakteristika entnommen. Mit dieser, auf Literaturangaben basierenden Methode entfallen die aufwendigen Probennahmen im Freiland. Die klimatologischen Daten zur Kalibration mit den blattphysiognomischen Daten stammen vom „National Climate Centre, Asheville, North Carolina“. Im Gegensatz zu den Freilandprobennahmen von WOLFE repräsentiert dieser indirekte methodische Ansatz großräumigere Umweltbedingungen auf der meso- bzw. makroklimatologischen Skala. Durch diese Art der Datenerhebung lassen sich mit relativ geringem Zeitaufwand räumlich hochauflösende Daten zur blattphysiognomischen

1. Einleitung

Zusammensetzung der Vegetation erstellen, die zudem auch große geographische Regionen abdecken können.

WILF (1997) und JACOBS (1999) wendeten eine dritte Methode zur blattphysiognomischen Datenerstellung an: Anstatt Blattproben im Freiland zu sammeln, benutzten sie bereits publizierte Artenlisten von verschiedenen Lokalitäten des entsprechenden Untersuchungsgebietes. Die blattphysiognomische Beurteilung der Flora wurde anhand von Herbarmaterial und von Beschreibungen in Floren durchgeführt.

- Ein weiteres Problem ergibt sich bei der Beurteilung der blattphysiognomischen Eigenschaften von Floren. Es ist sehr schwierig eindeutige, exakte Definitionen für blattphysiognomische Merkmale zu finden, die auf alle Blatttypen gleichermaßen angewendet werden können. Obwohl es zahlreiche Publikationen zur Beschreibung und Beurteilung blattphysiognomischer Charakteristika von Floren gibt (z.B. HICKEY 1973, DILCHER 1974, WOLFE 1993, LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP 1999), mangelt es an objektiven Beurteilungsmöglichkeiten bei der Bewertung bestimmter physiognomischer Merkmale einer Blattflora. Daher kommt es zu erheblichen Abweichungen bei der Bearbeitung und blattphysiognomischen Bewertung der selben Flora durch verschiedene Personen (WILF 1997).
- Weiterhin gestaltet sich der anthropogene Einfluß auf die Vegetation als problematisch, dem nahezu alle Wälder in dicht besiedelten Gebieten unterworfen sind. Dies trifft vor allem für weite Teile Europas und den Osten Nord-Amerikas zu, wo seit Jahrhunderten die verbliebenen Waldgebiete mehr oder weniger stark forstwirtschaftlich geprägt sind. Daher stoßen blattphysiognomische Probenahmen aus dem Freiland in diesen Regionen, wie die von WOLFE 1993 beschriebene Sammelmethode, an ihre Grenze. Vielmehr sollte in diesen anthropogen geprägten Regionen eine Methode zur Erstellung der blattphysiognomischen Zusammensetzung herangezogen werden, die auf der potentiellen natürlichen (Wald-) Vegetation beruht.
- Aufgrund des, insgesamt betrachtet, fragmentarischen Wissens über die Interaktion von Umweltfaktoren und Blattphysiognomie bleiben immer noch Fragen wie z.B. die regionale bzw. globale Gültigkeit der gefundenen Korrelationen offen (GREGORY-WODZICKI 2000; KOWALSKI 2002). Es gibt Hinweise, daß Transferfunktionen, die auf rezenten physiognomischen und klimatischen Daten überwiegend aus Nord- und Mittelamerika beruhen, wie z.B. der CLAMP-Datensatz (WOLFE 1993, 2001), bei der Anwendung auf fossile europäische Blattfloren beständig zu niedrige Paläotemperaturwerte liefern (MOSBRUGGER & UTESCHER 1997, UTESCHER et al. 2000). Ferner gibt es Anhaltspunkte, daß azonale Vegetationseinheiten wie z.B. Galeriewälder einen von zonalen Pflanzengesellschaften deutlich abweichenden Zusammenhang von Klima und Blattphysiognomie aufweisen und damit auch eine andere blattphysiognomische

Zusammensetzung haben (BURNHAM et al. 2001). Bisher existierende Kalibrationsdatensätze, die auf Probennahmen im Freiland beruhen, enthalten jedoch sowohl zonale als auch azonale Vegetationseinheiten.

- Ein weiteres immer noch kontrovers diskutiertes Problem betrifft die Frage, ob sich die rezente Vegetation im Gleichgewicht mit dem heutigen Klima befindet oder nicht. Insbesondere für Europa wurde vielfach postuliert, daß nach dem Zurückweichen der Gletscher im Anschluß an den letzten Maximalstand die verbliebene Vegetation aus den Refugien zwar wieder einwanderte, jedoch noch kein Gleichgewichtszustand mit den gegebenen klimatischen Verhältnissen erreicht hat (z.B. DAVIS 1984; RITCHIE 1986; BIRKS 1990; LANG 1994). Falls diese Annahme zutrifft, sollte die Beziehung zwischen Klima und Blattphysiognomie regionale Abweichungen in Abhängigkeit von der postglazialen Migration aufzeigen.
- Vegetationsklassifikationen sind aufgrund ihrer engen Verbindung zu Umweltparametern gut geeignet, um den Lebensraum einer Flora zu charakterisieren. Unter den zahlreich existierenden Vegetationsklassifikationen sind jedoch keine, die sich uneingeschränkt auf fossile Vegetationstypen übertragen lassen, da die bestimmenden Strukturen meisten nicht im Fossilbeleg überliefert werden. So gibt es keine Vegetationsklassifikationen, die ausschließlich auf den blattphysiognomischen Charakteristika von Floren basiert. Eine solche blattphysiognomische Klassifikation wäre für die Rekonstruktion von fossilen Lebensräumen sehr hilfreich, da physiognomische Eigenschaften in Blattfloren fossil gut überliefert sind.

Diese hier beschriebenen, den Themenkomplex „Blattphysiognomie“ betreffende Probleme werfen folgende Fragen auf, die in dieser Arbeit behandelt werden:

1. Welche Alternativen zu den vorhandenen Beprobungsmethoden lassen sich für die Erstellung von Datensätzen entwickeln, die (1) detaillierte Untersuchungen des Zusammenhangs von Umwelt und Blattphysiognomie auf räumlich hochauflösenden Niveau ermöglichen, die (2) eine Bearbeitung großräumiger Untersuchungsgebiete erleichtern und die (3) in Regionen mit anthropogen stark veränderter Vegetation statistisch robuste Kalibrationsdatensätze liefern?
2. Welche Umweltparameter sind die dominierenden Kontrollfaktoren für die Blattphysiognomie in der rezenten Vegetation? In welchem Ausmaß ist die Blattphysiognomie an die heutigen Umweltbedingungen angepaßt?

1. Einleitung

3. Sind blattphysiognomische Eigenschaften von Floren geeignet, um verschiedene Vegetationstypen zu klassifizieren? Inwiefern ist diese Klassifikation auf fossile Blattfloren übertragbar?
4. Welche Umweltfaktoren stimulieren die blattphysiognomische „Diversität“ verschiedener Vegetationstypen? Wie läßt sich blattphysiognomische Diversität von Floren charakterisieren?
5. Inwiefern sind die Ergebnisse von Paläo-Umweltrekonstruktionen, die auf der Blattphysiognomie fossiler Floren basieren mit anderen Rekonstruktionsmethoden vergleichbar?

2. Angewandte Methoden

Die in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen der blattphysiognomischen Eigenschaften von Floren beschränkt sich auf europäische Angiospermen-Gehölze. Da Gehölze eher durch makroklimatische Faktoren beeinflusst werden, krautige Pflanzen dagegen mehr von mikroklimatischen Standortfaktoren geprägt sind, wurde diese Untersuchung auf Holzgewächse beschränkt. Außerdem zeigen Holzgewächse mit ihrer Lebensdauer von mehreren Dekaden eine integrierende Wirkung der klimatischen Verhältnisse über längere Zeiträume. Die Betrachtung dieser Umweltfaktoren von Makro- und Langzeit-Klima, sind die Voraussetzungen für eine präzise Kalibration mit blattphysiognomischen Daten. Die vorliegende Untersuchung verfolgt somit mit der Auswahl der Pflanzen dasselbe Konzept, das bereits bei vorausgegangen blattphysiognomischen Studien angewandt wurde (z.B. BAILEY & SINNOTT 1915, 1916; JACOBS 1999, WOLFE 1993, 2001).

Die Zusammenstellung und anschließende Analyse der Daten erfolgte in zahlreichen Einzelschritten, die zur besseren Übersicht in einem Flußdiagramm (Abb. 13-1) dargestellt werden:

Die Reihenfolge der Einzelschritte bei der Zusammenstellung des Umweltparameter-Blattphysiognomie-Datensatzes (Kapitel 2) sowie die verschiedenen Analysen der Daten (Kapitel 3, 4 und 5) sind dem Flußdiagramm zu entnehmen. In Kapitel 3 wird die Korrelation von Umwelt- und blattphysiognomischen Daten untersucht; in Kapitel 4 werden die blattphysiognomischen Daten mit Cluster-Methoden auf die Möglichkeit zur Klassifikation hin geprüft; in Kapitel 5 steht die Analyse von fossilen Blattfloren durch verschiedene Transferfunktionen im Vordergrund. Die Struktur der erstellten Datenmatrizen, die bei den verschiedenen Analysen verwendet werden, ist in Abbildung 14-1 dargestellt.

2.1 Struktur des Kalibrationsdatensatzes

Der Kalibrationsdatensatz enthält unterschiedliche Datentypen: Einerseits sind floristische Informationen erforderlich, die die taxonomische und blattphysiognomische Zusammensetzung von möglichst vielen europäischen Lokalitäten beinhalten. Zum anderen sind Informationen zu den Umweltbedingungen der jeweiligen Lokalitäten wie z.B. Topographie und Klima notwendig. Um die verschiedenen Datentypen in einen konsistenten Datensatz zu überführen, wurde ein Rasterdatensatz mit der Auflösung von 0.5° Länge \times 0.5° Breite erstellt. Das Raster des Untersuchungsgebietes

2. Angewandte Methoden

erstreckt sich in Europa von 10° W bis 45° E und 30° N bis 65°N, mit insgesamt 5166 terrestrischen Rasterzellen (Abb. 12-1). Die räumliche Auflösung dieser Rasterzellen entspricht in Mitteleuropa ca. 35 km in Ost-West-Richtung und 55 km in Nord-Süd-Richtung.

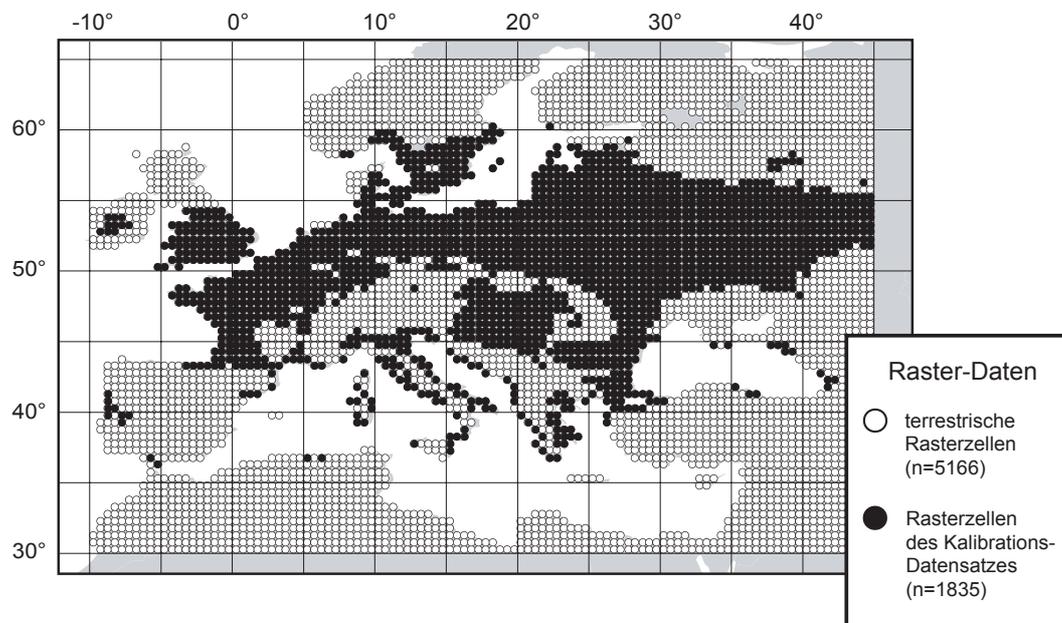


Abbildung 12-1:

Rasterdaten für die europäische Region in 0.5° x 0.5° Auflösung; (○): terrestrische Rasterzellen; (●): Rasterzellen des Kalibrationsdatensatzes mit Höhen unter 400 m und mindestens 25 Arten.

2.1.1 Floristische Daten

Im Gegensatz zu den im Freiland gesammelten Blättern „realer“ Floren, basieren die blattphysiognomischen Daten dieser Untersuchung auf „synthetisch“ erstellten Daten, die Verbreitungskarten und morphologisch-taxonomische Beschreibungen der Vegetation beinhalten. Hierbei wird zunächst die floristische Zusammensetzung der Rasterzellen mit Hilfe von chorologischen Karten ermittelt und anschließend die physiognomische Zusammensetzung der Flora anhand von Literaturbeschreibungen der beteiligten Taxa berechnet. KLOTZ (1999) etablierte diese, auf Rasterzellen basierende Strategie zur Datenzusammenstellung von „synthetischen Floren“ und zugehörigen Umweltdaten. Die „synthetische chorologische Flora“ einer Lokalität enthält also alle Taxa, die aufgrund ihrer Verbreitungskarten potentiell dort vorkommen. Eine ähnliche Strategie, allerdings nicht auf Rasterzellen basierend, wurde auch von DOLPH & DILCHER (1979) bei der Untersuchung der Blattphysiognomie von Carolina (USA) benutzt.

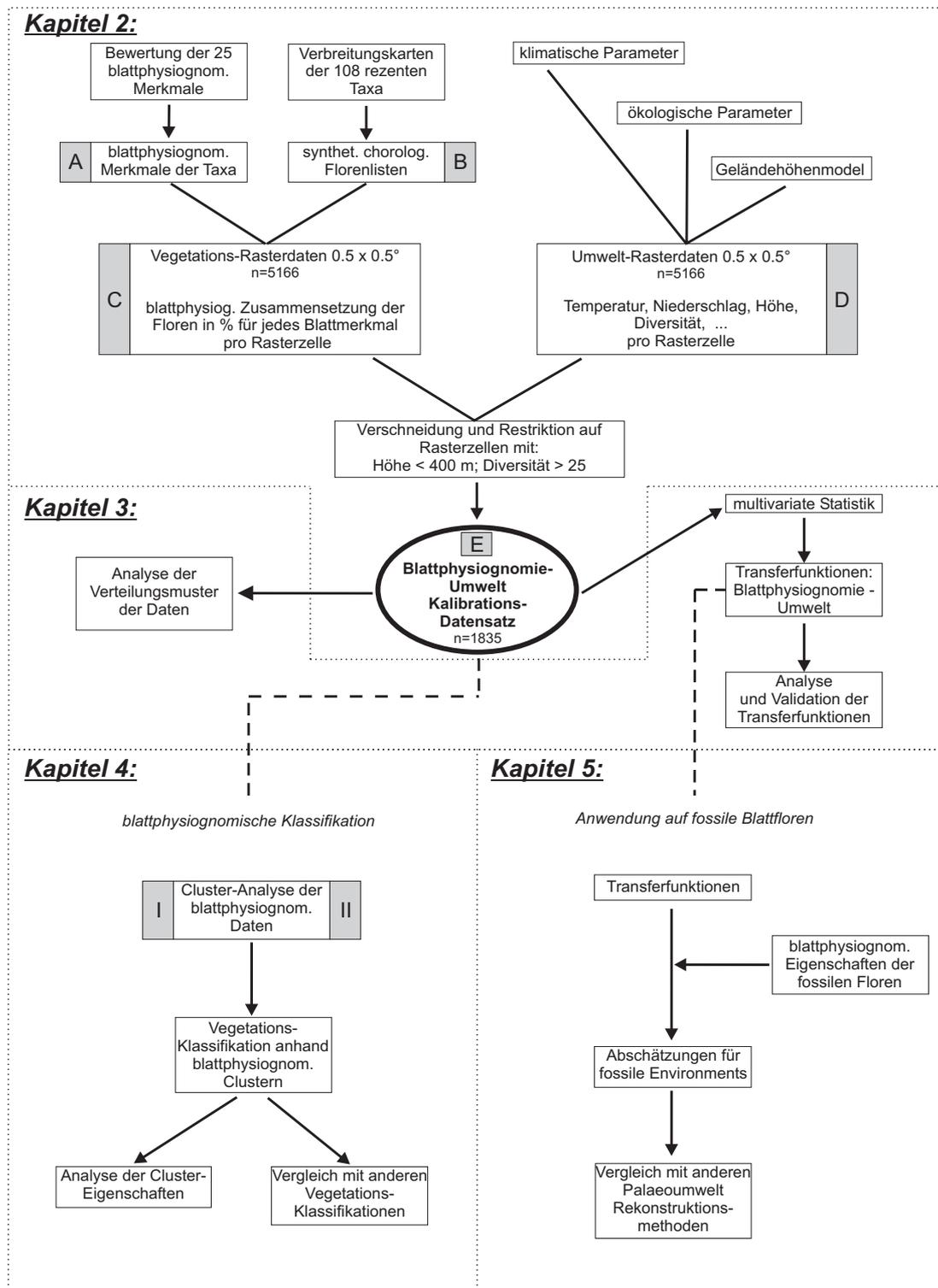


Abbildung 13-1:

Flußdiagramm zur Übersicht der im Rahmen dieser Studie durchgeführten Untersuchungen; Kapitel 2: Methoden der Datenzusammenstellung; Kapitel 3: Analyse der Verteilungsmuster und Erstellung von Transferfunktionen; Kapitel 4: Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale; Kapitel 5: Anwendung der Transferfunktionen auf fossile Blattfloren; die grau unterlegten Buchstaben und Ziffern entsprechen den Matrizen bzw. Dendrogrammen in Abbildung 14-1.

2. Angewandte Methoden

Taxon	physiognomisches Merkmal			
	A	B	C	...
I	1	0	1	
II	1	1	0	
III	1	1	1	
...				

Matrix A:

Blattphysiognomische Bewertung der 108 Taxa mit presence/absence-Daten von 25 physiognomischen Merkmalen; (25 Spalten, 108 Zeilen)

Rasterzelle	Taxon			
	I	II	III	...
1	1	1	0	
2	0	0	1	
3	1	0	0	
...				

Matrix B:

Synthetische chorologische Florenliste mit presence/absence-Daten der Taxa für jede Rasterzelle; (108 Spalten, 5166 Zeilen)

Rasterzelle	physiognomisches Merkmal			
	A	B	C	...
1	%	%	%	
2				
3				
...				

Matrix C:

Blattphysiognomische Zusammensetzung der Floren (in Prozent) für jede Rasterzelle; berechnet aus Matrix A und B; (25 Spalten, 5166 Zeilen)

Rasterzelle	Umweltparameter			
	a	b	c	...
1	°C	mm	days	
2				
3				
...				

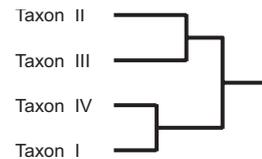
Matrix D:

Werte für 21 Umweltparameter in jeder Rasterzelle; (21 Spalten, 5166 Zeilen)

Rasterzelle	physiognomisches Merkmal				Umweltparameter			
	A	B	C	...	a	b	c	...
1	%	%	%		°C	mm	days	
2								
3								
...								

Matrix E:

Kalibrationsdatensatz der blattphysiognomischen- und Umwelt-Parameter für jede Rasterzelle; zusammengestellt aus Matrix C und D; (46 Spalten, 1835 Zeilen)



Dendrogramm I:

Cluster-Analyse der Taxa; Cluster basieren auf der Ähnlichkeit der Zusammensetzung der blattphysiognomischen Merkmale von 108 Taxa in Matrix A



Dendrogramm II:

Cluster-Analyse der Rasterzellen; Cluster basieren auf Ähnlichkeit der prozentualen blattphysiognomischen Zusammensetzung von 1835 Rasterzellen in Matrix E

Abbildung 14-1:

Aufbau und Struktur der erstellten Datenmatrizen und Dendrogramme; die Benennungen der Matrizen und Dendrogramme entsprechen den grau unterlegten Buchstaben und Ziffern in Abbildung 13-1; Dendrogramm I ist detailliert in Abb. 110-1 im Appendix A abgebildet.

Zur Erstellung der synthetischen chorologischen Florenlisten wurde folgendermaßen vorgegangen: Zunächst wurden die Verbreitungskarten von 108 in Europa beheimateten Gehölzen digitalisiert und in einem GIS-Programm (ArcView 3.1) georeferenziert. Die Verbreitungskarten wurden den Werken von MEUSEL & JÄGER (1965-1992), JALAS & SUOMINEN (1972-1999) und SCHMUCKER (1942) entnommen. Die synthetischen Florenlisten einer Lokalität erhält man durch die Überlagerung und anschließendes Verschneiden aller Verbreitungskarten mit einer gegebenen Koordinate des 0.5°-Rasters. Dabei wird jedes Taxon, dessen Verbreitungskarte die Koordinate einschließt, zu der synthetischen Artenliste dieser Lokalität hinzugefügt. Für die Zusammenstellung der synthetischen chorologischen Florenlisten aller 5166 Rasterzellen des Untersuchungsgebiets wurde ein Computerprogramm geschrieben. Die Datenstruktur der synthetischen Floren entspricht Matrix B in Abbildung 14-1 (vergl. auch Abb. 13-1).

Die Auswahl der 108 Taxa, die in diese Untersuchung einbezogen wurden, beschränkt sich auf die wichtigsten in Europa einheimischen Angiospermen-Gehölze. Hochgradig endemische Arten, die durch sehr kleine Areale - meist im mediterranen Raum - charakterisiert sind, wurden nicht berücksichtigt. Somit sind ca. 80-90% der heute in Europa in Frage kommenden Arten in dem Datensatz enthalten. Bezüglich der Anzahl untersuchter Taxa sei hier daran erinnert, daß Europa - im Vergleich zum östlichen Nord-Amerika - generell relativ wenige (Laub-) Gehölze aufweist, was sich in einem Verhältnis von ca. 1 : 2.4 niederschlägt (ELLENBERG 1996).

Die blattphysiognomischen Merkmale der 108 untersuchten Arten wurden anhand von Literaturangaben in Gehölzfloren (GÖTZ 1975; KRÜSSMANN 1976-1978; GODET 1986) beurteilt und im wesentlichen dem von WOLFE (1993) etablierten System folgend, bewertet. Eine Ausnahme hiervon bilden verschiedene, in dieser Untersuchung nicht berücksichtigten Blattrandbezahnungstypen, wie „teeth rounded/appressed“ oder „teeth close“, da diese Merkmale insbesondere an fossilen Laubblättern nicht eindeutig zu beurteilen sind. Die physiognomische Variabilität innerhalb eines Taxons wurde erfaßt, indem es mehreren Merkmalszuständen dieses Blattcharakters zugeteilt wurde. So wurde beispielsweise ein Taxon, das mit deutlicher Blattgrößenvariation in der Literatur beschrieben war, drei verschiedenen Größenklassen (Leptophyll-1, Mikrophyll-2 and Mikrophyll-3) zugeteilt. Insgesamt wurden 25 verschiedene Blattmerkmale den Blattrandtyp, die Blattform, die Blattgeometrie und die Blattgröße betreffend, beschrieben. Eine Zusammenstellung der beschriebenen Blattmerkmale sowie deren Abundanz in der europäischen Flora wird in Tabelle 29-1 gegeben. Die Datenstruktur der blattphysiognomischen Charakterisierung der Taxa entspricht Matrix A in Abbildung 14-1 (vergl. auch Abb. 13-1).

Die hier neu eingeführte Methode der Datenzusammenstellung aus synthetischen chorologischen Florenlisten und die daraus abgeleiteten blattphysiognomischen Eigenschaften der Vegetation hat gegenüber der bisher etablierten CLAMP-Methode zahlreiche Vorteile:

2. Angewandte Methoden

1. Die Methode erlaubt die Zusammenstellung von Datensätzen mit großer räumlicher Ausdehnung und hoher Datendichte des jeweiligen Untersuchungsgebietes.
2. Durch die Nutzung von Rasterzellen zur Datenerhebung werden nur lokal auf die Blattphysiognomie wirkenden mikro-skaligen Umweltfaktoren, wie edaphische oder mikroklimatische Effekte vermieden. Diese beiden Größen können die Umweltfaktoren auf makro-skaligem Niveau z.T. jedoch überlagern und somit zu Verfälschungen führen (GIVNISH 1979; TURNER 1994). Die nach dieser Methode erstellten Daten repräsentieren daher im Gegensatz zu den im Freiland gesammelten Informationen den regionalen Charakter einer zonalen Klimaxvegetation.
3. Der anthropogene Einfluß betrifft nahezu die gesamte Waldvegetation in Europa und wesentliche Teile des östlichen Nord-Amerikas in der unmittelbaren Umgebung von Zivilisation. Daher birgt die Sammlung von Daten in einer „realen“ Waldvegetation im Freiland immer auch einen anthropogenen Einfluß, der nur durch die Berücksichtigung der potentiell natürlichen Vegetation vermieden werden kann.
4. Für die Erstellung blattphysiognomischer Datensätze gibt es keine allgemein akzeptierte „beste“ Methode, die eine objektive Auswahl der Waldgebiete gewährleistet. Daher wurden zahlreiche verschiedene Methoden zur Datenzusammenstellung benutzt (DOLPH & DILCHER 1979; WOLFE 1993; WILF 1997; JACOBS 1999), die jedoch einen direkten Vergleich der Daten erschweren. Blattphysiognomische Daten, die auf der Methode der synthetischen chorologischen Floren beruhen, sind ein Schritt zur Standardisierung der Datensätze.
5. Aufgrund der Tatsache, daß bei der Bewertung der physiognomischen Eigenschaften der Blätter auf Literaturangaben in Gehölzfloren zurückgegriffen wurde, konnte die gesamte intraspezifische Variabilität berücksichtigt werden. Im Gegensatz hierzu wird bei der CLAMP-Methode ein auf individuellen Blättern basierender kleinerer physiognomischer Ausschnitt an der Gesamtvariabilität des Taxons von der jeweiligen Sammelstelle ausgewertet.

Dieser synthetische Ansatz zu Datenzusammenstellung birgt aber auch Nachteile gegenüber der CLAMP-Methode, die vor allem den Verlust von Information auf kleinskaligem Niveau betreffen wie z.B. kleinräumige, lokale Veränderungen von Physiognomie und Umweltparametern, die aufgrund von Expositionsunterschieden zustande kommen. Diese kleinräumigen Fluktuationen treten in Gebieten auf, die durch starke Reliefunterschiede geprägt sind. Untersuchungen mit dieser Methode in solchen Regionen erfordern räumlich hochauflösende Rasterdaten in einer Größenordnung von wenigen Kilometern. Nachteilig wirkt sich bei der Anwendung dieser Methode auch die Tatsache aus,

daß die erforderlichen Verbreitungskarten von Gehölzpflanzen nicht von allen Regionen der Erde in ausreichender Qualität vorliegen. Dies gilt insbesondere für tropische Regionen und Teile der Südhemisphäre, so daß zum gegenwärtigem Zeitpunkt dieser methodische Ansatz nur auf bestimmte ausgewählte Regionen der Erde angewandt werden kann.

2.1.2 Klimatologische Daten

Die für das Untersuchungsgebiet relevanten Klimadaten wurden dem globalen Klimadatensatz von NEW et al. (1999) mit einer räumlichen Auflösung von $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ geographischer Länge/Breite entnommen. Dieser Rasterdatensatz enthält Daten zu Temperatur, Niederschlag, Insolation und Luftfeuchte der Klimaperiode von 1961 – 1990. Aus diesen Daten wurde für die Charakterisierung des Untersuchungsgebietes insgesamt 16 klimatologische Parameter zusammengestellt (vergl. Tab. 37-1). Zu den untersuchten klimatischen Parametern gehören: die mittlere Jahrestemperatur MAT , mittlere Temperatur des kältesten T_{min} und des wärmsten Monats T_{max} im Jahr, mittlerer Jahresniederschlag MAP , mittlerer Niederschlag des trockensten P_{min} und des feuchtesten Monats P_{max} im Jahr sowie der mittlere Niederschlag der drei trockensten aufeinanderfolgenden Monate P_{3min} im Jahr. Außerdem wurden einige für vegetationskundliche Untersuchungen relevante klimatische Parameter einbezogen: die mittlere jährliche Temperatursumme T_{sum} , die sich aus Summe der täglichen Mitteltemperaturen des gesamten Jahres berechnet; die Länge der Vegetationsperiode GSL , die der Anzahl der Monate pro Jahr mit Temperaturen von mehr als 10°C entspricht; die Anzahl der Bodenfrosttage pro Jahr FD ; die Anzahl der Regentage pro Jahr PD und der Niederschlag in der Vegetationsperiode PGS . Ferner wurden noch Parameter wie die maximale tägliche DTR und jährliche ATR Temperaturschwankung, der mittlere Wasserdampfdruck in der Atmosphäre VAP und die mittlere Globalstrahlung pro Jahr RAD in die Untersuchungen einbezogen. Die Struktur der Daten entspricht Matrix D in Abbildung 14-1 (vergl. auch Abb. 13-1).

2.1.3 Ökologische Daten

Zusätzlich zu den floristischen und klimatologischen Daten wurden weitere ökologisch relevante Parameter wie die Artendiversität $spec$, der Anteil immergrüner Taxa eg , die potentielle Biomasse m_{bio} und der Blattflächen-Index lai der Vegetation in den Datensatz aufgenommen. Außerdem wurde ein digitales Höhenmodell in den Datensatz integriert.

Die Anzahl der Arten pro Rasterzelle wurde direkt aus den bereits erwähnten synthetischen chorologischen Florenlisten entnommen, während zur Bestimmung des Anteils immergrüner Taxa in der Vegetation zusätzlich Angaben zur Periodizität des Laubwechsels aus Standard-Floren entnommen wurden.

2. Angewandte Methoden

Unter der potentiellen Biomasse ist hier die Menge an pflanzlicher Biomasse, die im Laufe eines Jahres unter optimalen Photosynthesebedingungen akkumuliert wird, zu verstehen. Der benutzte Rasterdatensatz basiert auf der Arbeit von LIETH (1972) und ist über die „Food and Agricultural Organization of the United Nations“ zu erhalten (<http://www.fao.org/SD/EIdirect/climate/EIsp0002.htm>). Die Maßeinheit der potentiellen Biomasse ist „Gramm Trockenmasse“ pro „Quadratmeter“ und „Jahr“ [$\text{g}/\text{m}^2/\text{yr}$].

Der Datensatz des Blattflächenindex (HAGEMANN et al. 1999), der in dieser Studie verwendet wurde, bezieht sich ausschließlich auf die Hauptvegetationsphase im Sommerhalbjahr, da im Untersuchungsgebiet nur Angiospermen in den floristischen Daten berücksichtigt wurden. Regionen mit einem hohen Anteil von Gymnospermen in der Vegetation wie z.B. die boreale Zone, zeigen einen negativen Effekt bei der Korrelation des Blattflächenindex mit der Blattphysiognomie von Angiospermen-Gehölzen.

Aufgrund der Tatsache, daß sich klimatische Parameter mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel beträchtlich verändern können, wurde für jede Rasterzelle des Datensatzes die mittlere Höhe bestimmt. Hierfür wurde ein digitales Höhenmodell (GLOBE NOAA; <http://www.ngdc.noaa.gov/seg/topo/gltiles.shtml>) mit einer 1-Kilometer-Auflösung auf die in unserer Untersuchung benutzten 0.5° -Rasterzellen durch Mittelwertbildung der Höhen angepasst (Abb. 19-1).

2.1.4 Zusammenstellung des Kalibrationsdatensatzes

Für jede Rasterzelle wurde die prozentuale blattphysiognomische Zusammensetzung der Flora berechnet. Dies geschah auf Grundlage der blattphysiognomischen Eigenschaften der an der jeweiligen synthetischen Florenliste beteiligten Arten. Die Berechnung der blattphysiognomischen Zusammensetzung wurde in Anlehnung an WOLFE (1993) für alle 25 berücksichtigten Blattmerkmale einer Flora durchgeführt. Die Struktur der Daten entspricht Matrix C in Abbildung 14-1 (vergl. auch Abb. 13-1).

Nicht alle synthetischen Floren der 5166 Rasterzellen sind zur Berechnung der prozentualen blattphysiognomischen Zusammensetzung geeignet. Die Artendiversität der verschiedenen synthetischen Floren des Rasters stellt einen limitierenden Faktor dar: Es existieren sehr artenarme Rasterzellen mit lediglich nur 2 Taxa während andere mit bis zu 70 Angiospermen-Gehölzen hoch divers sind (vergl. Abb. 19-2). Damit die Berechnung der blattphysiognomischen Zusammensetzung einer Flora einen statistisch stabilen Wert ergibt, wurden nur solche Rasterzellen mit mindestens 25 Arten für den Kalibrationsdatensatz berücksichtigt.

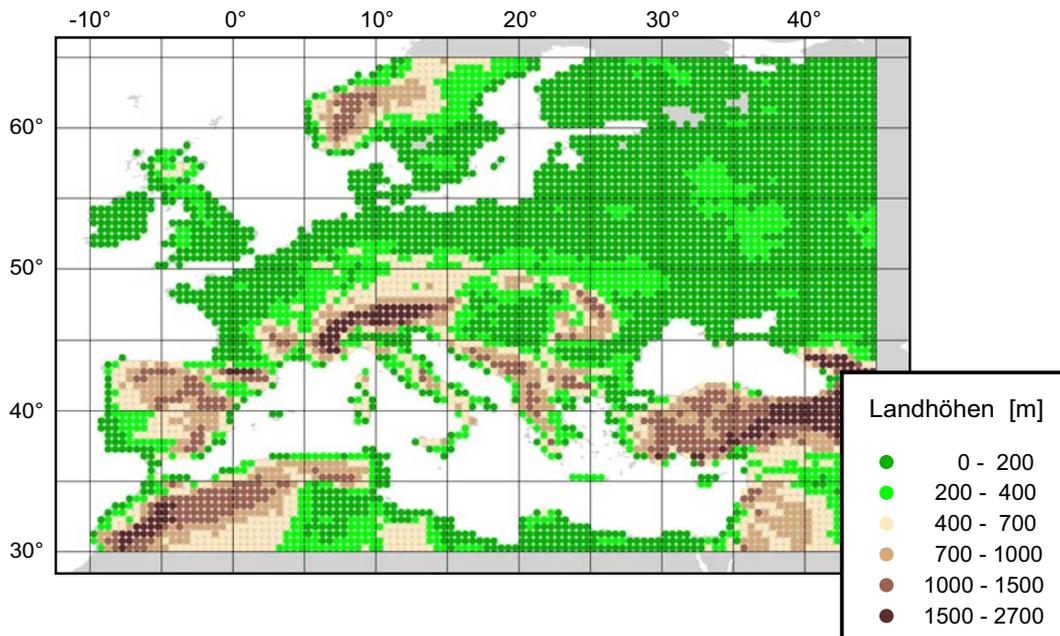


Abbildung 19-1:

Landhöhenverteilung in Europa ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$ Auflösung); der hieraus erstellte Kalibrationsdatensatz enthält nur Rasterzellen, deren Höhe unter 400 m liegen (grüne Rasterzellen).

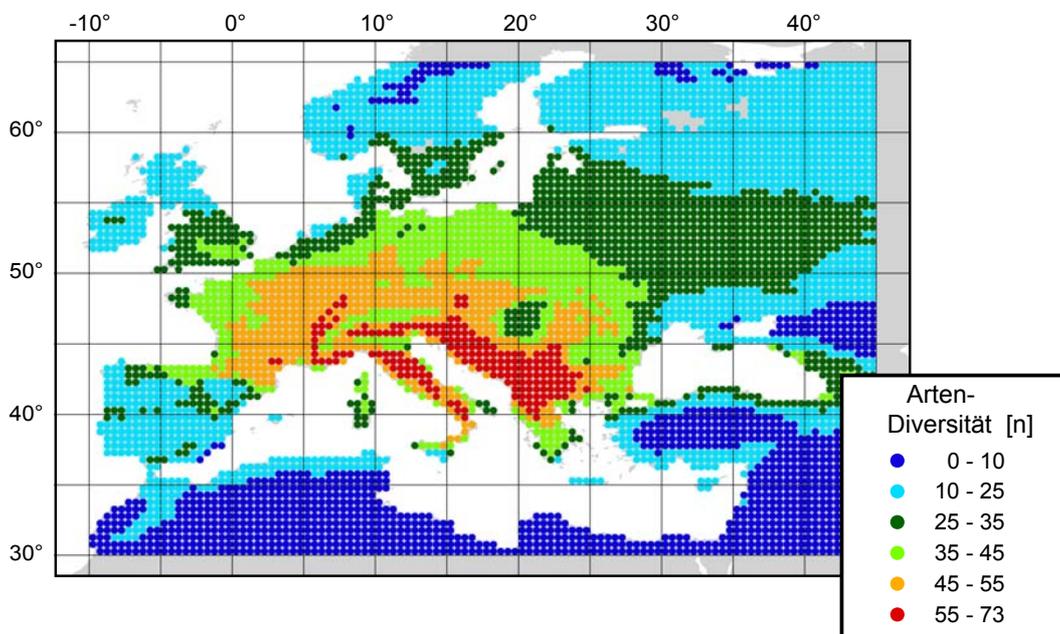


Abbildung 19-2:

Verteilungsmuster der Arten-Diversität von 108 Angiospermengehölz-Taxa in Europa ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$ Auflösung); der hieraus erstellte Kalibrationsdatensatz enthält nur Rasterzellen, die mindestens 25 Taxa beinhalten (grüne, orange und rote Rasterzellen).

2. Angewandte Methoden

Außerdem wurde eine Einschränkung des Höhenintervalls der für den Kalibrationsdatensatz geeigneten Rasterzellen getroffen: Die Spannweite der Höhen in den Rasterzellen reicht von Meeresniveau bis zu 2700 m. In der vorausgegangenen Studie von WOLFE (1993) wurden zahlreiche „subalpine“ Probenpunkte nachträglich bei der Auswertung nicht berücksichtigt, da sie anomale blattphysiognomische Eigenschaften im Vergleich zu Tieflandflora aufwiesen. Um diese, bisher noch nicht verstandenen komplexen Höheneinflüsse auf die Blattphysiognomie der Vegetation zu vermeiden, wurden nur diejenigen Rasterzellen, mit einer Höhe von maximal 400 m im Kalibrationsdatensatz berücksichtigt.

Der Ausschluß von Rasterzellen mit Höhen von mehr als 400m (braune Rasterzellen in Abb. 19-1) und mit einer Diversität von weniger als 25 Arten (blaue Rasterzellen in Abb. 19-2) ergibt einen blattphysiognomischen Kalibrationsdatensatz von 1835 Rasterzellen (schwarze Rasterzellen in Abb. 12-1). Alle weiteren Untersuchungen bezüglich des Zusammenhangs von Umweltparametern und Blattphysiognomie basieren auf diesem Kalibrationsdatensatz, der zur Vereinfachung im folgenden „European Leaf Physiognomic Approach“ (ELPA) genannt wird.

2.2 Transferfunktionen (siehe Kapitel 3)

Um den Zusammenhang zwischen der blattphysiognomischen Zusammensetzung einer Flora und deren Umweltparametern zu analysieren, wurden verschiedene statistische Methoden wie einfache (simple) lineare Regression (SLR), multiple lineare Regression (MLR) und Ordinationstechniken angewandt. Jede dieser Methoden hat ihre spezifischen Vor- und Nachteile, aber ihre Kombination kann ein umfassendes Bild bei der Beschreibung der Beziehungen liefern.

2.2.1 Lineare Regression

Alle linearen Transferfunktionen wurden mit Hilfe des Statistikprogramms „Statistica 5.0“ erstellt. Transferfunktionen, die auf einfacher linearer Regression beruhen, wurden nur für einige Parameter erstellt, um Vergleiche zu bereits bestehenden Transferfunktionen anderer Publikationen (WOLFE 1979, WILF 1997) zur Blattphysiognomie anzustellen. Transferfunktionen, die auf multipler linearer Regression beruhen, beschreiben einen Umweltparameter (abhängige Variable) - z.B. die mittlere Jahrestemperatur - als Funktion von verschiedenen blattphysiognomischen Parametern (unabhängige Variablen) (JONGMAN et al. 1995). Bei der Erstellung der multiplen linearen Transferfunktionen wurden nur die vier statistisch bedeutsamsten blattphysiognomischen Parameter durch „forward stepwise regression“ in die Gleichung aufgenommen. Die Transferfunktionen entsprechen der allgemeinen Form (Formel 21-1):

Formel 21-1: $y_{est} = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3 + b_4x_4$

mit y_{est} : berechneter Wert des Umweltparameters
 b_i : Koeffizient
 x_i : relative Häufigkeit des blattphysiognomischen Parameters (in Prozent)

Die Qualität der verschiedenen Transferfunktionen sind abhängig von der Differenz zwischen dem berechneten Wert (y_{est}) und dem tatsächlichen Wert (y_{real}) des Umweltparameters. Zur Beurteilung der Qualität der Transferfunktionen wurden daher drei Koeffizienten benutzt:

(1) Bestimmtheitsmaß (r^2); (2) Standardfehler der Abschätzung (SE); (3) Verhältnis von SE zur gesamten Spannweite des Umweltparameters im Kalibrationsdatensatz (Standard Error Ratio: SE_R)

Die Berechnung des Bestimmtheitsmaßes (r^2) wird als allgemein bekannt vorausgesetzt; Standardfehler der Abschätzung (SE) und Standard Error Ratio (SE_R) berechnen sich wie folgt:

Formel 21-2:
$$SE = \sqrt{\frac{\sum (y_{est} - y_{real})^2}{n - 1}}$$

mit SE : Standardfehler der Abschätzung
 y_{est} : berechneter Wert des Umweltparameters
 y_{real} : tatsächlicher Wert des Umweltparameters
 n : Anzahl der Rasterzellen im Kalibrationsdatensatz

Formel 21-3:
$$SE_R = \frac{SE}{y_{real(max)} - y_{real(min)}} \times 100\%$$

mit SE_R : (Standard Error Ratio) Verhältnis vom SE zur gesamten Spannweite des Umweltparameters im Kalibrationsdatensatz
 SE : Standardfehler der Abschätzung
 $y_{real(max)}$: Maximum der tatsächlichen Werte des Umweltparameters im Kalibrationsdatensatz
 $y_{real(min)}$: Minimum der tatsächlichen Werte des Umweltparameters im Kalibrationsdatensatz

2. Angewandte Methoden

Der Wert von SE_R für einen bestimmten Umweltparameter kann als Maß für die Größe des Standardfehlers SE im Verhältnis zur Spanne $y_{real(max)} - y_{real(min)}$ des Umweltparameters im Kalibrationsdatensatz betrachtet werden (vergl. Tab. 40-1, 40-2 und 40-3). Die Spanne eines Umweltparameters im Kalibrationsdatensatz wird als Umweltgradient bezeichnet. Ein geringer Wert SE_R eines Umweltparameters bedeutet also einen geringen Standardfehler SE im Verhältnis zur Größe des Umweltgradienten im Kalibrationsdatensatz.

2.2.2 Ordinationsverfahren

Im Gegensatz zur MLR werden bei Ordinationsverfahren die Korrelationen aller blattphysiognomischer Merkmale und Umweltvariablen gleichzeitig analysiert und bewertet. Ordination im weiten Sinne bedeutet, die Daten – sowohl Umweltdaten als auch floristische Daten – entlang von Gradienten „anzuordnen“: „Ordination primarily endeavours to represent sample and species relationships as faithfully as possible in a low-dimensional space“ (GAUCH 1982). Das wesentliche Prinzip der Ordination beruht auf der Projektion von Daten aus einem viel-dimensionalen Merkmalsraum, der durch die betreffenden Variablen gebildet wird, auf eine (zweidimensionale) Ebene. Somit wird bei allen Ordinationsverfahren die Anzahl von vielen auf wenige – jedoch dominante – Merkmalsdimensionen reduziert. Die so projizierten Daten können graphisch dargestellt und sowohl qualitativ als auch quantitativ analysiert werden (vergl. Abb. 46-1, 62-1 und 66-1).

Um ein adäquates Ordinationsverfahren auszuwählen, wurden die untersuchten Daten auf ihr statistisches „response model“ (monoton, unimodal, bimodal) hin untersucht (JONGMAN et al. 1995). Maßgeblich für das jeweilige „response model“ ist die Länge der Umweltgradienten im untersuchten Datensatz. Die Gradientenlänge wird in „standard deviation units of species turnover (SD)“ ausgedrückt (TER BRAAK & SMILAUER 1998): Bei einer Gradientenlänge von $SD > 4$ liegt eine deutliche unimodale Verteilungsform der Daten vor; bei Werten von $SD < 3 - 4$ liegt eine monotone Verteilungsform der Daten vor. Der Wert von $SD = 0.8$ zeigt, daß im hier untersuchten Kalibrationsdatensatz relativ kurze Umweltgradienten vorliegen, und somit ein monotones „response model“ bei Analyse der Daten zu berücksichtigen ist. Aufgrund dieser relativ kurzen Umweltgradienten wurde als Ordinationsverfahren die „Redundancy Analysis“ (RDA) gewählt (TER BRAAK & SMILAUER 1998). Die RDA nimmt eine lineare Korrelation der analysierten Parameter an und repräsentiert eine kanonische Form der Hauptkomponentenanalyse (PCA). Diese, zu den direkten Ordinationsverfahren zählende Methode, wurde mit dem Statistik-Programm „CANOCO 4.02“ durchgeführt. Direkte Ordinationsverfahren berücksichtigen sowohl Vegetations- als auch Umweltdaten in der Analyse. Im Gegensatz hierzu werden bei indirekten Ordinationsverfahren – z.B. der PCA, die nur Vegetationsdaten analysiert – Umweltparameter indirekt aus der Ordination

abgeleitet. Die Ausgangsdaten für die RDA entsprechen der Form von Matrix E in Abbildung 14-1 (vergl. auch Abb. 13-1).

2.3 Cluster-Analyse der blattphysiognomischen Daten (siehe Kapitel 4)

Entsprechend dem Konzept von „Pflanzengesellschaften“ in der Pflanzensoziologie, die als typische Vergesellschaftung von Pflanzen mit einer charakteristischen Artenkombination innerhalb eines Habitats definiert sind, wurden in dieser Arbeit „blattphysiognomische Vergesellschaftungen“ untersucht. Unter einer blattphysiognomischen Gesellschaft ist eine für einen bestimmten Lebensraum typische Gemeinschaft von Laubblättern mit charakteristisch dominierenden blattphysiognomischen Merkmalen (Symphysiognomie) zu verstehen. Die Clusteranalyse wurde durchgeführt, um festzustellen, inwiefern verschiedene Vegetationstypen (und somit blattphysiognomische Vergesellschaftungen) spezifische blattphysiognomische Charakteristika besitzen und ob diese zur Vegetationsklassifikation herangezogen werden können (vergl. Abb. 13-1). Durch die Clusteranalyse kann die qualitative blattphysiognomische Zusammensetzung verschiedener Vegetationstypen analysiert und auf signifikante Unterschiede hin geprüft werden. Ferner ermöglicht die Clusteranalyse eine Abschätzung über die blattphysiognomische Diversität (homogene oder heterogene Zusammensetzung der verschiedenen Blattcharaktere) von Laubblattgesellschaften unterschiedlicher Lebensräume.

Es wurde eine hierarchische Clustermethode (JONGMAN et al. 1995) mit dem Statistikprogramm „SPSS 10.0“ durchgeführt, wobei die „quadrierte Euklidische Distanz“ als Distanzmaß und „Ward’s method“ als Fusionsregel benutzt wurde. Bei der Clusteranalyse wurde zum einen die quantitative blattphysiognomische Zusammensetzung und zum anderen die qualitative Zusammensetzung der Floren untersucht.

2.3.1 Quantitative blattphysiognomische Zusammensetzung von Floren

Mit Hilfe der Clusteranalyse wurden diejenigen Rasterzellen zu Gruppen zusammengefaßt, welche ähnliche prozentuale Häufigkeiten der blattphysiognomischen Merkmale in ihren Floren aufwiesen. Somit konnten eigenständige Cluster gebildet werden, die auf Ähnlichkeiten in der quantitativen blattphysiognomischen Zusammensetzung von Floren basieren (vergl. Abb. 58-1). Jeder dieser Cluster repräsentiert eine räumlich klar umgrenzte Vegetationseinheit mit charakteristischen blattphysiognomischen Eigenschaften. Für die weitere Auswertung der Clusteranalyse wurden aus diesen Clustern fünf übergeordnete Cluster-Gruppen gebildet, die geographisch deutlich hervortretende Vegetationsgürtel bilden. Hierfür wurden Cluster mit Distanzmaßwerten (D) von

2. Angewandte Methoden

$D < 4.0$ zusammengefaßt. Anhand der geographischen Ausdehnung einer Cluster-Gruppe konnten die zugehörigen Umweltparameter der betreffenden Regionen bestimmt und eine Charakterisierung des jeweils okkupierten Lebensraums vorgenommen werden. Das Verbreitungsmuster der blattphysiognomischen Vegetationseinheiten wurde anschließend mit bereits bestehenden Vegetations- und Klimaklassifikationen (PRENTICE et al. 1992; BAILEY 1998; KÖPPEN 1931) verglichen. Die Ausgangsdaten dieser Clusteranalyse entsprechen der Struktur von Matrix E in Abbildung 14-1; das resultierende Dendrogramm entspricht Dendrogramm II.

Des Weiteren wurden die blattphysiognomischen und klimatischen Charakteristika der fünf Cluster-Gruppen miteinander verglichen. Hierfür wurde eine Ordination der Daten mittels einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) durchgeführt, und der physiognomische und klimatische Merkmalsraum der Cluster-Gruppen abgebildet (vergl. Abb. 62-1 und 66-1). Die fünf Cluster-Gruppen sind im Ordinationsdiagramm durch jeweils ein Clusterzentrum und das dazugehörige 95 %-Vertrauensintervall charakterisiert. Sowohl das Clusterzentrum als auch das dazugehörige 95 %-Vertrauensintervall wurde aus den Eigenwerten („sample scores“ in der Terminologie von CANOCO; vergl. TER BRAAK & SMILAUER 1998) der Hauptkomponentenanalyse berechnet.

2.3.2 Qualitative blattphysiognomische Zusammensetzung von Floren

Die Diversität nimmt als vegetationsökologischer Parameter eine zentrale Stellung bei zahlreichen floristischen Untersuchungen ein. In dieser blattphysiognomischen Studie soll jedoch im Unterschied zu der häufig verwendeten „Arten-“ oder „Bio-Diversität“ (α -, β -, γ -Diversität; vergl. DIERSCHKE 1994) die „blattphysiognomische Diversität“ von Floren analysiert werden. Die Erfassung der physiognomischen Diversität von Floren ermöglicht die Unterscheidung von Regionen mit hoher bzw. niedriger Variabilität in ihrer blattphysiognomischen Zusammensetzung (vergl. BOX 1981). So weisen z.B. physiognomisch homogene Floren nur geringe Unterschiede in der Ausprägung der Blattmerkmale auf, während in physiognomisch heterogenen Floren nahezu alle Blattmerkmale in unterschiedlichen Ausprägungen vorliegen.

Um die blattphysiognomische Diversität der Vegetation im Untersuchungsgebiet zu analysieren, wurden die 108 untersuchten Taxa im Hinblick auf die Ausprägung ihrer 25 Blattmerkmale („Merkmal vorhanden“ oder „Merkmal nicht vorhanden“) geclustert. Die Ausgangsdaten für diese Clusteranalyse entsprechen Matrix A in Abbildung 14-1: die Zeilen repräsentieren Taxa, die Spalten Blattmerkmale in Form von „presence/absence-Daten“. Das resultierende Dendrogramm entspricht Dendrogramm I in Abbildung 14-1.

Anhand des resultierenden Dendrogramms (Abb. 110-1 im Appendix. A) wurden 15 physiognomische Gruppen von Blattyten unterschieden. Die Gruppen wurden durch das Zusammenfassen von Taxa mit

Distanzmaßwerten (D) von $D < 10.0$ gebildet. Jede Gruppe setzt sich aus den für sie blattphysiognomisch charakteristischen Taxa zusammen. Mit Hilfe synthetischer Florenlisten wurde für jede Rasterzelle die Anzahl der vertretenen Blattpflanzen-Gruppen bestimmt. Somit ist beispielsweise eine Flora, in der viele der 15 physiognomischen Gruppen von Blattpflanzen vertreten sind, blattphysiognomisch divers (heterogen); eine Flora mit nur wenigen vertretenen Gruppen ist als blattphysiognomisch homogen einzustufen. Durch die Untersuchung der blattphysiognomischen Diversität von Floren sind Rückschlüsse möglich, wie sich Umweltfaktoren verschiedener Regionen auf die Entwicklung unterschiedlicher physiognomischer Blattmerkmale auswirken.

2.4 Anwendung der Methoden auf fossile Blattpflanzen (siehe Kapitel 5)

Zur Rekonstruktion der paläoklimatischen Verhältnisse fossiler Blattpflanzen stehen generell zwei methodisch unterschiedliche Ansätze zur Verfügung:

- (1) der konstruktions-morphologische Ansatz, der insbesondere blattphysiognomische Merkmale bei der Rekonstruktion des Paläoklimas berücksichtigt (z.B. BAILEY & SINNOTT 1915, 1916; WOLFE 1969, 1971, 1993; DOLPH & DILCHER 1979; WIEMANN et al. 1998; JACOBS 1999);
- (2) der auf phylogenetischer Verwandtschaft basierende Ansatz, bei dem die klimatischen Ansprüche der nächsten lebenden Verwandten (nearest living relatives: NLR) eines fossilen Taxons berücksichtigt werden (z.B. AXELROD & BAILEY 1969; HICKEY 1977; MOSBRUGGER & UTESCHER 1997).

Bei der Anwendung der Rekonstruktionsmethoden auf fossile Floren im Rahmen dieser Studie ist der erstgenannte Ansatz durch die vorab beschriebenen Transferfunktionen, Ordinationsverfahren und Cluster-Methoden vertreten, während der zweite Ansatz durch die „Koexistenz-Methode“ (MOSBRUGGER & UTESCHER 1997) vertreten ist. Aufgrund der methodologisch grundlegend unterschiedlichen Ansätze dieser beiden Rekonstruktions-„Philosophien“ sind die Ergebnisse der rekonstruierten paläoklimatischen Verhältnisse fossiler Floren unabhängig voneinander und sie eignen sich daher zur Gegenüberstellung. Sowohl der blattphysiognomische Ansatz als auch die Koexistenzmethode berücksichtigen nur die Präsenz eines Taxons und nicht dessen Abundanz in einer fossilen Flora. Daher können taphonomische Einflüsse auf die Florenzusammensetzung, die die Abundanzwerte betreffen weitgehend ausgeschlossen werden.

Paläoklimatische Abschätzungen nach der Koexistenzmethode basieren auf der Grundannahme, daß die klimatischen Anforderungen eines fossilen Taxons ähnlich denen eng verwandter Taxa sind (HEER 1859; SCHWARZBACH 1974; CHALONER & CREBER 1990). Bei dieser Methode wird für jeden Klimaparameter das Koexistenzintervall der NLR aller fossilen Taxa einer Paläoflora bestimmt (vergl.

2. Angewandte Methoden

Abb. 26-1). Hierfür ist die Zusammenstellung einer kompletten Florenliste der fossilen Fundstelle notwendig. Die Ergebnisse dieser Methode sind zum einen von einer möglichst nahen phylogenetischen Verwandtschaft zwischen fossilem Taxon und dem NLR abhängig und zum anderen von einer möglichst hohen Anzahl verschiedener Taxa in der fossilen Flora. Ferner sollten die NLR zu möglichst diversen, weitverbreiteten Taxa gehören, deren klimatische Toleranzen eng an anatomische oder physiologische Merkmale gebunden sind (WING & GREENWOOD 1993).

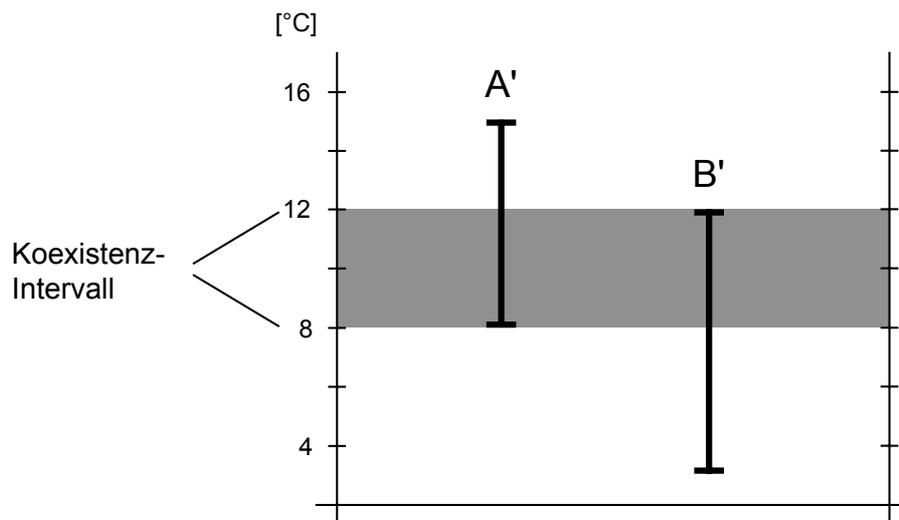


Abbildung 26-1:

Koexistenzintervall für die mittlere Jahrestemperatur zweier fossiler Taxa; A' und B' sind die nächsten lebenden Verwandten der fossilen Taxa A und B (verändert nach MOSBRUGGER & UTESCHER 1997).

Es wurden drei fossile Blattfloren aus dem Tertiär mit Hilfe der beiden genannten Paläoklimarekonstruktions-Ansätze bearbeitet und die Ergebnisse mit hierzu bestehenden Literaturangaben bzw. Klimarekonstruktionsmethoden wie z.B. CLAMP verglichen. Für die Abschätzungen der paläoklimatischen Verhältnisse der drei fossilen Floren wurden folgende Methoden angewandt:

1. Synphysiognomische Zuordnung der fossilen Blattfloren zu blattphysiognomischen Clustern durch indirekte Ordinationsverfahren (Hauptkomponentenanalyse, PCA)
2. Transferfunktionen, die auf multipler linearer Regression (MLR) basieren
3. Transferfunktionen, die auf direkten Ordinationsverfahren (Redundancy-Analyse, RDA) basieren
4. CLAMP-Verfahren (WOLFE 1993, 2001)
5. Koexistenz-Ansatz (MOSBRUGGER & UTESCHER 1997)

Die blattphysiognomische Charakterisierung der drei fossilen Floren wurde auf der Grundlage von Originalfundstücken einerseits und von Phototafeln publizierter Floren andererseits durchgeführt. Die Berechnung paläoklimatischer und ökologischer Parameter durch die Zuweisung einer fossilen Flora aufgrund synphysiognomischer Ähnlichkeit zu einem blattphysiognomischen Cluster erfolgte anhand der zuvor in Abschnitt 2.3.1 beschriebenen Cluster-Methode. Hierbei wurden die blattphysiognomischen Zusammensetzungen der fossilen Floren als „passive Proben“ (TER BRAAK & SMILAUER 1998) in die Ordination einbezogen und konnten somit einer Cluster-Gruppe zugeordnet werden (vergl. Abb. 87-1). Die Umweltcharakteristika dieser Cluster-Gruppe, entsprechen denen der fossilen Blattfloren. Anhand der ermittelten prozentualen blattphysiognomischen Zusammensetzung der fossilen Floren wurden mit Hilfe von Transferfunktionen (MLR, RDA) verschiedene paläoklimatische und ökologische Parameter errechnet (siehe Abschnitt 2.2). Für die Anwendung des Koexistenzansatzes auf die fossilen Blattfloren wurde auf überarbeitete Florenlisten der drei untersuchten Fundstellen zurückgegriffen (Monod-Rivaz: BERGER 1994; Schrotzburg: HANTKE 1954; Kővágó-oldal: ERDEI & HIR 2002). Die paläoklimatische Auswertung der Floren durch die CLAMP-Methode (WOLFE 1993) wurde entsprechend den Anweisungen der von WOLFE (2001) zitierten Internet-Seite durchgeführt.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

3.1 Verteilungsmuster der Artendiversität

Obwohl die Artendiversität kein blattphysiognomisches Merkmal ist, soll sie hier vorangestellt werden, da es sich um einen grundlegenden ökologischen Parameter handelt, der auch die blattphysiognomische Zusammensetzung der Vegetation beeinflusst. Es sei hier nochmals betont, daß in dieser Studie ausschließlich dikotyle Holzgewächse der Angiospermen berücksichtigt wurden.

Das Verteilungsmuster zeigt ein Diversitätszentrum in der submediterranen Region des Balkans mit bis zu 73 Arten pro Rasterzelle (Abb. 19-2 und Abb. 76-1A). Ausgehend von diesem Diversitätszentrum ist in alle Richtungen eine Abnahme der Artendiversität zu beobachten. Die Prä- und postglazialen Migrationsrouten entlang des Rhonetals im Westen und des Donautals im Osten der Alpen zeichnen sich durch relativ hohe Artenzahlen aus. Isolierte Beckenlagen wie z.B. in der Ungarischen Tiefebene (Pannonisches Becken) oder in den nördlichen Regionen Spaniens sind auffallend artenarm.

Das Grundmuster der Artendiversitäts-Verteilung kann auf die makroklimatischen Gegebenheiten des Untersuchungsgebietes zurückgeführt werden: Die artenreiche submediterranen Regionen des Balkans sind durch ein überwiegend warm-humides Klima charakterisiert, während die geringe Anzahl von Gehölzen in den hohen Breiten durch die niedrige Jahresmitteltemperatur in Verbindung mit geringen Niederschlägen bedingt ist. Dasselbe gilt für die mediterranen Regionen von Südspanien, Nordafrika und Kleinasien, wo hohe Jahresmitteltemperatur in Verbindung mit geringen Niederschlägen die relativ geringe Artenzahl von Gehölzen bedingen. In diesen warm- bzw. kühl-trockenen Gebieten Süd- bzw. Nordeuropas bilden jedoch Gymnospermen einen wesentlichen Bestandteil in der Gehölzvegetation. Von diesem allgemeinen Grundmuster weichen einige Regionen ab, in denen mesoklimatische Einflüsse die großräumigen makroklimatischen Gegebenheiten überlagern. Dies ist z.B. in der bereits erwähnten Tiefebene des Pannonischen Beckens der Fall, wo die lokale Trockenheit durch niedrige Jahresniederschläge eine geringere Artenzahl bedingt (vergl. Abb. 44-1A).

3.2 Verteilungsmuster blattphysiognomischer Parameter

Die relativen Abundanzen der 25 untersuchten Blattmerkmale des Kalibrationsdatensatzes sind in Tabelle 29-1 dargestellt. Die Betrachtung der Mittelwerte zeigt, daß einige Blattmerkmale wie z.B.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

„Blätter einfach“ (90.2 %), „Apex spitz“ (80.7 %) und „Länge/Breite 1-2:1“ (60.6 %) prozentual stark in der europäischen Vegetation vertreten sind. Im Gegensatz hierzu sind Blattmerkmale wie z.B. sehr kleine Blätter mit „Leptophyll 1“ (0 %), „Leptophyll 2“ (0.6 %) bzw. sehr große Blätter mit „Mesophyll 3“ (1.3 %) kaum in der Vegetation vorhanden.

Tabelle 29-1:

Prozentualer Anteil der blattphysiognomische Merkmale in der europäischen Vegetation mit Minimum-, Maximum-, Mittelwerten und Spannen im Kalibrationsdatensatz; * weitere Details zur Definition der Blattmerkmale sind in WOLFE (1993) gegeben; die Verteilungsmuster der grau unterlegten Merkmale sind in Abbildungen 32-1, 33-1 und 35-1 dargestellt.

	Blattmerkmal	Abk.	Definition	Min [%]	Max [%]	Ø [%]	Spanne
1	Blatt ungeteilt	<i>le_simp</i>	ungefiedert	80.0	96.6	90.2	16.6
2	Blatt gelappt	<i>le_lobe</i>	*	7.1	35.2	21.5	28.1
3	Blattrand ganzrandig	<i>ma_enti</i>	*	11.1	48.0	25.5	36.9
4	Blattgröße: Leptophyll 1	<i>ls_lep1</i>	< 20 mm ²	0.0	2.0	0.0	2.0
5	Blattgröße: Leptophyll 2	<i>ls_lep2</i>	20 -80 mm ²	0.0	4.3	0.6	4.3
6	Blattgröße: Microphyll 1	<i>ls_mic1</i>	80 -400 mm ²	4.3	19.2	8.7	14.9
7	Blattgröße: Microphyll 2	<i>ls_mic2</i>	400 -1400 mm ²	28.0	50.0	36.8	22.0
8	Blattgröße: Microphyll 3	<i>ls_mic3</i>	1400 -3600 mm ²	17.7	42.4	34.6	24.7
9	Blattgröße: Mesophyll 1	<i>ls_mes1</i>	3600 -6200 mm ²	6.7	20.3	13.7	13.6
10	Blattgröße: Mesophyll 2	<i>ls_mes2</i>	6200 -10000 mm ²	0.0	8.3	3.6	8.3
11	Blattgröße: Mesophyll 3	<i>ls_mes3</i>	> 10000 mm ²	0.0	3.4	1.3	3.4
12	Lamina Apex: rund	<i>ap_obtu</i>	$\alpha > 90^\circ$	10.0	28.3	16.1	18.3
13	Lamina Apex: spitz	<i>ap_acut</i>	$\alpha < 90^\circ$	66.3	88.0	80.7	21.7
14	Lamina Apex: gebuchtet	<i>ap_emar</i>	*	0.0	8.0	3.2	8.0
15	Lamina Basis: rund	<i>ba_obtu</i>	$\alpha > 90^\circ$	34.3	59.6	48.1	25.3
16	Lamina Basis: spitz	<i>ba_acut</i>	$\alpha < 90^\circ$	13.5	54.0	26.6	40.5
17	Lamina Basis: gebuchtet	<i>ba_emba</i>	*	6.0	33.8	25.2	27.8
18	Lamina: Länge/Breite 1	<i>lw_1</i>	< 1:1	1.9	24.1	16.2	22.2
19	Lamina: Länge/Breite 2	<i>lw_2</i>	1-2:1	34.0	73.3	60.6	39.3
20	Lamina: Länge/Breite 3	<i>lw_3</i>	2-3:1	6.0	30.0	12.0	24.0
21	Lamina: Länge/Breite 4	<i>lw_4</i>	3-4:1	0.0	10.0	2.5	10.0
22	Lamina: Länge/Breite 5	<i>lw_5</i>	> 4:1	0.0	22.0	8.7	22.0
23	Lamina Form: obovat	<i>sh_obov</i>	*	7.1	29.6	20.0	22.5
24	Lamina Form: elliptisch	<i>sh_elli</i>	*	38.2	60.7	49.3	22.5
25	Lamina Form: ovat	<i>sh_ovat</i>	*	22.0	51.1	30.8	29.1
a	kleine Blätter	<i>ls_a</i>	lep1, -2, mic1	4.3	23.1	9.4	18.8
b	mittelgroße Blätter	<i>ls_b</i>	mic2, -3	59.3	80.6	71.4	21.3
c	große Blätter	<i>ls_c</i>	mes1, -2, -3	9.2	25.8	18.6	16.6
d	schmale Blätter	<i>lw_a</i>	l/w > 3:1	0.0	28.0	11.3	28.0
e	mittel schmale/breite Blätter	<i>lw_b</i>	l/w = 1:1 - 3:1	60.0	85.5	72.5	25.5
f	breite Blätter	<i>lw_c</i>	l/w < 1:1	1.9	24.1	16.2	22.2

Die Spannweite der Blattmerkmale (% Max. – % Min.) ist ein Indikator für die Länge der blattphysiognomischen Gradienten im Kalibrationsdatensatz. Blattmerkmale mit einer großen

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Spannweite bilden Umweltparameter wesentlich besser ab als solche mit geringer Spannweite. So zeigen z.B. die Blattmerkmale „basale Blattlamina spitz“ (40.5), „Länge/Breite 2“ (39.3) und „Blatt ganzrandig“ (36.9) große Spannweiten im Untersuchungsgebiet. Diese Blattmerkmale eignen sich daher besser zur Korrelation mit Umweltparametern als Blattmerkmale mit geringerer Spannweite. In den folgenden Abschnitten werden die räumlichen Verteilungsmuster einiger ausgewählter Blattmerkmale kurz beschrieben.

3.2.1 Blattgröße

Um die räumlichen Verteilungsmuster der Blattgrößen darzustellen wurden die acht Blattgrößenklassen zu drei Hauptgruppen zusammengefaßt (vergl. Tab. 29-1; *ls_a-c*): (1) kleine Blätter mit $A < 400 \text{ mm}^2$, (2) mittelgroße Blätter mit $400 \text{ mm}^2 < A < 3600 \text{ mm}^2$ und (3) große Blätter mit $A > 3600 \text{ mm}^2$. Betrachtet man die Gesamtabundanzen der 3 Blattgrößenklassen, so zeigt sich eine deutliche Dominanz von mittelgroßen Blättern mit 60-81 % in europäischen Floren, während kleine Blätter mit 5-23 % und große Blätter mit 9-26 % nur untergeordnet vertreten sind (vergl. Abb. 32-1).

Das Verbreitungsmuster kleiner Blätter (Abb. 32-1A) zeigt eine bimodale Verteilung in Europa: ein Schwerpunkt liegt in den mediterranen Regionen mit einem Anteil von bis zu 23 % in der Vegetation; ein zweiter Schwerpunkt liegt in der skandinavischen Region mit bis zu 16 %. In den dazwischenliegenden Gebieten sind kleine Blätter nur schwach (4-12 %) in der Vegetation vertreten.

Mittelgroße Blätter (Abb. 32-1B) dominieren in der tiefgelegenen küstennahen Vegetation West- und Mitteleuropas mit bis zu 81 %, während süd- und nordeuropäische Regionen durch einen deutlich geringeren Anteil (60 %) mittelgroßer Blätter charakterisiert sind. Ein lokales Maximum mittelgroßer Blätter tritt im tiefliegenden Pannonischen Becken auf.

Die Verbreitung großer Blätter (Abb. 32-C) zeigt ein im Vergleich zu mittelgroßen Blättern nahezu inverses Verteilungsmuster: Große Blätter sind in der Vegetation der küstenfernen kontinentalen Regionen mit einem Anteil von bis 26 % stark vertreten, während atlantisch geprägte westeuropäische und mediterrane Regionen durch einen deutlich geringeren Anteil (9 %) großer Blätter charakterisiert sind.

3.2.2 Blattlängen/-breiten Verhältnis

Ebenso wie bei den Blattgrößenklassen wurden die fünf Klassen von Blattlängen/Blattbreiten-Verhältnissen zu drei Hauptgruppen zusammengefaßt (vergl. Tab. 29-1; *lw_a-c*): (1) länglich-schmale Blätter mit $L:B > 3:1$; (2) Blätter mit mittleren Längen/Breiten-Verhältnissen von $1:1 < L:B < 3:1$; (3) kurz-breite Blätter mit $L:B < 1:1$. Betrachtet man die Gesamtabundanzen der 3 Klassen von Längen/Breiten-Verhältnissen so ist eine deutliche Dominanz von mittel-schmal/breiten Blättern mit

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

60-86 % in europäischen Floren festzustellen. Länglich-schmale Blätter sind mit 0-28 % und kurzebreite Blätter mit 2-24 % nur untergeordnet an der blattphysiognomischen Zusammensetzung europäischer Floren beteiligt (Abb. 33-1).

Das Verteilungsmuster länglich-schmaler Blätter weist einen Süd-Nord Gradienten auf (Abb. 33-1A). Diese Blattform ist mit einem Anteil von bis zu 28 % in den mediterranen Regionen Europas stark vertreten, während sie in Skandinavien kaum in der Vegetation präsent ist (0-7 %). Zu dem mediterranen Schwerpunkt tritt ein weiterer, jedoch weniger ausgeprägter, im Nordosten Europas hinzu.

Die Verteilungsmuster von Blättern mit mittleren Längen/Breiten-Verhältnissen sind durch einen starken Südwest-Nordost Gradienten gekennzeichnet (Abb. 33-1B). Sie sind mit Anteilen von bis zu 86 % in der Vegetation verstärkt in den atlantisch geprägten westlichen Regionen Europas vertreten. In den kontinentalen Regionen im (Nord-) Osten fallen die Anteile auf 60 %, und diese Blattform ist hier deutlich unterrepräsentiert. Die mediterrane Vegetation ist insgesamt durch ähnlich geringe Werte charakterisiert.

Auch bei dem Verteilungsmuster kurzer-breiter Blätter zeigt sich ein Südwest-Nordost Gradient. Die Verbreitung (Abb. 33-1C) zeigt jedoch ein im Vergleich zu Blättern mit mittleren Längen/Breiten-Verhältnissen nahezu inverses Verteilungsmuster: Kurze-breite Blätter sind am stärksten in der Vegetation des kontinentalen Nordostens mit bis zu 24 % vertreten, während in den atlantisch geprägten westlichen und mediterranen Regionen Europas diese Blattform kaum in der Vegetation auftritt (2 %).

Insgesamt zeigt sich bei der Verteilung der Blattform in Europa ein verstärktes Auftreten länglich-schmaler Blätter im Süden und kurzer-breiter Blätter im Norden, also eine Abnahme des Blattlängen/-breiten Verhältnis mit zunehmender geographischer Breite. Dieser allgemeine Trend wurde in ähnlicher Weise auch bei den beiden eingangs erwähnten Untersuchungen innerhalb der Gattung *Salix* (Abb. 5-2) und der Art *Layia gaillardoides* (Abb. 5-1) gefunden.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

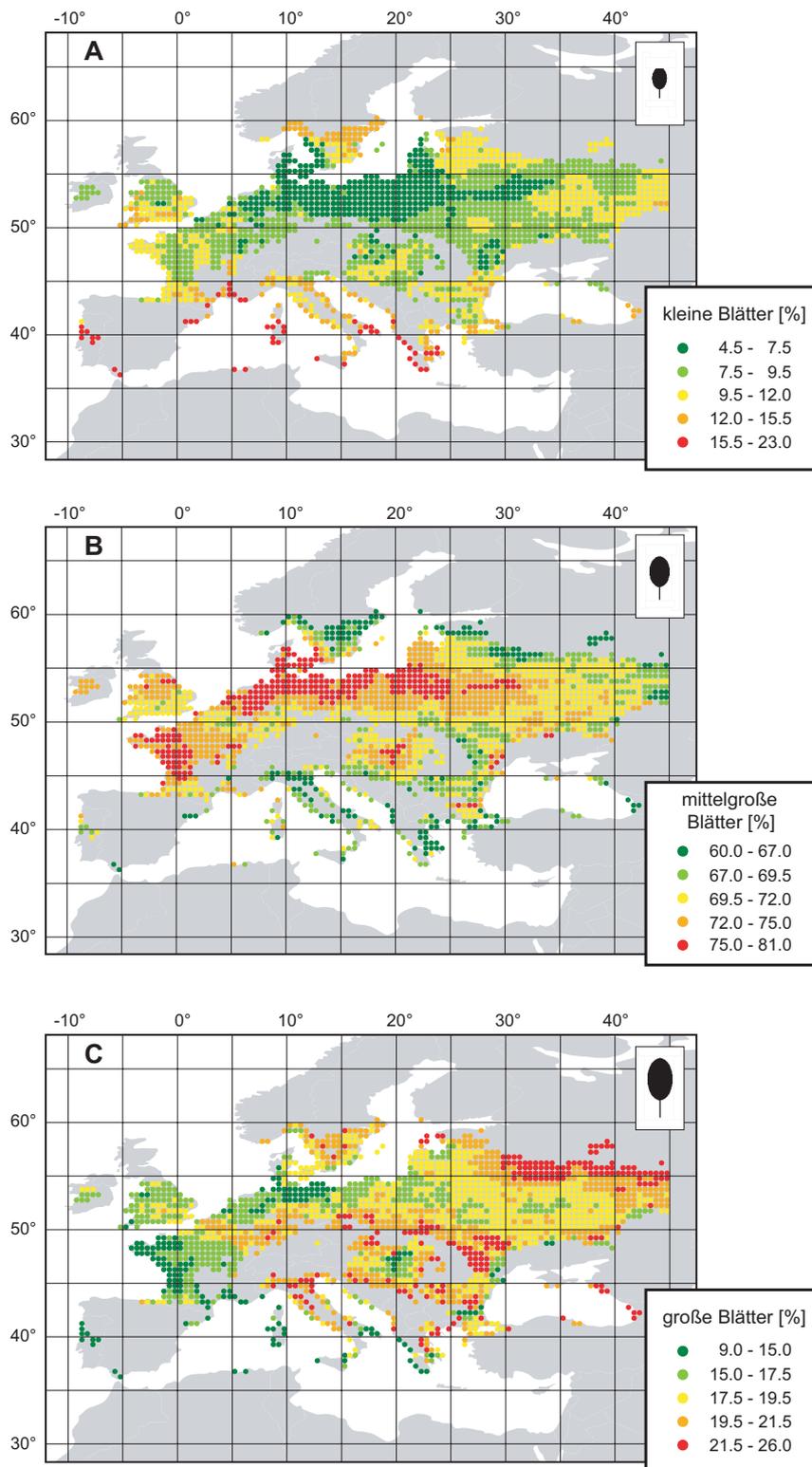


Abbildung 32-1:

Räumliches Verteilungsmuster von 3 Blattgrößen-Klassen; A: kleine Blätter (Leptophyll-1, -2, Mikrophyll-1; < 400 mm²); B: mittelgroße Blätter (Mikrophyll-2, -3; 400–3600 mm²); C: große Blätter (Mesophyll-1, -2, -3; > 3600 mm²); vergl. auch Tabelle 29-1.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

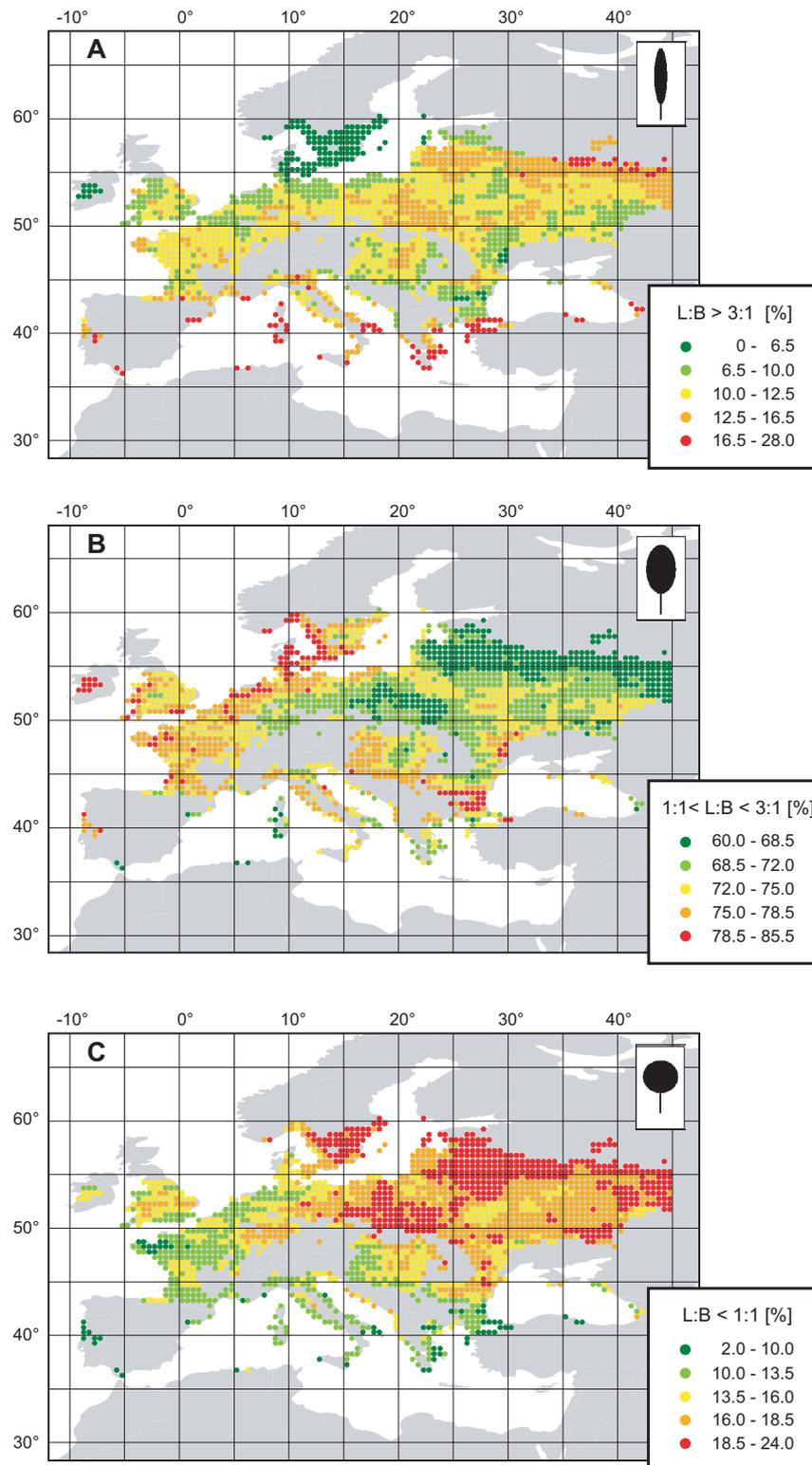


Abbildung 33-1:

Räumliches Verteilungsmuster von 3 Blattform-Klassen; A: länglich-schmale Blätter (l/w_a ; $l/w > 3:1$); B: mittel-schmale/breite Blätter (l/w_b ; $l/w = 1:1 - 3:1$); C: kurze, breite Blätter (l/w_c ; $l/w < 1:1$); die Abkürzungen sind Tabelle 29-1 zu entnehmen.

3.2.3 Blätter mit spitzer Laminabasis

Obwohl Blätter mit einer spitzen basalen Lamina mit einer mittleren Häufigkeit von ca. 27 % in europäischen Floren nicht dominant sind, zeigt dieses Merkmal (Minimum 14 %; Maximum 54 %) die größte Spannweite aller Blattparameter im Datensatz (vergl. Tab. 29-1; *ba_acut*). Im Verteilungsmuster zeigt sich ein starker Süd-Nord-Gradient mit hohen Prozentwerten (39-54 %) im südlichen mediterranen Raum und relativ geringen Werten (14-21 %) in den nordöstlichen Regionen des Untersuchungsgebietes (vergl. Abb. 35-1A). Das Verteilungsmuster stimmt mit dem generellen Trend aus der Untersuchung von WOLFE (1993) überein, der eine positive Korrelation dieses Blattmerkmals mit mega- und mesothermalen Floren in feucht-warmen Gebieten konstatiert.

3.2.4 Ganzrandige Blätter

Ebenso wie das vorherige Blattmerkmal sind ganzrandige Blätter mit einer mittleren Häufigkeit von ca. 26 % in keiner Region Europas vorherrschend in der Vegetation vertreten (Minimum 11 %; Maximum 48 %) (vergl. Tab. 29-1; *ma_enti*). Aufgrund der großen Spannweite der Abundanz ganzrandiger Blätter, zeigt sich ein differenziertes Verteilungsmuster dieses Blattmerkmals mit einem relativ hohen Anteil im Süden bzw. Südwesten (37-48 %) und geringen Anteil im Nordosten Europas (11-18 %) (vergl. Abb. 35-1B). Dieses Verteilungsmuster bestätigt die Korrelation zwischen der Häufigkeit ganzrandiger Blätter in der Vegetation und warmen Klimaten, vorangegangener Studien (e.g. BAILEY & SINOTT 1915 (Abb. 3-1), 1916; WOLFE 1993).

3.2.5 Ungeteilte Blätter

Ungeteilte Blätter sind mit einer mittleren Häufigkeit von ca. 90 % sehr stark in der Vegetation vertreten (Minimum 80 %; Maximum 97 %) (vergl. Tab. 29-1; *le_simp*). Die relativ geringe Spannweite dieses Blattmerkmals zeigt, daß sich unter den herrschenden Umweltbedingungen gefiederte Blätter nicht markant in der europäischen Vegetation durchsetzen können. Das Verteilungsmuster erscheint unregelmäßig, läßt jedoch einen schwach ausgeprägten Gradienten vom Süden mit relativ hohen Abundanzwerten (92-97 %) zum Nordosten mit geringeren Werten (80-84 %) erkennen (vergl. Abb. 35-1C). In dem Verteilungsmuster dieses Blattmerkmals findet sich, wenn auch nur schwach ausgeprägt, der bekannte Sachverhalt wieder, daß gefiederte Blätter eine Präferenz zu trocken-warmen klimatischen Bedingungen aufweisen (BAILEY & SINNOTT 1915; BEWS 1927; GIVNISH 1979).

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

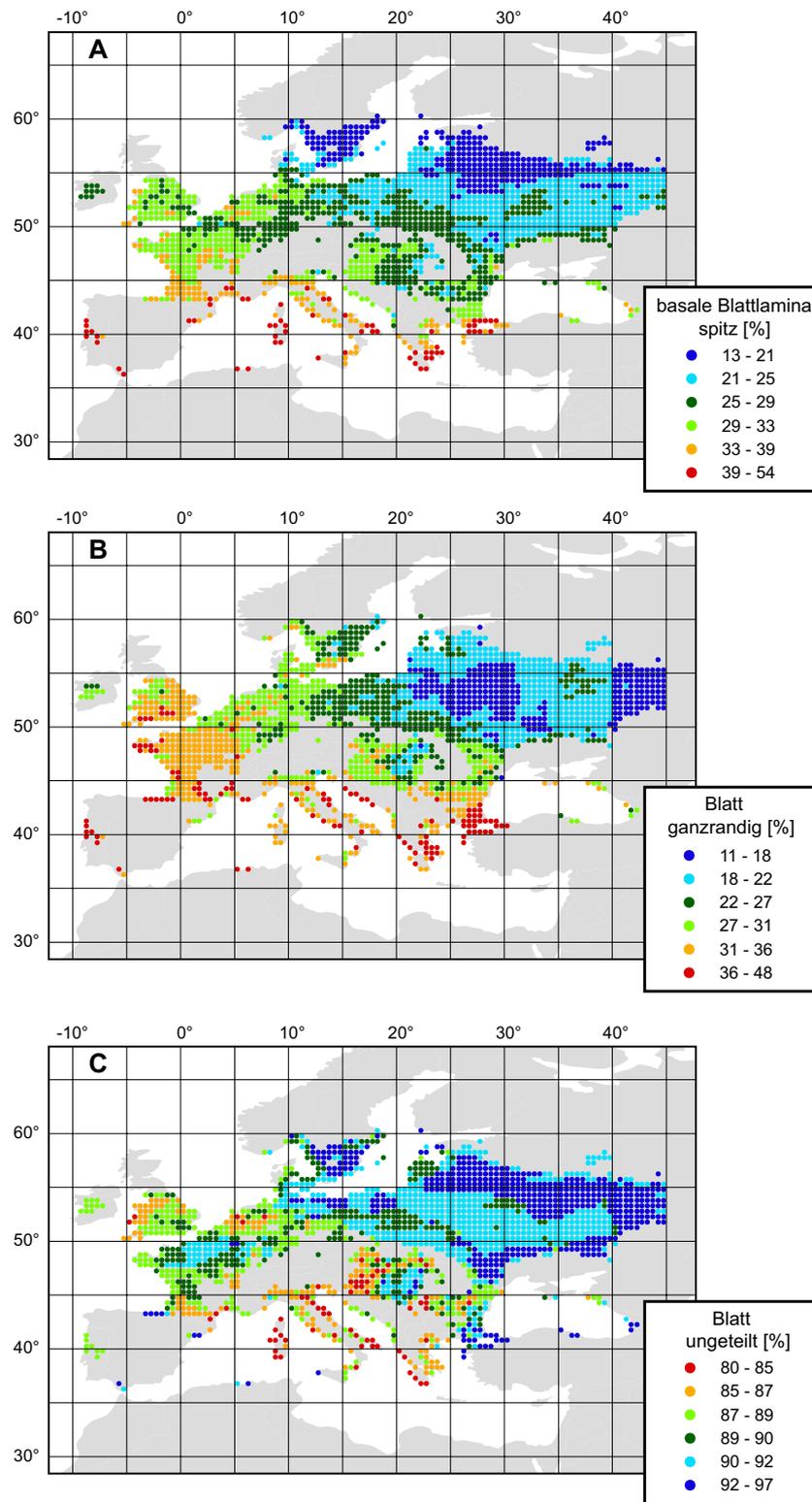


Abbildung 35-1:

Räumliches Verteilungsmuster von 3 blattphysiognomischen Merkmalen; A: Blätter mit spitzer basaler Lamina; B: ganzrandige Blätter; C: ungeteilte Blätter; vergl. auch Tabelle 29-1.

3.3 Verteilungsmuster umweltrelevanter Parameter

Die in dieser Untersuchung analysierten klimatischen und ökologischen Parameter sind in Tabelle 37-1 aufgelistet. Um die Beziehung blattphysiognomischer Merkmale zu den Umweltparametern zu erläutern, beschränkt sich die bildliche Darstellung auf die Verteilungsmuster (1) der mittleren Jahrestemperatur *MAT*, (2) des mittleren Jahresniederschlags *MAP* und (3) den Anteil immergrüner Arten in der Vegetation *eg*.

3.3.1 Mittlere Jahrestemperatur (*MAT*)

Das Verteilungsmuster von *MAT* zeigt einen deutlichen zonal geprägten Gradienten von Süden nach Norden mit maximalen Werten in der mediterranen Region (18 °C) und minimalen Werten in den innerkontinentalen Regionen des Nordostens (4 °C) (vergl. Abb. 43-1A und Tab. 37-1). Die Isothermen sind in atlantisch geprägten Regionen aufgrund der wärmenden Wirkung des Golfstroms nordwärts verschoben.

3.3.2 Mittlerer Jahresniederschlag (*MAP*)

Das Verteilungsmuster von *MAP* ist im Vergleich zu *MAT* sehr irregulär mit zahlreichen, lokal begrenzten Abweichungen vom allgemeinen Gradienten (vergl. Abb. 44-1A und Tab. 37-1). Der Gradient verläuft von den niederschlagsreichen atlantischen Regionen (1400-2100 mm) im Westen zu den niederschlagsarmen kontinental geprägten Regionen im Osten des Untersuchungsgebietes (300-550 mm). Dieses allgemeine Grundmuster der Niederschlagsverteilung wird in vielen Regionen durch die Orographie stark abgewandelt. So stellen sich in den (meist westlichen) Luv-Lagen vor Gebirgen erhöhte Niederschläge ein (z.B. Dinariden, Kaukasus), während in Beckenlagen (z.B. Pannonisches Becken, Pariser Becken) relativ geringe Niederschlagswerte auftreten.

3.3.3 Anteil immergrüner Laubgehölze in der Vegetation (*eg*)

Der Anteil immergrüner Arten in der Vegetation (*eg*) ist durch einen Gradienten charakterisiert, der von Südwesten nach Nordosten verläuft (vergl. Abb. 45-1A und Tab. 37-1). In der mediterranen Region sind immergrüne Taxa am stärksten mit einem Anteil von 25-46 % in der Vegetation vertreten. Westliche, atlantisch geprägte Regionen haben einen Anteil zwischen 6-11 %, während im Norden und in östlichen, kontinentalen Regionen nahezu keine immergrünen Taxa mehr in der (Angiospermen-) Gehölzvegetation auftreten.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Tabelle 37-1:

In die Untersuchung einbezogene Umweltparameter mit Minimum-, Maximum-, Mittelwerten und Spannen im Kalibrationsdatensatz; die Verteilungsmuster der grau unterlegten Parameter sind in Abbildungen 43-1A, 44-1A und 45-1A dargestellt.

	Parameter	Abk.	Einheit	Min	Max	Ø	Spanne
1	mittlere Jahrestemperatur	<i>MAT</i>	[°C]	3.5	17.5	8.5	14.0
2	Mitteltemp. wärmster Monat im Jahr	<i>T_{max}</i>	[°C]	17.4	32.2	24.0	14.8
3	Mitteltemp. kältester Monat im Jahr	<i>T_{min}</i>	[°C]	-15.5	8.5	-5.4	24.0
4	maximale Spanne Tagestemp.	<i>DTR</i>	[°C]	5.8	14.9	10.9	9.1
5	maximale Spanne Jahrestemp.	<i>ATR</i>	[°C]	15.2	41.2	29.4	26.0
6	jährliche Temperatursumme	<i>T_{sum}</i>	[°C]	2209	6398	3381	4190
7	mittlerer Jahresniederschlag	<i>MAP</i>	[mm]	309	2139	659	1830
8	Niederschl. feuchtester Monat im Jahr	<i>P_{max}</i>	[mm]	33	237	82	204
9	Niederschl. trockenster Monat im Jahr	<i>P_{min}</i>	[mm]	0	108	35	108
10	Niederschl. Vegetationsperiode	<i>PGS</i>	[mm]	171	1209	349	1038
11	Niederschl. 3 trockensten Folgemonate	<i>P_{3min}</i>	[mm]	15	354	116	339
12	Tage Bodenfrost im Jahr	<i>FD</i>	[Tage]	2	178	111	176
13	Tage Niederschlag im Jahr	<i>PD</i>	[Tage]	78	239	161	161
14	Länge der Vegetationsperiode	<i>GSL</i>	[Monate]	4.0	12.0	6.0	8.0
15	mittlerer Dampfdruck	<i>VAP</i>	[hPa]	7.3	15.7	9.5	8.4
16	mittlere Globalstrahlung	<i>RAD</i>	[W/m ²]	85	181	117	95
17	Altitude	<i>alt</i>	[m]	0	399	157	399
18	Artendiversität	<i>spec</i>	[n]	25	69	36	44
19	Biomasse	<i>m_{bio}</i>	[g·m ⁻² ·yr ⁻¹]	620	1840	1008	1220
20	Blattflächen-Index	<i>lai</i>	[-]	1.9	8.7	3.6	6.7
21	Anteil immergrüner Arten in Vegetation	<i>eg</i>	[%]	0	46	4	46

3.4 Analyse des Zusammenhangs von Umwelt- und blattphysiognomischen Parametern

3.4.1 Korrelationsmatrix

Das Bestimmtheitsmaß (r^2) in der Korrelationsmatrix von Umwelt- und blattphysiognomischen Parametern zeigt, daß nur wenige Blattmerkmale mit Umweltparametern hoch korreliert sind (vergl. Tab. 38-1; grau markierte Felder entsprechen $r^2 \geq 0.6$).

Auf der Seite der Umweltparameter stellen sich die temperaturbezogenen Klimaparameter der mittleren Jahrestemperatur *MAT*, Temperatur des kältesten Monats *T_{min}*, Temperatursumme *T_{sum}*, Bodenfrosttage *FD* und der Dampfdruck *VAP* als hoch korreliert mit der Blattphysiognomie heraus. Das gleiche zeigt sich für die Anzahl immergrüner Arten *eg*; auch sie sind mit

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Tabelle 38-1: Korrelationsmatrix von blattphysiognomischen Parametern und Umweltparametern; dargestellt ist das Bestimmtheitsmaß (r^2); Werte mit $r^2 \geq 0.6$ sind grau unterlegt; LAT: Latitude; LON: Longitude; Abkürzungen entsprechen den Tabellen 29-1 und 37-1.

r^2	MAT	T_{max}	T_{min}	DTR	ATR	T_{SUM}	MAP	P_{MAX}	P_{MIN}	PGS	P_{3MIN}	FD	PD	GSL	VAP	RAD	alt	spec	m_{bio}	lai	eg	LAT	LON
	le_simp	0.35	0.05	0.36	0.00	0.22	0.28	0.12	0.08	0.17	0.09	0.32	0.07	0.22	0.36	0.10	0.00	0.24	0.22	0.02	0.17	0.22	0.28
	le_lobe	0.02	0.05	0.10	0.02	0.17	0.00	0.01	0.07	0.00	0.05	0.03	0.00	0.01	0.03	0.03	0.00	0.17	0.04	0.00	0.02	0.00	0.20
	ma_entl	0.61	0.06	0.71	0.01	0.48	0.49	0.18	0.10	0.09	0.17	0.69	0.10	0.39	0.62	0.18	0.00	0.27	0.28	0.08	0.46	0.37	0.49
	ls_lep1	0.03	0.02	0.01	0.00	0.00	0.04	0.00	0.01	0.02	0.00	0.02	0.03	0.03	0.01	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.03	0.00
	ls_lep2	0.22	0.07	0.22	0.00	0.10	0.25	0.08	0.08	0.00	0.14	0.21	0.08	0.29	0.23	0.18	0.00	0.03	0.11	0.23	0.38	0.12	0.12
	ls_mic1	0.12	0.18	0.04	0.01	0.00	0.21	0.01	0.06	0.03	0.07	0.06	0.18	0.25	0.10	0.22	0.01	0.01	0.01	0.02	0.26	0.15	0.00
	ls_mic2	0.36	0.03	0.42	0.02	0.30	0.28	0.02	0.01	0.00	0.06	0.40	0.06	0.22	0.35	0.11	0.01	0.08	0.12	0.00	0.32	0.18	0.28
	ls_mic3	0.37	0.24	0.23	0.02	0.05	0.42	0.03	0.09	0.03	0.16	0.26	0.28	0.43	0.30	0.40	0.04	0.07	0.09	0.08	0.52	0.34	0.04
	ls_mes1	0.04	0.00	0.05	0.00	0.04	0.04	0.01	0.00	0.08	0.00	0.05	0.01	0.04	0.04	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.09	0.01	0.04
	ls_mes2	0.02	0.06	0.12	0.10	0.19	0.01	0.04	0.00	0.07	0.00	0.08	0.04	0.00	0.05	0.03	0.14	0.01	0.04	0.00	0.01	0.00	0.23
	ls_mes3	0.29	0.02	0.36	0.03	0.26	0.25	0.12	0.03	0.10	0.14	0.37	0.02	0.18	0.34	0.06	0.07	0.01	0.14	0.01	0.18	0.14	0.25
	ap_obtu	0.12	0.00	0.21	0.01	0.18	0.10	0.10	0.04	0.03	0.05	0.13	0.01	0.09	0.12	0.03	0.00	0.01	0.12	0.13	0.15	0.02	0.18
	ap_acut	0.12	0.01	0.17	0.01	0.12	0.11	0.10	0.06	0.01	0.06	0.12	0.02	0.12	0.11	0.05	0.01	0.00	0.10	0.15	0.20	0.02	0.11
	ap_emar	0.01	0.04	0.00	0.00	0.01	0.04	0.01	0.05	0.06	0.03	0.00	0.03	0.09	0.01	0.08	0.01	0.15	0.00	0.06	0.14	0.01	0.04
	ba_obtu	0.56	0.17	0.46	0.00	0.20	0.49	0.08	0.07	0.03	0.14	0.52	0.19	0.34	0.50	0.27	0.02	0.27	0.18	0.00	0.34	0.50	0.22
	ba_acut	0.76	0.24	0.61	0.00	0.26	0.74	0.10	0.10	0.20	0.03	0.74	0.24	0.58	0.71	0.42	0.01	0.19	0.21	0.01	0.62	0.64	0.26
	ba_emba	0.35	0.12	0.27	0.00	0.11	0.40	0.04	0.05	0.00	0.11	0.36	0.09	0.36	0.34	0.24	0.00	0.01	0.08	0.01	0.44	0.27	0.10
	lw_1	0.62	0.14	0.56	0.01	0.29	0.59	0.12	0.08	0.04	0.17	0.67	0.17	0.46	0.64	0.30	0.00	0.16	0.23	0.02	0.45	0.49	0.27
	lw_2	0.03	0.14	0.00	0.04	0.04	0.08	0.01	0.03	0.25	0.03	0.00	0.08	0.12	0.01	0.15	0.02	0.01	0.00	0.02	0.21	0.06	0.06
	lw_3	0.53	0.22	0.36	0.00	0.12	0.55	0.04	0.11	0.04	0.16	0.42	0.30	0.50	0.46	0.42	0.00	0.05	0.12	0.02	0.67	0.40	0.09
	lw_4	0.40	0.14	0.34	0.00	0.14	0.40	0.08	0.08	0.02	0.14	0.38	0.12	0.30	0.37	0.25	0.04	0.23	0.21	0.09	0.30	0.35	0.14
	lw_5	0.00	0.05	0.06	0.02	0.12	0.00	0.04	0.00	0.14	0.00	0.02	0.00	0.02	0.01	0.02	0.01	0.04	0.05	0.00	0.02	0.01	0.14
	sh_obov	0.13	0.18	0.03	0.07	0.00	0.12	0.02	0.00	0.03	0.02	0.07	0.19	0.10	0.10	0.18	0.01	0.08	0.00	0.00	0.03	0.19	0.00
	sh_elli	0.09	0.00	0.19	0.01	0.18	0.07	0.14	0.04	0.16	0.08	0.16	0.01	0.04	0.12	0.00	0.03	0.22	0.18	0.03	0.06	0.04	0.28
	sh_ovat	0.32	0.10	0.29	0.01	0.13	0.28	0.07	0.03	0.07	0.18	0.09	0.34	0.07	0.19	0.32	0.14	0.49	0.18	0.03	0.13	0.30	0.23

blattphysiognomischen Parametern hoch korreliert. Niederschlagsbezogene Klimaparameter wie z.B. der mittlere Jahresniederschlag *MAP* oder der Niederschlag während der Vegetationsperiode *PGS* sind mit der Blattphysiognomie ebenso wie die vegetationskundlichen Umweltparameter „Biomasse“ *m_{bio}* und Blattflächenindex *lai* nahezu unkorreliert.

Auf der Seite der physiognomischen Parameter erweisen sich die Blattmerkmale „Blatt ganzrandig“ (*ma_enti*), „Laminabasis spitz“ (*ba_acut*) und „Blattlängen-/breiten Verhältnis < 1:1“ (*lw_l*) als hochkorreliert mit den Umweltparametern. Aus Tabelle 29-1 geht hervor, daß diese Blattmerkmale durch relativ große blattphysiognomische Gradienten (Spannweiten) im Datensatz charakterisiert sind. Die Betrachtung der Korrelationsmatrix insgesamt zeigt: (1) daß das Blattmerkmal „Laminabasis spitz“ die höchsten und häufigsten Werten von $r^2 \geq 0.6$ aufweist; (2) Blattmerkmale mit großen blattphysiognomischen Gradienten sind höher mit Umweltparametern korreliert als solche mit kleinen Gradienten; (3) die Ausprägung blattphysiognomischer Merkmale ist stärker durch Minimumtemperatur-Parameter (*T_{min}* und *FD*) als durch Maximumtemperatur-Parameter *T_{max}* beeinflusst.

3.4.2 Einfache und multiple lineare Regression

Einfache lineare Regression (SLR)

Aus dem Kalibrationsdatensatz wurde eine SLR-Transferfunktion für die mittlere Jahrestemperatur (*MAT*) in Abhängigkeit des physiognomischen Merkmals „Blattrand ganzrandig“ (*ma_enti*) erstellt, um diese mit Transferfunktionen anderer Autoren (WING & GREENWOOD 1993, WILF 1997) zu vergleichen (vergl. Tab. 40-1). Es zeigt sich, daß die Steigungen (b_1) bei allen Funktionen nahe bei 0.3 liegen, während die Achsenabschnitte (b_0) deutliche Unterschiede zu bereits publizierten Transferfunktionen aus anderen Kontinenten aufweisen. Diese Tatsache kann als Hinweis auf überregionale Unterschiede - etwa zwischen verschiedenen Kontinenten - in der Beziehung zwischen umwelt- und blattphysiognomischen Parametern gedeutet werden. Die Korrelation zwischen *MAT* und dem Anteil ganzrandiger Blätter in der Vegetation ist im Gegensatz zu den bereits publizierten Transferfunktionen anderer Bearbeiter im europäischen Datensatz relativ schwach ($r^2 = 0.6$). Ein Vergleich der statistischen Kenngrößen r^2 und SE macht deutlich, daß hohe Korrelationswerte der Transferfunktionen nicht zwangsläufig zu geringen Standardfehlern in der Abschätzung führen. Die Transferfunktion mit der höchsten Korrelation zwischen *MAT* und einem einzelnen physiognomischen Parameter zeigt sich für das Blattmerkmal „Laminabasis spitz“ (*ba_acut*) mit $r^2 = 0.76$ und $SE = 1.4 \text{ }^\circ\text{C}$ (vergl. Tab. 40-1 und Tab. 38-1). Diese relativ hohe Korrelation wird auch im Vergleich der Verteilungsmuster beider Parameter (*ba_acut*: Abb. 35-1A und *MAT*: Abb. 43-1A) deutlich; beide Muster sind durch dieselbe Grundstruktur charakterisiert.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Tabelle 40-1:

SLR-Transferfunktionen für MAT; Struktur der Formeln und Abkürzungen sind Abschnitt 2.2 zu entnehmen; die Transferfunktionen 1 bis 4 basieren auf dem Blattmerkmal „Blattrand ganzrandig“ (*ma_enti*); die Transferfunktion 5 basiert auf dem Blattmerkmal „Laminabasis spitz“ (*ba_acut*).

SLR-Transferfunktionen										
	<i>y_{est}</i>	<i>b</i> ₀	<i>b</i> ₁	<i>x</i> (%)	<i>n</i>	<i>r</i> ²	SE	SE _R (%)	p-Wert	Autor
1	MAT	1.14	0.31	(<i>ma_enti</i>)	34	0.98	0.8	-	< 0.001	Wing & Greenwood (1993)
2	MAT	-0.27	0.29	(<i>ma_enti</i>)	106	0.76	3.4	11.6	< 0.0005	Wilf (1997)
3	MAT	2.24	0.29	(<i>ma_enti</i>)	9	0.94	2.0	-	< 0.0005	Wilf (1997)
4	MAT	0.51	0.31	(<i>ma_enti</i>)	1835	0.60	1.7	12.8	< 0.0001	diese Studie
5	MAT	-2.70	0.42	(<i>ba_acut</i>)	1835	0.76	1.4	9.7	< 0.0001	diese Studie

Tabelle 40-2:

MLR-Transferfunktionen für 20 verschiedene Umweltparameter mit jeweils 4 blattphysiognomischen Merkmalen; Struktur der Formeln und Abkürzungen sind Abschnitt 2.2 zu entnehmen.

	<i>y_{est}</i>	Einheit	<i>b</i> ₀	<i>b</i> ₁	<i>x</i> ₁ (%)	<i>b</i> ₂	<i>x</i> ₂ (%)	<i>b</i> ₃	<i>x</i> ₃ (%)	<i>b</i> ₄	<i>x</i> ₄ (%)	<i>r</i> ²	SE	SE _R (%)
1	MAT	°C	2.60	0.21	(<i>ba_acut</i>)	-0.25	(<i>sh_obov</i>)	0.14	(<i>ma_enti</i>)	0.14	(<i>lw_3</i>)	0.89	0.9	6.6
2	eg	%	-24.59	1.04	(<i>lw_3</i>)	0.41	(<i>ma_enti</i>)	0.56	(<i>lw_5</i>)	1.72	(<i>ls_lep2</i>)	0.86	2.7	5.9
3	FD	d	148.99	-2.69	(<i>ba_acut</i>)	-2.42	(<i>ma_enti</i>)	2.58	(<i>sh_obov</i>)	2.71	(<i>lw_1</i>)	0.86	16.0	9.1
4	<i>T_{sum}</i>	°C	987.24	109.25	(<i>ba_acut</i>)	-67.63	(<i>sh_obov</i>)	177.16	(<i>ls_lep2</i>)	52.85	(<i>ls_mes1</i>)	0.85	313.2	7.5
5	<i>T_{min}</i>	°C	-39.26	0.42	(<i>ma_enti</i>)	0.49	(<i>ls_mic2</i>)	0.20	(<i>sh_ovat</i>)	-0.86	(<i>ls_mes3</i>)	0.84	2.1	8.9
6	VAP	hPa	8.86	0.09	(<i>ba_acut</i>)	0.07	(<i>ma_enti</i>)	-0.10	(<i>sh_obov</i>)	-0.08	(<i>lw_1</i>)	0.83	0.6	6.6
7	GSL	month	3.67	0.09	(<i>ba_acut</i>)	0.33	(<i>ls_lep2</i>)	-0.08	(<i>sh_obov</i>)	0.08	(<i>lw_3</i>)	0.72	0.6	8.1
8	RAD	W/m ²	79.22	1.58	(<i>ba_acut</i>)	4.41	(<i>ls_mes2</i>)	-1.95	(<i>sh_obov</i>)	2.21	(<i>ls_mic1</i>)	0.70	8.9	9.3
9	ATR	°C	54.51	-0.37	(<i>ma_enti</i>)	1.32	(<i>ls_mes2</i>)	-0.35	(<i>le_lobe</i>)	-0.35	(<i>ls_mic2</i>)	0.66	3.2	12.3
10	spec	n	33.40	1.02	(<i>sh_ovat</i>)	-0.47	(<i>ba_obtu</i>)	-2.93	(<i>ap_emar</i>)	1.18	(<i>lw_4</i>)	0.64	5.2	11.8
11	<i>T_{max}</i>	°C	48.78	-0.29	(<i>ls_mic3</i>)	-0.38	(<i>sh_obov</i>)	0.24	(<i>ba_acut</i>)	-0.37	(<i>ls_mic2</i>)	0.55	1.7	11.8
12	PD	d	173.18	-2.36	(<i>lw_3</i>)	3.48	(<i>sh_obov</i>)	-4.22	(<i>ls_mic1</i>)	-4.59	(<i>ls_mes2</i>)	0.54	17.5	10.9
13	<i>P_{min}</i>	mm	101.01	1.12	(<i>lw_2</i>)	-1.38	(<i>ma_enti</i>)	1.73	(<i>ls_mes1</i>)	-0.68	(<i>sh_elli</i>)	0.45	8.9	8.3
14	<i>P_{3min}</i>	mm	77.90	2.64	(<i>lw_2</i>)	-3.34	(<i>sh_elli</i>)	-12.59	(<i>ls_mes3</i>)	4.29	(<i>ls_mes1</i>)	0.44	28.4	8.4
15	<i>m_{bio}</i>	g·m ⁻² ·yr ⁻¹	2542.36	5.54	(<i>ma_enti</i>)	-14.80	(<i>le_simp</i>)	23.69	(<i>lw_4</i>)	-8.16	(<i>sh_elli</i>)	0.38	136.1	11.2
16	PGS	mm	-99.14	2.45	(<i>ba_acut</i>)	8.81	(<i>sh_ovat</i>)	19.62	(<i>ap_emar</i>)	4.04	(<i>lw_3</i>)	0.31	78.0	7.5
17	<i>lai</i>	-	11.40	0.55	(<i>ls_lep2</i>)	-0.09	(<i>ap_acut</i>)	-0.14	(<i>ls_mic1</i>)	0.06	(<i>lw_5</i>)	0.29	0.9	13.8
18	MAP	mm	1768.43	3.45	(<i>ma_enti</i>)	-11.54	(<i>sh_elli</i>)	-36.49	(<i>ls_mes3</i>)	-7.22	(<i>ap_acut</i>)	0.26	143.4	7.8
19	DTR	°C	11.90	0.36	(<i>ls_mes2</i>)	-0.11	(<i>sh_obov</i>)	-0.04	(<i>le_lobe</i>)	0.07	(<i>ls_mic1</i>)	0.19	1.1	12.6
20	<i>P_{max}</i>	mm	96.41	1.98	(<i>lw_3</i>)	2.36	(<i>ls_mes1</i>)	-1.12	(<i>sh_elli</i>)	-0.72	(<i>le_lobe</i>)	0.19	17.5	8.6

Tabelle 40-3:

MLR-Transferfunktionen für MAT verschiedener Autoren; Struktur der Formeln und Abkürzungen sind Abschnitt 2.2 zu entnehmen; *: Rohdaten laut Autoren transformiert: $y = \arcsin \sqrt{x}$

MLR-Transferfunktionen														
	<i>y_{est}</i>	<i>b</i> ₀	<i>b</i> ₁	<i>x</i> ₁ (%)	<i>b</i> ₂	<i>x</i> ₂ (%)	<i>b</i> ₃	<i>x</i> ₃ (%)	<i>b</i> ₄	<i>x</i> ₄ (%)	<i>b</i> ₅	<i>x</i> ₅ (%)	<i>b</i> ₆	<i>x</i> ₆ (%)
1	MAT	2.54	17.37	(<i>ma_enti</i>)	2.90	(<i>ap_emar</i>)	-8.59	(<i>lw_1</i>)	-	-	-	-	-	-
2	MAT	-11.26	23.26	(<i>ma_enti</i>)	7.02	(<i>ba_acut</i>)	-16.10	(<i>lw_1</i>)	10.28	(<i>le_lobe</i>)	-12.21	(<i>ls_lep2</i>)	11.48	(<i>lw_2</i>)
3	MAT	9.87	0.21	(<i>ma_enti</i>)	-0.06	(<i>ba_obtu</i>)	-0.20	(<i>lw_1</i>)	-	-	-	-	-	-
4	MAT	2.60	0.14	(<i>ma_enti</i>)	0.21	(<i>ba_acut</i>)	-0.25	(<i>sh_obov</i>)	0.14	(<i>lw_3</i>)	-	-	-	-

MLR-Transferfunktionen					Anwendung auf ELPA			
	<i>n</i>	<i>r</i> ²	SE	SE _R (%)	Autor	<i>r</i> ²	SE	SE _R (%)
1	74	0.86	2.0	-	Wing & Greenwood (1993) *	0.67	6.5	46.5
2	106	0.89	2.3	-	Gregory & McIntosh (1996) *	0.18	7.3	52.3
3	144	0.90	2.8	-	Wiemann et al. (1998)	0.72	1.6	11.4
4	1835	0.89	0.9	6.6	diese Studie	0.89	0.9	6.6

Multiple lineare Regression (MLR)

Um die Abhängigkeit eines Umweltparameters von mehreren verschiedenen blattphysiognomischen Merkmalen zu untersuchen, wurden multiple lineare Transferfunktionen für 20 Umweltparameter erstellt (vergl. Tab. 40-2). Die MLR-Transferfunktionen sind im Vergleich zu den SLR-Transferfunktionen insgesamt durch bessere Korrelationen und geringere Standardfehler ausgezeichnet. So verbessert sich z.B. für die Abschätzung von *MAT* die Korrelation von $r^2 = 0.76$ (SLR) auf $r^2 = 0.89$ (MLR) (Tab. 40-1, 40-2). Abschätzungen für Temperaturparameter wie *MAT*, *FD*, T_{sum} und T_{min} zeigen auch hier die höchsten Korrelationswerte.

Die Transferfunktion zur Abschätzung von *MAT* wurde auch hier publizierten MLR-Transferfunktionen aus anderen Kalibrationsdatensätzen zum Vergleich gegenübergestellt (WING & GREENWOOD 1993, GREGORY & MCINTOSH 1996, WIEMANN et al. 1998) (Tab. 40-3). Die Abschätzungen der nicht-europäischen MLR-Transferfunktionen anderer Autoren auf den europäischen Datensatz (ELPA, vergl. Abschnitt 2.1.4) führen im Vergleich zu der in dieser Untersuchung vorgestellten Transferfunktion von *MAT* zu auffallend niedrigen Korrelationen und deutlich größeren Standardfehlern (vergl. Tab. 40-3). Somit ergibt sich auch hier der Hinweis darauf, daß die Anwendung von Transferfunktionen, die auf blattphysiognomischen Daten beruhen, regionalen Beschränkungen unterliegt.

Für eine eingehende, detaillierte qualitative Analyse der erstellten MLR-Transferfunktionen werden im folgenden exemplarisch drei charakteristische Umweltparameter ausgewählt, um die realen Verteilungsmuster dieser Parameter mit denen durch Transferfunktionen berechneten zu vergleichen. Hierfür wurden die mittlere Jahrestemperatur (*MAT*), der mittlere Jahresniederschlag (*MAP*) und der Anteil immergrüner Taxa in der Vegetation (*eg*) ausgewählt und anhand der blattphysiognomischen Zusammensetzung für jede Rasterzelle eine Abschätzung mit der jeweiligen Transferfunktion berechnet (vergl. Tabelle 40-2). Für diesen Vergleich sind die Verteilungsmuster der „Abschätzungswerte“ in den Abbildungen 43-1B, 44-1B, 45-1B, die Verteilungsmuster der heutigen realen Werte in den Abbildungen 43-1A, 44-1A, 45-1A und die der Residuen (Abschätzungswerte minus reale Werte) in den Abbildungen 43-1C, 44-1C, 45-1C dargestellt.

Abschätzung der mittleren Jahrestemperatur (*MAT*):

Die Anwendung der MLR-Transferfunktion für *MAT* auf den Datensatz führt zu einem Verteilungsmuster, das eine hohe Übereinstimmung der berechneten (Abb. 43-1B) mit den realen Werten (Abb. 43-1A) zeigt. Diese hohe Übereinstimmung schlägt sich auch im relativ hohen Bestimmtheitsmaß der Transferfunktion von $r^2 = 0.89$ nieder. Somit spiegelt sich die Verteilung von *MAT* in der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation deutlich wider und kann gut durch Transferfunktionen „abgebildet“ werden. Die Verteilung der Residuen (Abb. 43-1C) folgt

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

keinem Zufallsprinzip, sondern es zeigen sich Regionen mit systematischen Abweichungen zwischen berechneten und realen Werten: So sind einerseits die berechneten Werte für *MAT* in den Regionen der mittlrussischen Platte und Nord-Deutschland mit 1-2°C nur leicht überhöht, während die Region nördlich des Marmara-Meeres mit 2-4 °C deutlich überhöhte Werte aufzeigt. Andererseits sind die berechneten Werte für *MAT* im Pannonischen Becken, der südlichen Ukraine, Südwest-Frankreich, Irland und einigen mediterranen Küstengebieten mit 1-2 °C leicht bzw. mit 2-4 °C deutlich unterschätzt. Insgesamt betrachtet folgen die Residuen einer statistischen Normalverteilung (Abb. 43-1C).

Abschätzung des mittleren Jahresniederschlags (*MAP*):

Im Gegensatz zu *MAT* kann das Verteilungsmuster von *MAP* weder durch einen einzelnen noch durch die Kombination mehrerer blattphysiognomischer Parameter hinlänglich beschrieben bzw. berechnet werden. Die Anwendung der MLR-Transferfunktion für *MAP* auf den Datensatz zeigt lediglich eine Übereinstimmung im Grundmuster zwischen den berechneten (Abb. 44-1B) und realen Werten (Abb. 44-1A): Höhere Niederschläge im atlantisch geprägten Westen und niedrigere im kontinentalen Osten Europas. Die ausgeprägte lokale Variabilität in der Niederschlagsverteilung spiegelt sich nicht in der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation wider, was sich im niedrigen Bestimmtheitsmaß der Transferfunktion von $r^2 = 0.26$ niederschlägt. Jahresniederschlagswerte von mehr als 1000 mm können von der Transferfunktion nicht mehr durch blattphysiognomische Parameter „abgebildet“ werden. Die Verteilung der Residuen (Abb. 44-1C) zeigt die markanten Unterschätzungen des Niederschlags (bis zu -1000 mm) im Westen und westlichen Küsten der Landmassen; leichte Überschätzungen des Niederschlags (bis zu +300 mm) sind in Beckenlagen wie z.B. dem Pariser und Pannonischen Becken sowie an den östlichen Küsten der Landmassen zu verzeichnen. Insgesamt betrachtet folgen auch hier die Residuen einer statistischen Normalverteilung (Abb. 44-1C).

Abschätzung des Anteils immergrüner Taxa in der Vegetation (*eg*):

Die Anwendung der MLR-Transferfunktion für immergrüne Taxa auf den Datensatz zeigt eine gute Übereinstimmung der berechneten (Abb. 45-1B) mit den realen Werten (Abb. 45-1A) ($r^2 = 0.86$). Somit sind in der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation Informationen zum Anteil immergrüner Taxa enthalten, die durch Transferfunktionen „abgebildet“ werden können. Die Verteilung der Residuen (Abb. 45-1C) zeigt, daß die Transferfunktion den Anteil immergrüner Taxa in einigen mediterranen und westlichen atlantisch geprägten Regionen unterschätzt (bis zu -17 % bzw. -8 %), während in Nord-Italien, dem Balkan und baltischen Regionen deren Anteil überschätzt wird (bis zu +9 % bzw. +3 %). Auch hier folgen insgesamt betrachtet die Residuen einer statistischen Normalverteilung (Abb. 45-1C).

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

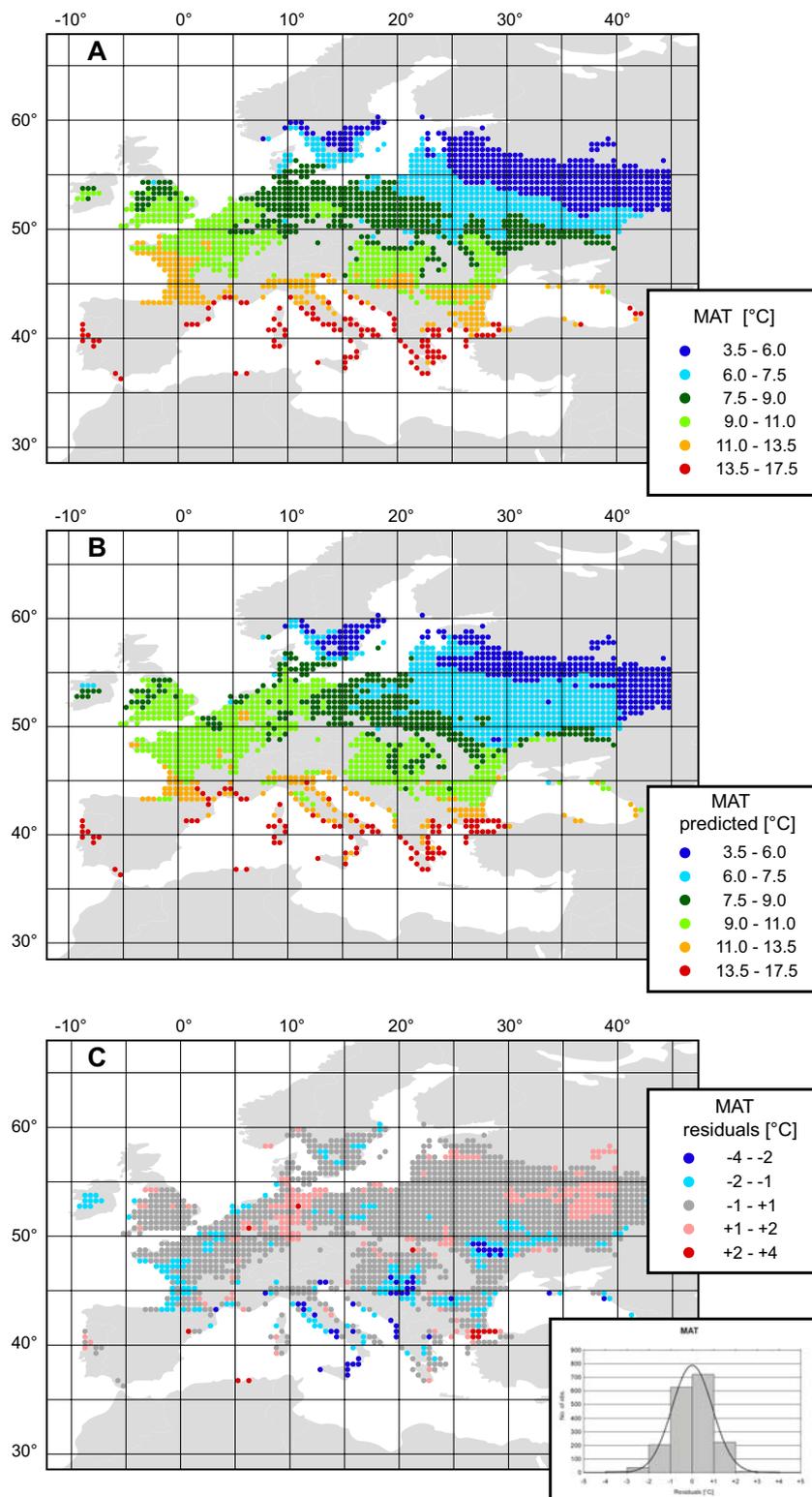


Abbildung 43-1:

Verteilungsmuster der mittleren Jahrestemperatur *MAT*: A: heutige, tatsächliche Verteilung von *MAT*; B: Abschätzung für *MAT* anhand der MLR-Transferfunktion ($r^2 = 0.89$, $SE = \pm 0.9 \text{ } ^\circ\text{C}$; vergl. Tab. 40-2); C: Residuen aus der Abschätzung und der tatsächlichen Verteilung von *MAT*.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

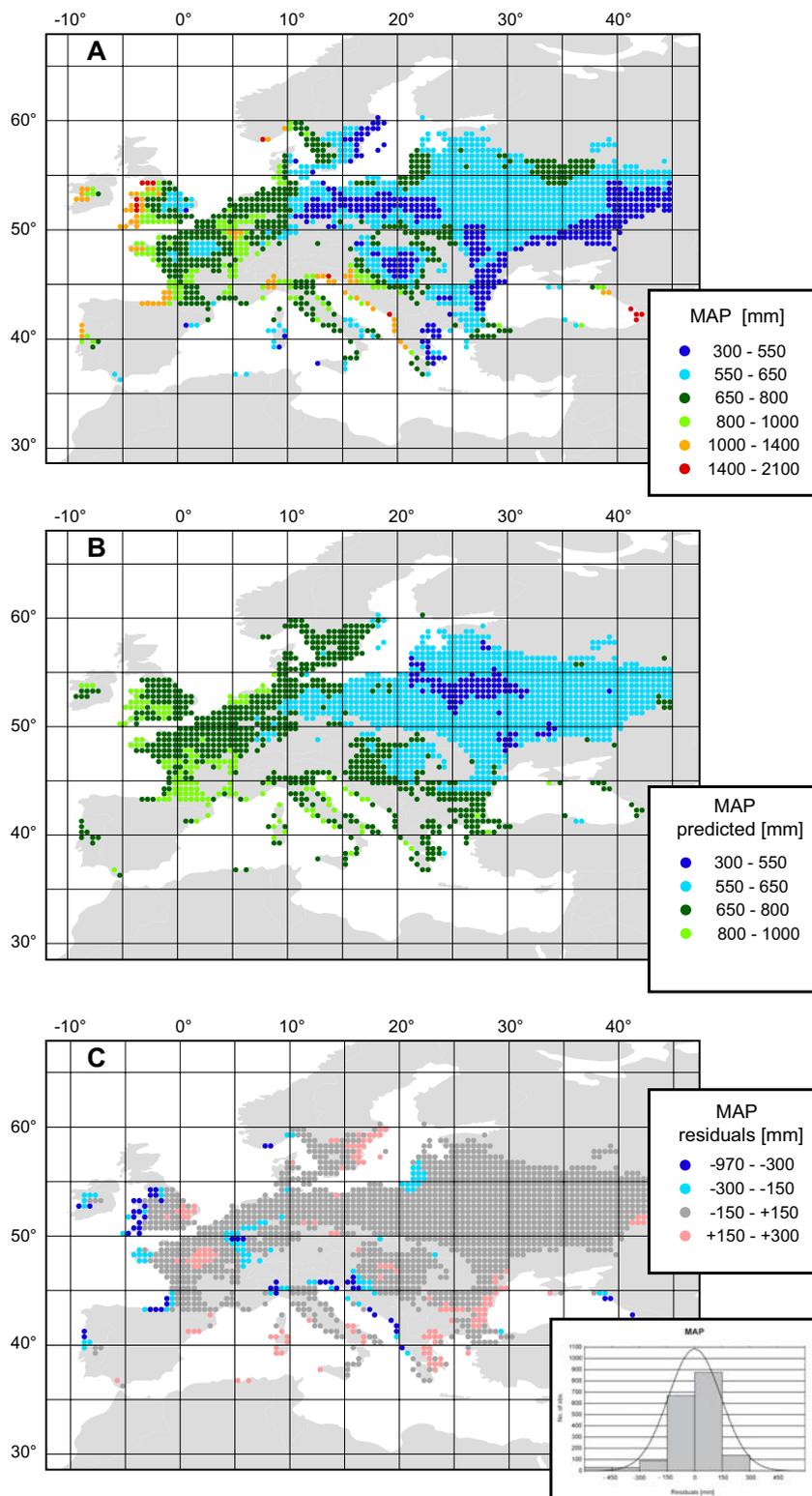


Abbildung 44-1:

Verteilungsmuster des mittleren Jahresniederschlags *MAP*: A: heutige, tatsächliche Verteilung von *MAP*; B: Abschätzung für *MAP* anhand der MLR-Transferfunktion ($r^2 = 0.26$, $SE = \pm 143$ mm ; vergl. Tab. 40-2); C: Residuen aus der Abschätzung und der tatsächlichen Verteilung von *MAP*.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

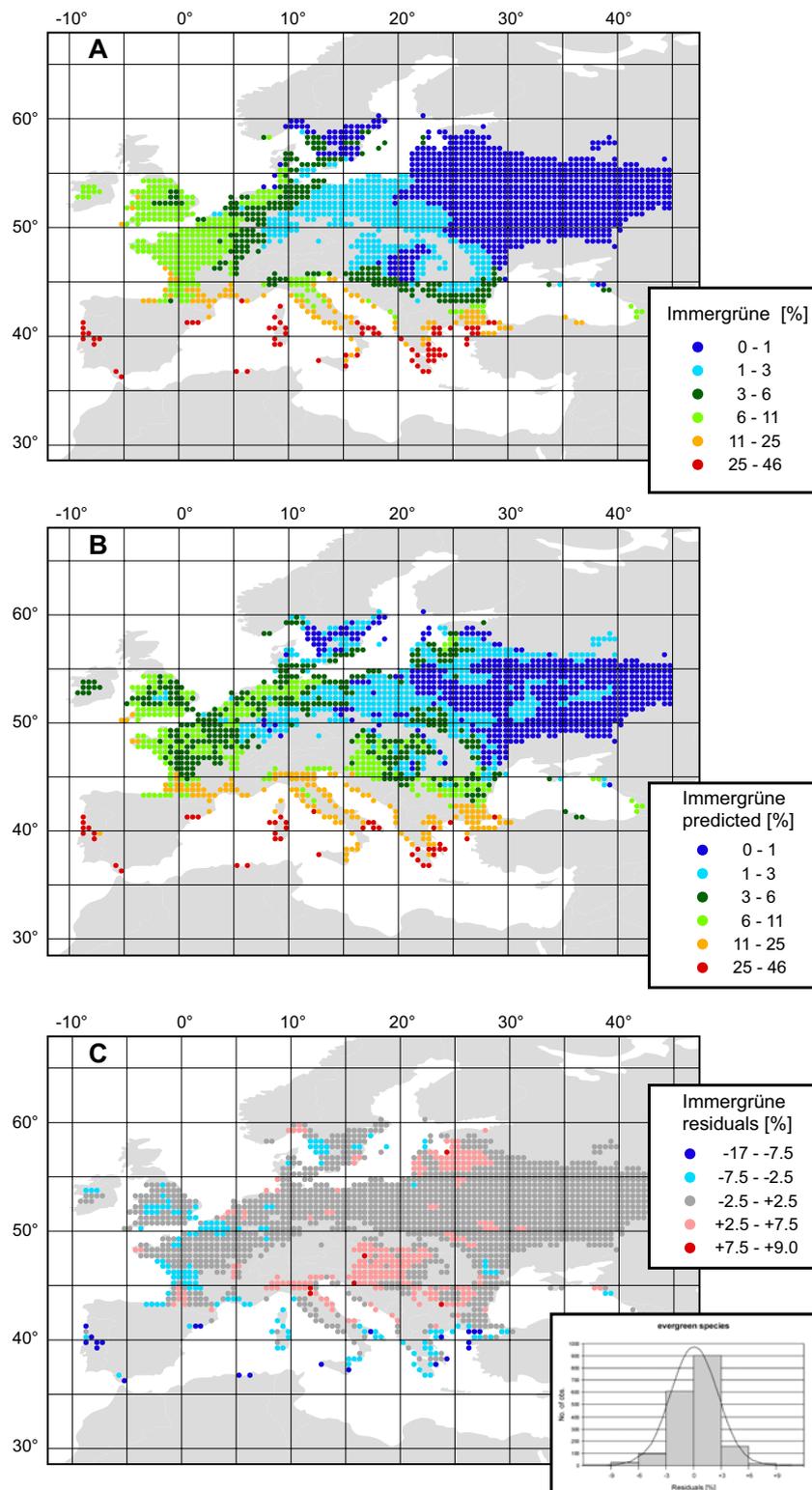


Abbildung 45-1:

Verteilungsmuster des Anteils immergrüner Taxa in der Vegetation eg: A: heutige, tatsächliche Verteilung von eg; B: Abschätzung für eg anhand der MLR-Transferfunktion ($r^2 = 0.86$, $SE = \pm 2.7$ %; vergl. Tab. 40-2); C: Residuen aus der Abschätzung und der tatsächlichen Verteilung von eg.

3.4.3 Ordination

Durch das angewendete direkte Ordinationsverfahren (Redundancy Analysis, RDA) lassen sich die Beziehungen aller untersuchten blattphysiognomischen und ökologischen Parameter zueinander analysieren. Das Verfahren ermöglicht daher, einen umfassenden Überblick über die Zusammenhänge aller Parameter zu bekommen. Die ersten vier Hauptachsen der RDA erklären die Varianz innerhalb des Datensatzes mit $\lambda_1 = 41.0\%$, $\lambda_2 = 11.4\%$, $\lambda_3 = 3.6\%$ und $\lambda_4 = 2.7\%$. Im Triplot der Ordination sind drei Datentypen auf den ersten beiden Hauptachsen dargestellt: (1) die 1835 Probenpunkte (sample scores) auf den Achsen B1 und B2; (2) die Umweltparameter (environmental scores) und (3) blattphysiognomischen Parameter (leaf scores) als Vektoren auf den Achsen A1 und A2 (vergl. Abb. 46-1).

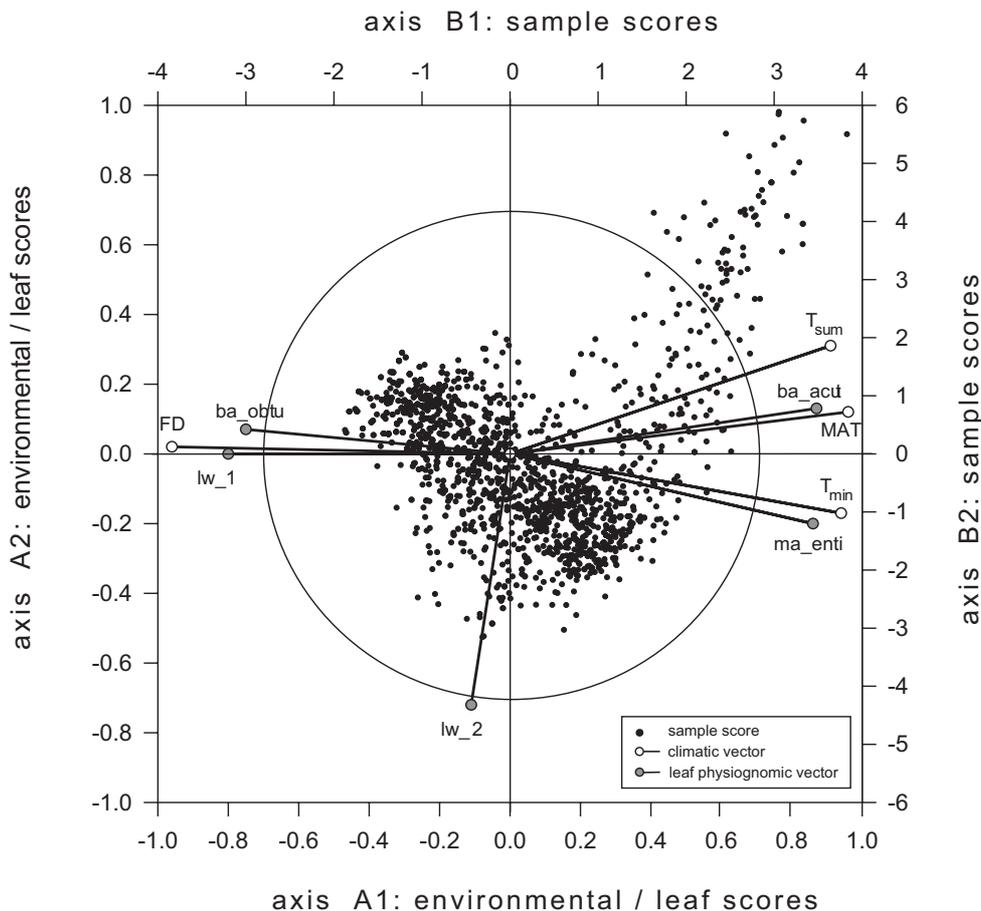


Abbildung 46-1:

RDA-Ordinationsdiagramm des Kalibrationsdatensatzes; erklärte Varianz der ersten beiden Hauptachsen: $\lambda_1 = 41.0\%$, $\lambda_2 = 11.4\%$; Umwelt- und blattphysiognomische Parameter (environmental/leaf scores) sind als Vektoren dargestellt (axis A); Rasterzellen (sample scores) sind als Datenpunkte dargestellt (axis B); der Kreis entspricht Werten der environmental/leaf scores für die gilt: $|x| > 0.7$; die Abkürzungen der Parameter sind den Tabellen 29-1 bzw. 37-1 zu entnehmen.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Die erste Hauptachse (A1, B1) ist deutlich von temperaturbezogenen Umweltparametern wie etwa *MAT*, *T_{min}*, *T_{sum}* und *FD* dominiert. Dies bedeutet, daß Probenpunkte aus Regionen des Nordens und Nordostens mit relativ niedrigen Temperaturen im Jahresverlauf im linken oberen Quadranten des Triplots dargestellt sind. Probenpunkte aus südlichen, mediterranen Gebieten mit relativ hohen Temperaturen sind im rechten oberen Quadranten des Triplots angeordnet. Die zweite Hauptachse des Ordinationsdiagramms (A2, B2) ist im Hinblick auf Umweltparameter nicht interpretierbar, da die Anordnung der Probenpunkte (sample scores) einen sogenannten „arch effect“ (JONGMAN et al. 1995) aufweist. Bei dem „arch effect“ handelt es sich um ein mathematisches Artefakt, das in Ordinationsdiagrammen auftritt, wenn dominante Gradienten des Datensatzes auf Hauptachsen höherer Ordnung durchschlagen.

Umwelt- und blattphysiognomische Parameter sind um so stärker positiv miteinander korreliert, je mehr die Richtung (und Länge) ihrer Vektoren im Ordinationsdiagramm übereinstimmen. So zeigen sich z.B. die mittlere Jahrestemperatur *MAT* und Blätter mit einer spitzen Blattbasis (*ba_acut*) hochgradig miteinander korreliert: die Endpunkte beider Vektoren liegen nahe beieinander. Desgleichen ist die Temperatur des kältesten Monats *T_{min}* mit ganzrandigen Blättern (*ma_enti*) sowie die Anzahl der Bodenfrosttage pro Jahr *FD* mit breiten Blättern (*lw_1*) und mit Blättern mit einer stumpfen Blattbasis (*ba_obtu*) hoch korreliert.

Ebenso wie bei den Transferfunktionen der multiplen linearen Regression lassen sich auch durch Ordination der Daten Abschätzungen für Umweltparameter durchführen. Zur Vorgehensweise der Berechnung von Umweltparametern aus Ordinationen sei auf JONGMAN et al. (1995) sowie WOLFE (1995) verwiesen. Insgesamt betrachtet führen die Abschätzungen von Umweltparametern durch Ordination zu ähnlichen Ergebnissen wie die der MLR-Transferfunktionen. Dies betrifft sowohl die Verteilungsmuster der vorhergesagten Werte und Residuen als auch die entsprechenden Bestimmtheitsmaße und Standardfehler (vergl. Tab. 48-1).

Somit vervollständigt, unterstützt und illustriert das angewandte Ordinationsverfahren die zuvor beschriebenen Ergebnisse der multiplen linearen Regressions-Analyse. Da die Ordination alle blattphysiognomischen Merkmale in die Berechnung mit einbezieht, ist es ein statistisch sehr robustes Verfahren, das gegen zufällig bedingte Abweichungen in der Zusammensetzung der Blattflora unempfindlich ist. Das Ordinationsverfahren läßt sich auch zur Abschätzung von Paläo-Umweltparametern heranziehen, indem die Prozentwerte der physiognomischen Zusammensetzung fossiler Blattflora als sogenannte „passive“ Proben in die Analyse einbezogen werden (vergl. Kapitel 5). Hierbei werden für passive Proben zwar „sample scores“ berechnet, sie beeinflussen aber die Anordnung der aktiven Proben in der Ordination nicht.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Tabelle 48-1:

Statistische Eigenschaften der Transferfunktion, die auf dem direkten Ordinationsverfahren der Redundancy Analysis (RDA) basieren; Abkürzungen siehe Abschnitt 2.2 bzw. Tabelle 37-1; * die Werte wurden mit einem Polynom 2. Grades ermittelt.

	y_{est}	Einheit	r² *	SE	SE_R (%)
1	eg	%	0.85	2.8	6.1
2	T_{min}	°C	0.85	2.0	8.4
3	FD	days	0.83	17.2	9.8
4	MAT	°C	0.83	1.1	8.2
5	VAP	hPa	0.80	0.6	7.0
6	T_{sum}	°C	0.79	366.7	8.8
7	GSL	month	0.68	0.7	8.8
8	ATR	°C	0.55	3.7	14.2
9	RAD	W/m ²	0.52	11.2	11.8
10	spec	n	0.40	6.8	15.5
11	T_{max}	°C	0.39	1.7	13.5
12	m_{bio}	g·m ⁻² ·yr ⁻¹	0.38	135.1	11.1
13	P_{min}	mm	0.34	9.8	9.1
14	P_{3min}	mm	0.33	31.2	9.2
15	PD	days	0.30	21.6	13.4
16	PGS	mm	0.26	81.1	7.8
17	MAP	mm	0.24	145.6	8.0
18	P_{max}	mm	0.14	18.1	8.9
19	lai	-	0.08	1.1	16.3
20	DTR	°C	0.05	1.2	13.2

3.5 Diskussion

Durch die hier angewandte Methode der synthetischen chorologischen Floren auf Grundlage von Arealkarten im Rasterdatenformat lassen sich blattphysiognomische Verteilungsmuster detailliert darstellen und analysieren. Die sich ergebenden Verteilungsmuster der blattphysiognomischen Parameter zeigen charakteristische Strukturen, die keiner Zufallsverteilung unterliegen. Neben den in Kapitel 2.1.1 aufgezählten Vor- und Nachteilen dieser „Sampling-Methode“ gegenüber konventionellen Methoden sei hier, vor dem Hintergrund der vorgestellten Ergebnisse, auf die wesentlichen methodologischen Eigenschaften hingewiesen:

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Die in dieser Studie angewandte Methode erlaubt die Zusammenstellung umfangreicher, reproduzierbarer Kalibrationsdatensätze, die Umwelt- und floristische Informationen großer Regionen (z.B. Kontinente) beinhalten. Aufgrund der hohen Anzahl von Rasterdatenpunkten ($n = 1835$) und der damit verbundenen Datendichte erweist sich der hier zusammengestellte Datensatz als statistisch sehr robust. Auf der anderen Seite wird aber auch der Verlust von Information auf kleinskaligem Niveau durch diese Methode deutlich, da räumlich eng begrenzte Effekte – seien sie biotischer (z.B. floristische Zusammensetzung) oder abiotischer Natur (z.B. edapische oder mikroklimatische Effekte) – sich nicht in den Rasterdaten widerspiegeln. Es ist jedoch bekannt, daß mikroklimatische Unterschiede von Standorten, die nur wenige hundert Meter voneinander entfernt liegen, größere Unterschiede in der Vegetation hervorrufen können, als makroklimatische Unterschiede von Standorten, die tausend Kilometer in Nord-Süd-Richtung entfernt liegen (BARKMAN 1979).

Es muß hier jedoch betont werden, daß auch bei den herkömmlich angewandten „Sampling-Methoden“ – z.B. CLAMP (WOLFE 1993) – diese kleinskaligen lokalen Veränderungen nicht exakt analysiert werden können, da die klimatischen Daten nicht in unmittelbarer Nähe der Floren-Lokalitäten erhoben wurden, sondern von Wetterstationen mit Entfernungen von bis zu 40 Kilometern zur entsprechenden Lokalität stammen. Insgesamt betrachtet überwiegen für eine Untersuchung der grundlegenden Zusammenhänge von Umwelt- und blattphysiognomischen Parametern auf makroskaligem Niveau die Vorteile der hier benutzten rasterdatenbasierende Methode incl. der synthetischen chorologischen Floren deren Nachteile.

Obwohl der in dieser Studie erstellte Kalibrationsdatensatz weite Teile Europas abdeckt, ist die Spannweite der erhobenen Parameter, insbesondere die der klimatischen Parameter, relativ gering im Vergleich zu bestehenden Datensätzen anderer Kontinente. So erstreckt sich im europäischen Datensatz die mittlere Jahrestemperatur von $3.5^{\circ} - 17.5^{\circ} \text{C}$ und der mittlere Jahresniederschlag von $309 - 2139 \text{ mm}$ (vergl. Tab. 37-1), während im CLAMP-Datensatz (WOLFE 1993) die Spannen für *MAT* von $-2.0^{\circ} - 27.2^{\circ} \text{C}$ und *MAP* von $190 - 4050 \text{ mm}$ reichen. In keiner Region Europas werden jedoch so hohe mittlere Jahrestemperaturen und mittlere Jahresniederschläge erreicht wie z.B. im tropisch geprägten Florida, das einige Florenpunkte zum CLAMP-Datensatz beisteuert. Aufgrund dieser Tatsache, daß warm-humide Klimate (heutzutage) nicht in Europa realisiert sind, ergibt sich eine gewisse Einschränkung in der Anwendung des europäischen Kalibrationsdatensatzes für paläoklimatische Rekonstruktionen im Tertiär. Da das Tertiär in Europa - nach heutigem Kenntnisstand - im wesentlichen durch ein relativ warm-humides Klima geprägt war, können daher mit dem in dieser Studie erstellten Datensatz die paläoklimatischen Verhältnisse z.T. nur extrapoliert werden. Trotz dieser Einschränkung ermöglicht dieser Datensatz neue, detaillierte Einblicke in den allgemeinen Zusammenhang von Umwelt und Blattphysiognomie in Europa.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Betrachtet man die blattphysiognomische Zusammensetzung europäischer Floren, so lassen sich drei verschiedene Gruppen von Blattmerkmalen hinsichtlich ihrer Abundanzen unterscheiden (vergl. Tab. 29-1): (1) Blattmerkmale, die dominant – also durch sehr hohe Prozentwerte ($> 70\%$) – in der Flora vertreten sind, wie z.B. „Blatt ungeteilt“, „Apex: spitz“ oder „mittel schmale/breite Blätter“; (2) Blattmerkmale, die kaum oder nur schwach in der Flora vertreten sind ($< 10\%$), wie z.B. „Leptophyll 1, -2“, „Mesophyll 3“ oder „Apex: gebuchtet“ und (3) Blattmerkmale, die mittlere Abundanzen mit relativ großen Spannen aufzeigen, wie z.B. „Blattrand ganzrandig“, „Basis: spitz“ oder „Länge/Breite 1“.

Es ist diese dritte, physiognomisch „intermediär“ vertretene Gruppe von Blattmerkmalen, die sich als am höchsten mit klimatischen Parametern korreliert zeigt (vergl. Tab. 38-1). Bei dieser Gruppe von Blattmerkmalen ist die Streuung der Abundanzen am höchsten, d.h. sie variieren entlang von Umweltgradienten relativ stark. Im Gegensatz hierzu liegen Blattmerkmale, die sehr dominant in der europäischen Vegetation vertreten sind, nahe ihres physiologisch-funktionalen Optimums, so daß hier eine gewisse „Pufferwirkung“ entlang von Umweltgradienten auftritt. Es sind hier also keine so deutlichen Änderungen in der Häufigkeit dieser Blattmerkmale festzustellen. Umgekehrt sind Blattmerkmale, die nur schwach in der europäischen Vegetation vertreten sind, weit von ihrem physiologisch-funktionalen Optimum entfernt und zeigen aufgrund mangelnder Möglichkeit ebenfalls keine deutlichen Änderungen in der Häufigkeit entlang von Umweltgradienten. Vielmehr können aus „europäischer Sicht“ diese schwach vertretenen Blattmerkmale, wie z.B. kleine Blätter im mediterranen Gebieten oder große Blätter in kontinentalen hohen Breiten, als Anpassungen an besondere Umweltbedingungen betrachtet werden.

Betrachtet man die Verteilung unterschiedlicher Blattgrößen in der Vegetation auf globalem Maßstab, so zeigt sich ein Trend von zunehmenden Blattgrößen mit steigenden Temperaturen und Niederschlag: die optimale Blattgröße sollte in den Tropen am größten sein, in den Subtropen abnehmen, in den mittleren Breiten zunehmen und in den hohen Breiten wiederum abnehmen (GIVNISH 1976). Diese grob verallgemeinernde Beobachtung kann auch in der Blattgrößenverteilung in europäischen Floren bestätigt werden. So zeigt sich, daß in Europa mit seinen insgesamt gemäßigten Klimaten, mittelgroße Blätter mit durchschnittlich 71 % vorherrschend in der Vegetation vertreten sind (vergl. Tab. 29-1 und Abb. 32-1). Die Verteilungsmuster der verschiedenen Blattgrößenklassen zeigen aber neben diesen allgemeinen, globalen Beobachtungen noch weiterführende, untergeordnete Trends in der Beziehung von Blattgröße und den jeweiligen Umweltbedingungen.

Betrachtet man das Verteilungsmuster innerhalb einer Blattgrößenklasse, z.B. das großer Blätter, so werden räumliche Präferenzen offensichtlich: Innerhalb europäischer Floren treten große Blätter ($> 3600\text{ mm}^2$; Abb. 32-1C) verstärkt in kontinental-kühlen Regionen auf, während sie in ozeanisch-gemäßigten Regionen deutlich schwächer vertreten sind.

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Auf der anderen Seite sind kleine Blätter (<400 mm²; Abb. 32-A) in der warmen mediterranen Region relativ stark und im kühl-gemäßigten nördlichen Mitteleuropa deutlich schwächer vertreten. Der erneute Anstieg des prozentualen Anteils kleiner Blätter in der Vegetation im Süden Skandinaviens kann durch die vermehrt auftretende Wuchsform des „Strauches“ in dieser Region erklärt werden; Sträucher bilden in der Regel kleine (selten mittelgroße) Blätter aus.

Mittelgroße Blätter (400-3600 mm²; Abb. 32-1B) zeigen eine zwischen diesen beiden klimatischen Präferenzen – „kühlere“ klimatische Bedingungen großer Blätter bzw. „wärmere“ klimatische Bedingungen kleiner Blätter – liegende vermittelnde Einnischung. Sie treten verstärkt in den klimatisch „gemäßigten“ Regionen Mitteleuropas auf, und ihr Anteil in der Vegetation nimmt zum kühleren Norden und wärmeren Süden hin deutlich ab.

Diese Ergebnisse machen deutlich, daß die Steuerung der Blattgrößenverteilung in der Vegetation ein komplexes Zusammenspiel unterschiedlichster Umweltparameter ist und daß die bisher bekannten Zusammenhänge von zunehmender Blattgröße mit ansteigenden Temperaturen nur einen stark verallgemeinernden Charakter auf globaler Ebene haben. So wird die Blattgröße neben klimatischen Faktoren auch wesentlich durch edaphische Faktoren wie z.B. die Verfügbarkeit von Bodenwasser gesteuert (GIVNISH 1979). Hierdurch erklären sich die vorherrschend kleinen Blätter von Vegetationstypen arider Gebiete (SCHIMPER 1898; CLEMENTS 1905; HALLÉ et al. 1978). Die auffällige Präferenz großer Blätter für kühle, nördliche Regionen wird im Zusammenhang mit dem Blattlängen/-breiten Verhältnis im nächsten Abschnitt besprochen.

Zwischen den Verbreitungsmustern der Blattgrößen und Blattformen (Blattlängen/-breiten Verhältnis; Abb. 33-1) besteht eine bemerkenswerte Übereinstimmung: Blätter mit mittleren Längen/Breiten-Verhältnissen sind prozentual am stärksten in der Vegetation vertreten. Kurz-breite Blätter zeigen ähnlich wie große Blätter eine deutliche Präferenz für kühle, kontinentale Regionen (Abb. 33-1C), während länglich-schmale Blätter ähnlich wie kleine Blätter in warmen mediterranen Regionen dominieren (Abb. 33-1A). Diese Verteilungsmuster der Blattformen entsprechen im wesentlichen den Ergebnissen in der Untersuchung von WOLFE (1993). Darüber hinaus manifestiert sich dieses Muster nicht nur bei physiognomischen Untersuchungen der gesamten Gehölzvegetation, sondern auch auf Gattungsebene (vergl. *Salix*, Abb. 5-2) und Art-Ebene (vergl. *Layia gaillardoides*, Abb. 5-1).

Die charakteristischen Verteilungsmuster von Blattgrößen und Blattformen zeigen, daß ein erheblicher Selektionsdruck auf diesen physiognomischen Anpassungen in Abhängigkeit zu den jeweilig herrschenden Umweltbedingungen liegen muß. Somit sind im Hinblick auf die Rekonstruktion verschiedener Paläo-Vegetationstypen und den dazugehörenden Umweltparametern diese Blattmerkmale von entscheidender Bedeutung:

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Unter „mediterranen“ Umweltbedingungen überwiegen relativ kleine, schmale, längliche (typischerweise „sklerophylle“) Blätter in der Vegetation. Daher ist eine präzise Definition des „mediterranen Vegetationstyps“ im Hinblick auf blattphysiognomische Eigenschaften erforderlich. Auf der anderen Seite sind unter „kühl-kontinentalen“ Umweltbedingungen auffallend viele große, breite Blätter in der Vegetation vertreten. Die Präferenz dieses „nordischen“ physiognomischen Blatttyps kann klimatische Ursachen haben, möglicherweise kann sie aber auch dem dort herrschenden Lichtregime während des Sommers oder auch einer Kombination dieser beiden Faktoren zugeschrieben werden.

Die eingehende Untersuchung dieser charakteristischen blattphysiognomischen Vegetationstypen wird im anschließenden vierten Kapitel anhand einer „blattphysiognomische Klassifikation“ weiter entwickelt (vergl. Abschnitt 4.1).

Zahlreiche Paläogene Floren aus den Polarregionen wie z.B. von Spitzbergen oder Grönland weisen einen auffallend hohen Anteil großer, sehr breiter Blätter auf (HEER 1868, KVACEK et al. 1994). Große, breite Blätter scheinen daher unter den Umweltbedingungen hoher Breiten, d.h. bei relativ flach stehender Sonne und langer Sonnenscheindauer während der Sommermonate sowie mäßigen Maximaltemperaturen, einen Selektionsvorteil gegenüber anderen Blattformen/-größen zu haben. Diese Untersuchungsergebnisse können somit neue Einsichten in Entwicklungsgeschichte der Arktotertiär-Flora in bezug auf ihre blattphysiognomischen Eigenschaften und deren Anpassung an die entsprechenden Umweltbedingungen eröffnen.

Bisher wurden die blattphysiognomischen Eigenschaften der Vegetation nur auf synmorphologischer Ebene anhand von Waldformationen diskutiert. Die Untersuchung von ausgewählten Blattmerkmalen entlang eines Umweltgradienten kann jedoch möglicherweise auf Gattungs- bzw. Artebene zu detaillierteren Ergebnissen führen, da hier einheitlichere Genotypen vorliegen und somit das „statistische Rauschen“ eines blattphysiognomischen Signals reduziert wird. Hierfür eignen sich allerdings nur wenige euryöke Sippen, die ausgedehnte Verbreitungsareale besitzen.

Auf Seite der Umweltparameter zeigen Temperaturparameter die höchste Korrelation mit blattphysiognomischen Merkmalen (vergl. Tab. 38-1). Hierbei handelt es sich zum einen um mittlere Temperaturparameter wie z.B. *MAT* und *T_{sum}* und zum anderen um Minimum-Temperaturparameter wie z.B. *T_{min}* und *FD*. Diese Parameter haben auf die Ausbildung blattphysiognomischer Merkmale einen limitierenden Einfluß. Im Gegensatz hierzu nehmen Maximum-Temperaturen keinen Einfluß auf die Blattphysiognomie. Unter den blattphysiognomischen Merkmalen reagiert die Ausprägung des Blattrandes (*ma_enti*), der Blattlaminabasis (*ba_acut*) und der Blattform (*lw_I*) am deutlichsten auf die oben genannten Temperaturparameter. Es zeigt sich, daß blattphysiognomische Parameter mit ausgeprägten, langen Gradienten (vergl. Spannen in Tab. 29-1) am deutlichsten mit

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Umweltparametern korrelieren, während kurze blattphysiognomische Gradienten im „statistischen Rauschen“ untergehen. Die Gründe für die geringe Korrelation von niederschlagsbezogenen Umweltparametern mit der Blattphysiognomie sind wahrscheinlich in der relativ geringen ökologischen Relevanz der aufgeführten Niederschlagsparameter für Pflanzen in mittleren geographischen Breiten zu suchen. Eine Kombination von Niederschlags- und bodenkundlichen Parametern wie z.B. die Wasserbilanz sind unter Umständen deutlich besser mit blattphysiognomischen Parametern korreliert. Blattphysiognomische Anpassungen folgen lediglich einem allgemeinen übergeordneten Trend der Niederschlagsverteilung, vollziehen jedoch nicht die hohe räumliche Variabilität des Niederschlags (vergl. Abb. 44-1A). Daher bleibt der Niederschlag – für viele methodische Ansätze – eine durch Proxies nur schwer zu fassende Größe.

Unter den ökologischen Parametern zeigt sich der Anteil immergrüner Blätter *eg* in der Vegetation hoch mit blattphysiognomischen Merkmalen korreliert. Die Transferfunktionen für diesen Parameter mit der multiplen linearen Regression ($r^2 = 0.86$) und Ordination ($r^2 = 0.85$) liefern gute Ergebnisse (vergl. Abb. 45-1), die für die Anwendung auf fossile Blattfloren weitreichende Bedeutung haben. Somit läßt sich erstmals nicht aus der taxonomischen, sondern der blattphysiognomischen Zusammensetzung einer fossilen Flora der prozentuale Anteil immergrüner Arten abschätzen. Leider konnte für andere ökologische Parameter wie den Blattflächenindex (*lai*) und die Biomasse (m_{bio}) keine Korrelation zu blattphysiognomischen Parametern festgestellt werden. Ein Grund hierfür liegt mit Sicherheit in der Struktur des Datensatzes, der nur blattphysiognomische Merkmale von Laubgehölzen berücksichtigt, während die Daten des Blattflächenindex und der Biomasse die gesamte Vegetation, also auch Gymnospermen und krautige Pflanzen, einschließen.

Diese Studie zeigt, daß die komplexen Beziehungen zwischen Umwelt und Blattphysiognomie keine universelle, sondern vielmehr eine regionale beschränkte Gültigkeit besitzen. Dieser Umstand wird deutlich, wenn man die Transferfunktionen dieser mit denen anderer außereuropäischer Untersuchungen vergleicht: In den Untersuchungen von überwiegend amerikanischen und ostasiatischen blattphysiognomischen Datensätzen (WING & GREENWOOD 1993; Wilf 1997) ist das Merkmal „Blattrand ganzrandig“ am höchsten mit *MAT* korreliert ($r^2 = 0.98, 0.76, 0.94$) (vergl. Tab. 40-1). Im Gegensatz hierzu zeigt dieses Merkmal im europäischen Datensatz eine geringere Korrelation mit *MAT* ($r^2 = 0.6$); hier zeigt das Merkmal „Laminabasis spitz“ die höchste Korrelation ($r^2 = 0.76$) (vergl. Tab. 38-1). Betrachtet man die SLR-Transferfunktionen für *MAT* (vergl. Tab. 40-1, Funktion 1 - 4), so zeigen alle Funktionsgleichungen zwar ähnliche Steigungen von ca. 0.3, jedoch variieren die Achsenabschnitte deutlich. Diese Parallelverschiebungen der Transferfunktionen deuten auf einheitliche Wirkungsprinzipien hin, die aber auf unterschiedlichen „Ausgangsniveaus“ ansetzen; das „Ausgangsniveau“ wird durch die regional unterschiedliche floristische Zusammensetzung der

3. Analyse von rezenten blattphysiognomischen Verteilungsmustern

Vegetation bestimmt, ist also im wesentlichen vegetationsgeschichtlich bestimmt. Die Abweichungen in der blattphysiognomischen Zusammensetzung von europäischen und (nord- /mittel-)amerikanischen Floren kann möglicherweise auf das massive Aussterben vieler europäischer Gehölz-Taxa während der Glaziale zurückgeführt werden. Für die Anwendung von Transferfunktionen sind daher diese Einschränkungen aufgrund regionaler Gültigkeitsbereiche zu beachten.

Letztlich ist noch zu betonen, daß in dieser Studie keine Hinweise gefunden wurden, die auf ein „Nicht-Gleichgewichtszustand“ von Klima und Blattphysiognomie – und somit von Klima und Vegetation – schließen lassen. So zeigen Glazialrefugien der zentraleuropäischen Vegetation wie z.B. die Balkanhalbinsel, Transkaukasien und die Pontische Region im Verteilungsmuster der Residuen der mittleren Jahrestemperatur (vergl. Abb. 43-1C) und anderer klimatischer Parameter keine Abweichungen im Vergleich zu den angrenzenden Regionen. Bei einem „Nicht-Gleichgewichtszustand“ sollten aber gerade die Refugien deutliche Abweichungen in der Klima-Blattphysiognomie Beziehung aufzeigen. Ein weiter Grund der gegen die Annahme eines „Nicht-Gleichgewichtszustands“ von Vegetation und Klima spricht, ist die Tatsache, daß in Regionen, die am weitesten von den Glazialrefugien entfernt liegen und daher auch am deutlichsten den Ungleichgewichtszustand repräsentieren sollten, keine größeren Residuen aufweisen als andere Regionen. Insgesamt zeigt diese blattphysiognomische Studie daher – im Gegensatz zu dem Konzept einiger anderer Autoren (DAVIS 1984; RITCHIE 1986; BIRKS 1990; LANG 1994) – daß sich die Vegetation in Europa in einem Gleichgewichtszustand mit dem herrschenden Klima befindet. Diese Interpretation wird auch durch Studien zur holozänen Vegetationsdynamik unterstützt (z.B. TINNER & LOTTER 2001), in denen Anzeichen für eine sehr rasche Migration und Wiederbesiedlung der Vegetation nach abrupten Klimaveränderungen gefunden wurden.

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Vegetationsklassifikationen werden schon seit langem zur allgemeinen Beschreibung von Umweltbedingungen verschiedener Vegetationstypen benutzt. WHITTAKER (1978) beschreibt eine „Klasse“ innerhalb einer Vegetationsklassifikation als „eine Gruppierung von Individuen oder Beobachtungen mit gemeinsamen Eigenschaften“. Für die Klassifikation von Vegetationstypen existieren zwei grundlegend unterschiedliche Konzepte, die verschiedene Qualitäten berücksichtigen: (1) die taxonomische Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften und (2) die physiognomische Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften.

Die Anwendung des einen oder anderen Klassifikationskonzepts hängt wesentlich von der zu untersuchenden Fragestellung und des Typs der zu klassifizierenden Pflanzengemeinschaft ab. So sind z.B. physiognomische, floristische, ökologische oder stratale Klassenkonzepte jeweils im Hinblick auf eine spezielle Fragestellung zur Untersuchung der Vegetation definiert (WHITTAKER 1978). Die definierten Klassen der verschiedenen Klassifikationskonzepte können, müssen sich aber nicht in bezug auf ihre räumliche Verbreitung und der Zuordnung der einzelnen Taxa entsprechen. Die Wahl einer geeigneten Klassifikation für eine Untersuchung ist daher in erster Linie eine Frage der sinnvollen Anwendbarkeit und somit auch der Leistungsfähigkeit bzw. Effizienz der Klassifikation.

Die meisten der existierenden Vegetationsklassifikationen werden in erster Linie zur Beschreibung von rezenten Vegetationsmustern unter heutigen Umweltbedingungen benutzt. Dabei wurde sowohl das Konzept der taxonomischen als auch das der physiognomischen Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften in zahlreichen Klassifikationen angewandt (CLEMENS 1905; GAMS 1918; BRAUN-BLANQUET 1928, 1932; DU RIETZ 1932; SCHIMPER & FABER 1935; WEBB 1959; ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS 1967; HOLDRIDGE 1967; TÜXEN 1970; HALLÉ et al. 1978; PRENTICE et al. 1992; BAILEY 1998). Bei der Anwendung dieser Klassifikationen auf fossile Pflanzengemeinschaften ergeben sich zahlreiche Probleme, da viele Klassifikationsmerkmale wie z.B. Wuchsformtyp, Wuchshöhe oder die taxonomische Zusammensetzung der Paläofloren nicht oder nur unzureichend überliefert sind. Daher werden an eine Vegetationsklassifikation, die sich erfolgreich auf fossile Floren übertragen lässt, besondere Anforderungen gestellt: (1) Die spezifischen Klassifikationsmerkmale der Vegetationseinheiten müssen fossil überliefert sein; (2) die klassifizierten Vegetationseinheiten müssen zeitlich (über geologische Zeiträume) und entwicklungsgeschichtlich stabil sein, d.h. die Vegetationsklassen sollten möglichst zeitlose Einheiten bilden. Aufgrund dieser Einschränkungen eignen sich bislang nur zwei Vegetationsklassifikationsansätze – mehr oder weniger gut – für die Anwendung auf fossile Floren (LANG 1994):

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

1. Vegetationsklassen, die auf Formations-Typen basieren wie z.B. „Immergrüner Nadelwald“ oder „Sommergrüner Breitlaubwald“ (SCHIMPER & FABER 1935; WEBB 1959, ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS 1967) (physiognomischer Ansatz).
2. Vegetationsklassen, die nach den jeweils vorherrschenden Taxa charakterisiert sind (Dominanzgesellschaften) wie z.B. „Fichtenwald“ oder „Eichen-Hainbuchenwald“ (CLEMENS 1905, 1928; DU RIETZ 1932) (taxonomischer Ansatz).

In der hier vorliegenden Studie wird versucht eine neue Vegetationsklassifikation zu etablieren, indem der oben genannte Klassenbegriff – als eine Gruppierung von Individuen mit gemeinsamen Eigenschaften – auf ausschließlich blattphysiognomisch definierte Klassifikationseinheiten übertragen wird. Hierbei soll, im Gegensatz zur Artenzusammensetzung einer Flora bei der taxonomischen Klassifikation, die „blattphysiognomische Zusammensetzung“ einer Gehölzflora, also die blattphysiognomische Vegetationsvergesellschaftung, berücksichtigt werden. Blattphysiognomische Merkmale wie z.B. die Blattgröße, der Blattrandtyp oder die Blattform stehen weitgehend unter der Kontrolle diverser Umweltparameter, so daß die Vegetation verschiedener geographischer Regionen deutliche Unterschiede in ihrer blattphysiognomischen Zusammensetzung zeigt (vergl. Kapitel 3). Der Vorteil dieser blattphysiognomischen Vegetationseinheiten ist der, daß sie sowohl auf rezente als auch auf fossile Floren angewandt werden können. Eine Übertragung auf fossile Blattfloren ist möglich, da erstens die klassifizierenden Merkmale (meistens) fossil überliefert sind und zweitens die Beziehungen zwischen Umwelt und Blattphysiognomie sich zumindest im Känozoikum nur unwesentlich verändert haben (Aktualitätsprinzip). Blattphysiognomische Vegetationsvergesellschaftungen können analog zu den Florenkomplexen (MAI 1995), die zur phytostatigraphischen Korrelation herangezogen werden, zur Korrelation verschiedener „Paläo-Environments“ benutzt werden.

Für die Aufstellung der verschiedenen blattphysiognomischen Klassen (Cluster) wurde die prozentuale blattphysiognomische Zusammensetzung der Vegetation des in Abschnitt 2.1.4 beschriebenen Rasterdatensatzes (ELPA) zugrundegelegt (vergl. Abb. 13-1). Die Struktur der analysierten Daten entspricht Matrix E und Dendrogramm II in Abbildung 14-1 (vergl. auch Abschnitt 2.3). Die aufgestellten blattphysiognomischen Cluster wurden in bezug auf ihre physiognomischen und klimatischen Charakteristika hin untersucht und beschrieben. Außerdem wurden die räumlichen Verbreitungsmuster der blattphysiognomischen Klassen mit denen anderer Vegetations- und Klimaklassifikationen verglichen, um eventuell gegebene Übereinstimmungen zu analysieren.

4.1 Cluster-Analyse der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation

4.1.1 Identifikation der blattphysiognomischen Vegetationsklassen

In der Cluster-Analyse wurden 10 verschiedene blattphysiognomische Cluster unterschieden. Aufgrund der teilweise statistisch geringen Unterschiede zwischen den Clustern wurden nachträglich ähnliche Cluster zu Cluster-Gruppen zusammengefaßt (vergl. Abb. 58-1A). Hierfür wurden das Distanzmaß von ca. 4.0 als Schwellenwert definiert und somit fünf blattphysiognomische Cluster-Gruppen aufgestellt: Die mediterrane Gruppe (I), die (sub-) ozeanische Gruppe (II), die skandinavische Gruppe (III), die sub-kontinentale Gruppe (IV) und die kontinentale Gruppe (V). Um die, mehr oder weniger, graduellen Übergänge zwischen den einzelnen Cluster-Gruppen anschaulich zu illustrieren wurde die ursprüngliche Unterteilung in 10 Cluster für graphische Zwecke beibehalten.

Das Dendrogramm der Cluster-Analyse (Abb. 58-1A) ist durch zwei Hauptäste charakterisiert, die sich wesentlich durch ihre blattphysiognomische Zusammensetzung unterscheiden: Der erste Hauptast, bestehend aus sechs physiognomischen Clustern (Cluster A-F), wird im wesentlichen durch die Vegetation meridionaler, submeridionaler und ozeanisch geprägter, temperater Florenzen Europas gebildet. Innerhalb dieses Hauptastes zeigt die mediterrane Cluster-Gruppe (Cluster A, B) deutliche physiognomische Unterschiede zu den nördlichen angrenzenden Cluster-Gruppen (Cluster C, D, E, F). Von den letztgenannten Clustern trennt sich wiederum die skandinavische Gruppe (Cluster F) deutlich von der südlich angrenzenden (sub-) ozeanischen Gruppe (Cluster C, D, E). Der zweite Hauptast des Dendrogramms, bestehend aus vier physiognomischen Clustern (Cluster G, H, I, J), wird im wesentlichen durch die Vegetation subkontinentaler bis kontinentaler temperater Florenzen repräsentiert. Dieser zweite Hauptast ist im Vergleich zum ersten Hauptast blattphysiognomisch relativ homogen strukturiert. Es läßt sich eine subkontinentale (Cluster G, H) und eine kontinentale Gruppe (Cluster I, J) physiognomisch unterscheiden.

Aus der Struktur des Dendrogramms läßt sich entnehmen, daß der markanteste Unterschied in der blattphysiognomischen Zusammensetzung der europäischen Vegetation zwischen den beiden Hauptästen, also zwischen ozeanischen und kontinentalen Cluster-Gruppen verläuft. Ein weiterer – jedoch bei weitem nicht so deutlich ausgeprägter – „physiognomischer Schnitt“ in der Vegetation ist zwischen der mediterranen Gruppe (Cluster A, B) und der sich nördlich anschließenden (sub-) ozeanischen Gruppe (Cluster C, D, E) festzustellen. Die blattphysiognomische Zusammensetzung der skandinavischen Gruppe (Cluster F) zeigt einen deutlichen Unterschied zu der südlich angrenzenden (sub-) ozeanischen Gruppe (Cluster C, D, E) und zu der (ebenfalls sehr nördlich gelegenen) kontinentalen Gruppe (Cluster I, J). Blattphysiognomisch ist die eigenständige skandinavische Vegetation also näher mit der mitteleuropäischen als mit der osteuropäischen „verwandt“.

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

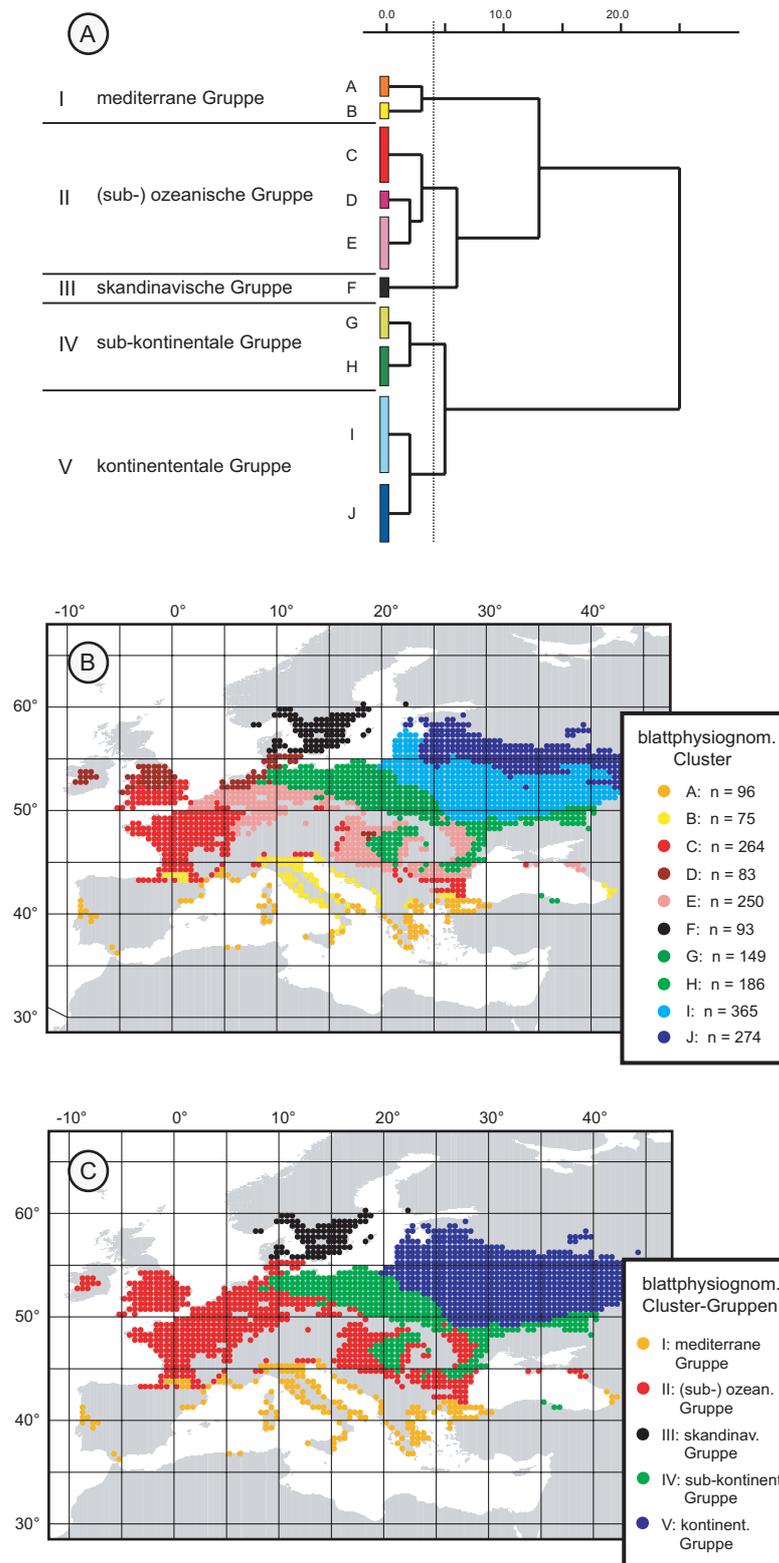


Abbildung 58-1:

Cluster-Analyse der blattphysiognomischen Zusammensetzung der europäischen Vegetation; A: Dendrogramm mit 10 Clustern (A - J) und 5 Cluster-Gruppen (I - V); B: Verteilungsmuster der Cluster A - J; C: Verteilungsmuster der Cluster-Gruppen I - V.

4.1.2 Chorologische und klimatische Beschreibung der Vegetationsklassen

Ein Blick auf die räumlichen Verteilungsmuster der Cluster zeigt, daß die Zusammensetzung der Cluster nicht statistisch zufällig erfolgt, sondern räumliche deutlich strukturierte Muster vorliegen (Abb. 58-1B). Die Cluster werden von mehr oder weniger zusammenhängenden Gebieten ähnlicher physiognomischer Zusammensetzung gebildet. Die Verteilungsmuster haben eine starke zonale Ausprägung, so daß man von „blattphysiognomisch charakterisierten Vegetationsgürteln“ sprechen kann. Die zonale Gliederung der Cluster legt eine enge Beziehung der Blattphysiognomie zur Umwelt, insbesondere klimatischen Parametern, nahe.

Obwohl die Struktur des Dendrogramms eine diskontinuierliche (diskrete) Abstufung der blattphysiognomischen Zusammensetzung in der europäischen Vegetation aufzeigt, impliziert die räumliche Verteilung der physiognomischen Cluster eine weitgehend kontinuierliche (klinale) Differenzierung entlang ökologischer Gradienten. Betrachtet man z.B. nur ein einzelnes blattphysiognomisches Merkmal in Abhängigkeit zu einem Umweltparameter, so zeigen sich keine diskreten Abstufungen in der Abundanz dieses Merkmals in der Vegetation (Abb. 59-1).

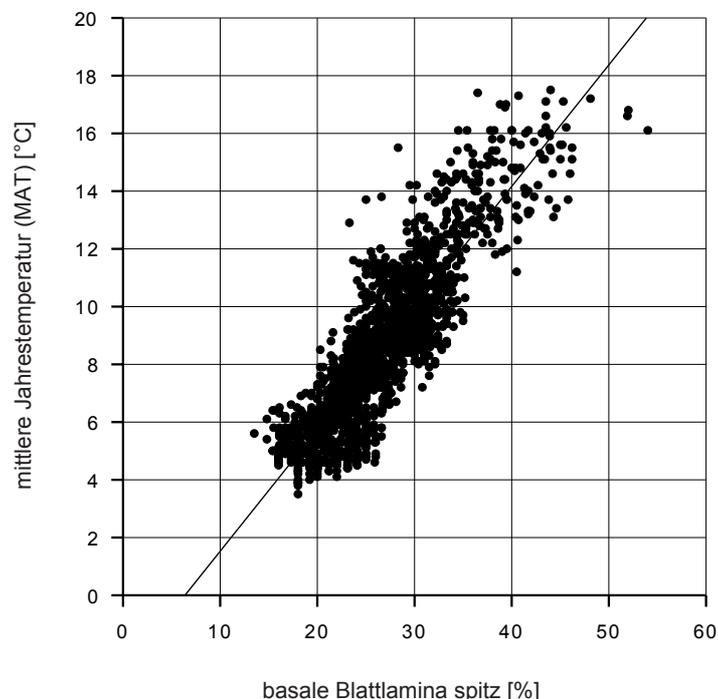


Abbildung 59-1:

Zusammenhang von Blättern mit einer spitzen basalen Blattlamina (*ba_acut*) und der mittleren Jahrestemperatur *MAT* ($r^2 = 0.76$; vergl. auch Tabelle 38-1 und 40-1); die Verteilung der Datenpunkte spricht für eine klinale Struktur in der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation.

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß der blattphysiognomische Gesamtcharakter verschiedener Vegetationen, durchaus zu diskreten Übergängen führen kann. Insgesamt wird hieraus ersichtlich, daß es sich bei den Klassengrenzen zwischen den unterschiedenen blattphysiognomischen Vegetationseinheiten um mehr oder weniger fließende Übergänge handelt und somit eine gewisse Willkür in der Definition der physiognomischen Einheiten liegt. Diese Problematik tritt jedoch in nahezu allen biologischen Klassifikationen auf.

Die Verteilungsmuster der blattphysiognomischen Cluster und der mittleren Jahrestemperatur *MAT* (Abb. 43-1A) zeigen eine hohe Übereinstimmung. Die Übereinstimmung betrifft großenteils sowohl die Form des Verlaufs zwischen den Klassengrenzen als auch die räumliche Ausdehnung der Klassen selbst. Dieser Zusammenhang hebt, neben den bereits im Abschnitt 3.4 beschriebenen Korrelationen von Umwelt- und blattphysiognomischen Parametern, nochmals die zentrale Bedeutung der mittlern Jahrestemperatur *MAT* als einen die Blattphysiognomie wesentlich kontrollierenden Umweltparameter hervor. Im Detail betrachtet erweist sich jedoch das Verteilungsmuster der blattphysiognomischen Cluster als komplexer als das von *MAT*: die skandinavische Cluster-Gruppe (Cluster F) ist im Vergleich zu der nordöstlich gelegenen kontinentalen Cluster-Gruppe (Cluster I, J) trotz ähnlicher mittlerer Jahrestemperaturen durch eine eigenständige Blattphysiognomie charakterisiert. Ferner zeigt das an der Nordsee gelegene Cluster D ebenfalls eine eigenständige Blattphysiognomie im Vergleich zu den angrenzenden Regionen mit ähnlichen Temperaturen. Insgesamt betrachtet läßt sich feststellen, daß in Regionen, in denen relative große klimatische Unterschiede auf relativ kleinem Raum realisiert sind, die blattphysiognomischen Gradienten in der Vegetation ebenfalls am stärksten ausgeprägt sind. Dies zeigt sich z.B. in einem Transekt von Griechenland nach Zentralrußland, wo die physiognomischen Cluster-Gruppen relativ dicht gedrängt aufeinander abfolgen (vergl. Abb. 58-1B, C).

4.1.3 Analyse der blattphysiognomischen Eigenschaften der Vegetationsklassen

Zur Charakterisierung der blattphysiognomischen Eigenschaften der fünf Cluster-Gruppen wurden die Mittelwerte der jeweils vertretenen Blattmerkmale berechnet. Die Mittelwerte der Cluster-Gruppen I - V sind in Tabelle 61-1 dargestellt. Die Cluster-Gruppen unterscheiden sich in einigen Blattmerkmalen deutlich von einander (z.B. „Lamina Basis: spitz“, „Blattrand ganzrandig“ und „Lamina: Länge/Breite 2“, während andere Blattmerkmale nahezu keine Varianzen aufzeigen (z.B. „Blattgröße: Mesophyll 1–3“) (vergl. Tab. 29-1). Die physiognomischen Unterschiede zwischen den fünf Cluster-Gruppen werden demnach von einigen dominanten Blattmerkmalen getragen, während die meisten anderen Blattmerkmale eine untergeordnete Rolle für die Differenzierung spielen.

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Tabelle 61-1:

Blattphysiognomische Zusammensetzung der Cluster-Gruppen I – V aus Abbildung 58-1A und C.

Nr.	Blattmerkmal	Abk.	Cluster-Gruppe [%]					Ø	Spanne
			I	II	III	IV	V		
1	Blatt ungeteilt	<i>le_simp</i>	87.5	88.5	91.2	90.8	91.9	90.0	4.4
2	Blatt gelappt	<i>le_lobe</i>	20.1	23.9	27.2	23.6	18.2	22.6	9.1
3	Blattrand ganzrandig	<i>ma_enti</i>	35.0	30.8	26.8	23.7	18.6	27.0	16.4
4	Blattgröße: Leptophyll 1	<i>ls_lep1</i>	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
5	Blattgröße: Leptophyll 2	<i>ls_lep2</i>	2.2	0.6	1.3	0.0	0.4	0.9	2.2
6	Blattgröße: Microphyll 1	<i>ls_mic1</i>	11.6	8.3	9.4	7.8	8.5	9.1	3.8
7	Blattgröße: Microphyll 2	<i>ls_mic2</i>	40.6	37.6	36.2	36.9	34.8	37.2	5.8
8	Blattgröße: Microphyll 3	<i>ls_mic3</i>	27.1	35.2	33.1	36.1	36.1	33.5	9.0
9	Blattgröße: Mesophyll 1	<i>ls_mes1</i>	13.2	14.1	13.8	13.3	14.0	13.7	0.9
10	Blattgröße: Mesophyll 2	<i>ls_mes2</i>	4.1	3.0	3.8	3.8	3.8	3.7	1.1
11	Blattgröße: Mesophyll 3	<i>ls_mes3</i>	0.6	0.7	1.7	1.5	1.7	1.2	1.1
12	Lamina Apex: rund	<i>ap_obtu</i>	19.7	17.1	22.7	14.8	14.5	17.8	8.2
13	Lamina Apex: spitz	<i>ap_acut</i>	75.9	80.0	73.8	82.4	82.1	78.8	8.6
14	Lamina Apex: gebuchtet	<i>ap_emar</i>	4.4	2.9	3.5	2.8	3.4	3.4	1.6
15	Lamina Basis: rund	<i>ba_obtu</i>	42.3	45.8	52.5	47.8	51.8	48.0	10.2
16	Lamina Basis: spitz	<i>ba_acut</i>	37.2	29.5	19.4	26.4	21.8	26.9	17.7
17	Lamina Basis: gebuchtet	<i>ba_emba</i>	20.5	24.7	28.0	25.8	26.4	25.1	7.5
18	Lamina Länge/Breite 1	<i>lw_1</i>	11.6	14.2	18.6	17.3	18.6	16.1	7.1
19	Lamina Länge/Breite 2	<i>lw_2</i>	52.8	63.4	66.9	60.0	59.1	60.5	14.2
20	Lamina Länge/Breite 3	<i>lw_3</i>	20.8	12.2	10.6	11.3	10.1	13.0	10.7
21	Lamina Länge/Breite 4	<i>lw_4</i>	4.9	3.0	1.7	2.1	1.7	2.7	3.1
22	Lamina Länge/Breite 5	<i>lw_5</i>	10.0	7.2	2.2	9.2	10.5	7.8	8.3
23	Lamina Form: obovat	<i>sh_obov</i>	18.3	21.2	23.1	18.8	20.7	20.4	4.8
24	Lamina Form: elliptisch	<i>sh_elli</i>	48.2	46.5	49.0	51.0	51.1	49.2	4.6
25	Lamina Form: ovat	<i>sh_ovat</i>	33.6	32.5	27.9	30.2	28.2	30.5	5.8

Mit Hilfe einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) der blattphysiognomischen Daten können Charakteristika der fünf Cluster-Gruppen in einem Ordinations-Diagramm dargestellt und analysiert werden (vergl. Abb. 62-1A, B). Die ersten vier Hauptachsen der PCA erklären folgende Anteile der Varianz des blattphysiognomischen Datensatzes: Achse 1: $\lambda_1 = 44.6\%$, Achse 2: $\lambda_2 = 16.8\%$, Achse 3: $\lambda_3 = 8.1\%$ und Achse 4: $\lambda_4 = 6.8\%$. Jeder Datenpunkt wurde entsprechend der durchgeführten Cluster-Analyse der jeweiligen Cluster-Gruppe I-V zugeordnet. Zur besseren Charakterisierung der Cluster-Gruppen wurde jeweils ein Cluster-Zentrum und das 95%-Konfidenzintervall in das Ordinationsdiagramm eingezeichnet (vergl. Abschnitt 2.3.1 des Methodenkapitels).

Im Ordinationsdiagramm (Abb. 62-1A) wird der fließende Übergang zwischen den fünf Cluster-Gruppen deutlich. Die großen Überlappungszonen der Konfidenzintervalle können als Ausdruck der ökoklinalen Differenzierung der blattphysiognomischen Zusammensetzung entlang von

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Umweltgradienten betrachtet werden. Die fünf blattphysiognomischen Cluster-Gruppen im physiognomischen Merkmalsraum können folgendermaßen beschrieben werden (vergl. Abb. 62-1).

Die sub-kontinentale Gruppe (IV) nimmt eine zentrale Stellung im Ordinationsdiagramm ein und ist dadurch charakterisiert, daß sie keine extremen Ausprägungen bestimmter blattphysiognomischer Merkmale aufweist. Diese Gruppe repräsentiert auf Grund ihrer zentralen Stellung im (europäischen) physiognomischen Merkmalsraum eine „neutrale Ausgangsvegetation“, die keine physiognomische Entwicklung in eine bestimmte Richtung zeigt.

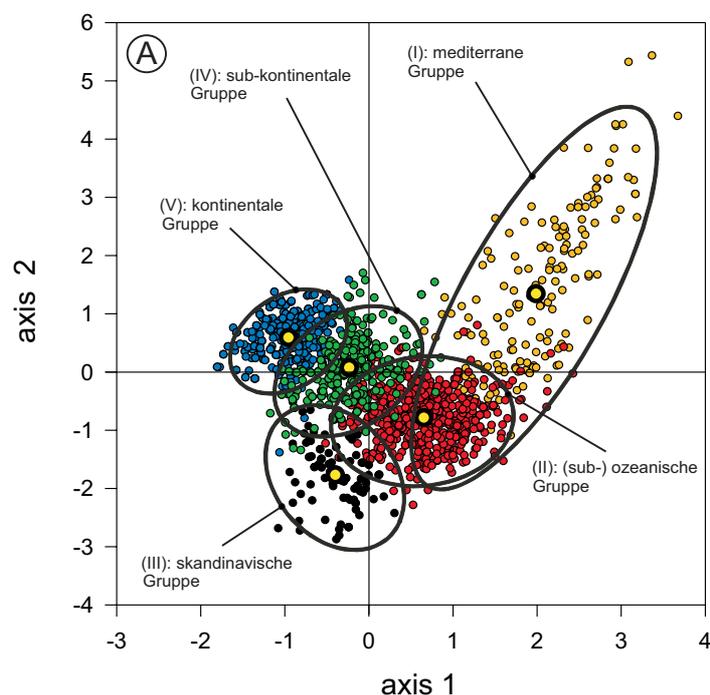
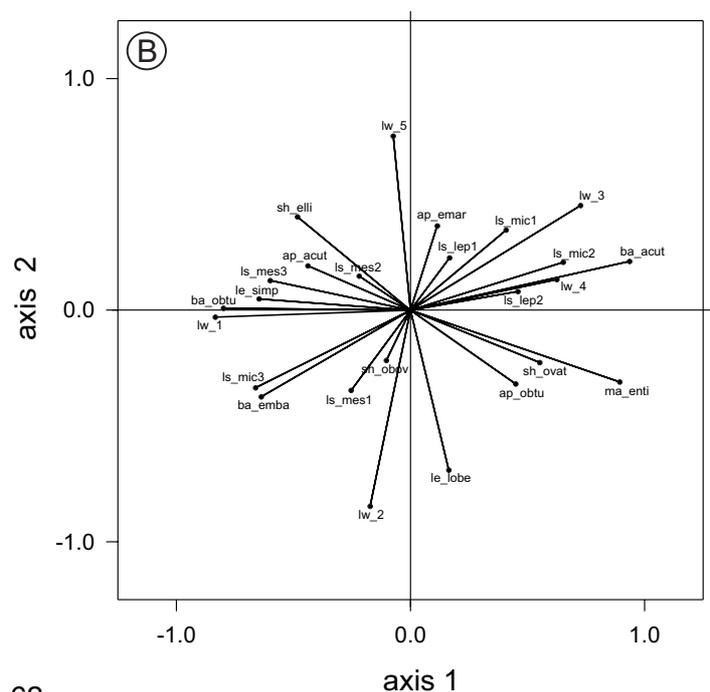


Abbildung 62-1:
PCA-Ordination des blattphysiognomischen Merkmalraums; Eigenwerte:
Achse 1: $\lambda_1 = 44.6\%$,
Achse 2: $\lambda_2 = 16.8\%$;

A: Sample scores;
jede Cluster-Gruppe ist durch ein Cluster-Zentrum (gelber Punkt) und ein 95 %-Vertrauensintervall (schwarze Ellipse) charakterisiert;

B: Character scores;
die Vektoren repräsentieren die 25 untersuchten blattphysiognomischen Merkmale;
Abkürzungen siehe Tabelle 61-1.



4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Im Gegensatz zur sub-kontinentale Gruppe sind die vier verbleibenden Cluster-Gruppen durch Dominanzen verschiedener blattphysiognomischer Merkmale gekennzeichnet. Sie haben sich entsprechend den jeweiligen regionalen Umweltbedingungen in eine bestimmte Richtung „physiognomisch weiterentwickelt“. Die Begriffe „neutrale Ausgangsvegetation“ und „physiognomisch weiterentwickelt“ sind nicht in einem phylogenetischem Sinne zu verstehen, sondern sollen das Ausmaß der Dominanz bestimmter blattphysiognomischer Merkmale zum Ausdruck bringen. Die mediterrane Gruppe (I) wird von kleinen Blättern (ls_lep1,-2; ls_mic1,-2), länglich/schmalen Blättern (lw_3, -4) und Blättern mit spitzer Laminabasis (ba_acut) dominiert. Die (sub-) ozeanische Gruppe (II) zeichnet sich durch die Vorherrschaft ovaler Blätter (sh_ovat), ganzrandiger Blätter (ma_enti) und Blätter mit runder Laminaspitze (ap_obtu) aus. Die skandinavische Gruppe (III) ist durch das verstärkte Auftreten von Blättern mit einem Länge/Breiten Verhältnis von 1-2:1 (lw_2), Blättern der Größe Mesophyll 1 (ls_mes1) und obovaten Blattformen (sh_obov) charakterisiert. Die kontinentale Gruppe (V) zeichnet sich durch einen hohen Anteil elliptischer Blätter (sh_elli), ungeteilter Blätter (le_simp) und sehr großer Blätter (ls_meso1, -2) aus.

Die fünf Cluster-Gruppen unterscheiden sich auch deutlich in der blattphysiognomischen Varianz innerhalb einer Gruppe. So überdeckt die mediterrane Gruppe (I) einen großen physiognomischen Merkmalsraum aufgrund der starken Streuung ihrer Datenpunkte im Ordinationsdiagramm. Im Gegensatz hierzu ist die Streuung der Cluster-Gruppen II, III, IV und V deutlich geringer. Die kontinentale Gruppe (V) überdeckt den kleinsten physiognomischen Merkmalsraum und zeigt daher auch die geringste blattphysiognomische Varianz. Die Streuung der Datenpunkte innerhalb einer Cluster-Gruppe kann als Maß für die blattphysiognomische Diversität dieser Gruppe betrachtet werden. Ein dichtes kompaktes Cluster bedeutet somit eine relativ homogene blattphysiognomische Zusammensetzung der Vegetation innerhalb dieses Clusters, während ein disperses Cluster auf eine hohe blattphysiognomische Diversität bzw. Variabilität schließen läßt. Diese Feststellung wirft die Frage nach dem Zusammenhang von „Arten-Diversität“ und „blattphysiognomischer Diversität“ innerhalb einer Cluster-Gruppe auf. Um dieser Fragestellung nachzugehen, wurde für jede Cluster-Gruppe ein blattphysiognomischer „Diversitäts-Index“ (D_{LP}) erstellt und der Arten-Diversität gegenübergestellt:

Formel 63-1:
$$D_{LP} = \frac{\sum_{z=1}^{z=25} s_z}{z}$$

- mit D_{LP} : blattphysiognomischer „Diversitäts-Index“ der Cluster-Gruppe
 s_z : Standardabweichung des blattphysiognomischen Merkmals innerhalb der Cluster-Gruppe
 z : Anzahl der blattphysiognomischen Merkmale

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Formel 64-1:
$$s_z = \sqrt{\frac{n \sum_1^n x^2 - (\sum_1^n x)^2}{n^2}}$$

- mit s_z : Standardabweichung des blattphysiognomischen Merkmals innerhalb der Cluster-Gruppe
 n : Anzahl der Rasterzellen pro Cluster
 x : Abundanz des blattphysiognomischen Merkmals in der Rasterzelle

Die Diversitätswerte für die verschiedenen blattphysiognomischen Cluster-Gruppen sind in Tabelle 64-1 dargestellt. Die Analyse der Daten zeigt die bekannte Tatsache, daß die durchschnittliche Arten-Diversität (D_{SP}) in der europäischen Gehölzvegetation von Süden nach Norden bzw. Nord-Osten konstant abnimmt. Die mediterrane (I) und die (sub-) ozeanische Cluster-Gruppe (II) zeichnen sich durch eine hohe Arten-Diversität aus, während die skandinavische (III) und die kontinentale (V) Cluster-Gruppe die geringsten Werte aufweisen. Die sub-kontinentale Cluster-Gruppe (IV) nimmt aufgrund ihrer geographischen Lage eine, zwischen diesen beiden Extremen, vermittelnde Stellung ein. Die Anzahl der Rasterzellen pro Cluster-Gruppe belegt deutlich, daß die geographische Ausdehnung, also die Größe der Cluster-Gruppen keinen Einfluß auf deren Arten-Diversität besitzt.

Tabelle 64-1:
 Diversitätseigenschaften der blattphysiognomischen Cluster-Gruppen I – V;

Nr.	blattphysiogn. Cluster-Gruppe	Anzahl Rasterzellen	Artenanzahl Maximum	Artenanzahl Minimum	Arten-Diversität D_{SP} [n] Ø	physiogn. Diversitäts-Index D_{LP} [-]	environm. Diversitäts-Index D_E [-]	Anzahl Blattpflanzen Ø
I	mediterrane Gr.	171	65	25	41	3.1	69.1	13.4
II	(sub-)ozeanische Gr.	597	69	25	42	2.1	56.3	13.1
III	skandinavische Gr.	93	35	25	29	1.8	31.3	12.2
IV	sub-kontinentale Gr.	335	46	25	36	1.9	36.7	12.6
V	kontinentale Gr.	639	39	25	30	1.7	24.7	12.1

In bezug auf die „blattphysiognomische Diversität“ (D_{LP}) der Cluster-Gruppen ergibt sich folgendes Bild: Die größte Diversität der Laubblätter tritt in der südlich gelegenen mediterranen Gruppe (I) auf ($D_{LP}=3.1$) gefolgt von der (sub-) ozeanischen Gruppe (II) ($D_{LP}=2.1$); die kontinentale Gruppe (V) hat die geringste blattphysiognomische Diversität ($D_{LP}=1.7$). Der Vergleich der Werte der mediterranen (I) und der (sub-) ozeanischen Gruppe (II) zeigt jedoch, daß keine Korrelation von Arten-Diversität und blattphysiognomischer Diversität vorliegt: Die mediterrane Gruppe (I) ist sowohl artenreich

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

(n = 41) als auch blattphysiognomisch sehr divers ($D_{LP} = 3.1$); im Gegensatz hierzu ist die (sub-)ozeanische Gruppe (II) bei annähernd gleicher Artenzahl (n = 42) durch eine deutlich geringere „blattphysiognomische Diversität“ ($D_{LP} = 2.1$) gekennzeichnet. In der Vegetation zeigt sich also eine deutliche Abnahme der physiognomischen Diversität beim Übergang von der mediterranen zu (sub-)ozeanischen Gruppe bei gleichbleibender Arten-Diversität. Die nördlich und nordöstlich angrenzenden blattphysiognomischen Gruppen sind durch eine kontinuierliche Abnahme der Diversitäten charakterisiert. Diese Befunde legen die Einbeziehung von Umweltaspekten in die Untersuchung des Zusammenhangs von Arten- und blattphysiognomischer Diversität nahe.

4.1.4 Analyse der Umwelteigenschaften der Vegetationsklassen

Entsprechend zu den blattphysiognomischen Eigenschaften wurden zur Charakterisierung der Umwelteigenschaften die Mittelwerte der verschiedenen Umweltparameter für jede Cluster-Gruppe berechnet. Die Mittelwerte für die Cluster-Gruppen I – V sind in Tabelle 65-1 dargestellt. Auch hier lassen sich zwischen den Cluster-Gruppen Parameter mit relativ großen Varianzen von solchen mit sehr geringen Varianzen unterscheiden: Große Varianzen treten z.B. bei der mittleren Temperatur des kältesten Monats im Jahr T_{min} , dem Anteil immergrüner Taxa in der Vegetation eg oder der Anzahl der Frosttage pro Jahr FD auf; geringe Varianzen weisen z.B. die maximale tägliche Temperaturspanne DTR oder der mittlere Jahresniederschlag MAP auf (vergl. Tab. 37-1).

Tabelle 65-1:

Umwelteigenschaften der Cluster-Gruppen I – V aus Abbildung 58-1A und C.

	Umweltparameter	Abk.	Einheit	Cluster-Gruppe					Ø	Spanne
				I	II	III	IV	V		
1	mittlere Jahrestemperatur	<i>MAT</i>	[°C]	14.2	10.0	6.3	8.6	5.9	9.0	8.2
2	Mittel wärmster Monat im Jahr	T_{max}	[°C]	23.0	18.4	15.9	18.8	18.2	18.9	7.1
3	Mittel kältester Monat im Jahr	T_{min}	[°C]	5.9	1.3	-2.8	-2.9	-7.7	-1.2	13.7
4	maximale Spanne Tagestemp.	<i>DTR</i>	[°C]	11.3	10.6	10.3	11.0	11.0	10.8	1.1
5	maximale Spanne Jahrestemp.	<i>ATR</i>	[°C]	26.2	25.2	26.3	30.0	34.3	28.4	9.0
6	jährliche Temperatursumme	T_{sum}	[°C]	5193	3671	2515	3299	2793	3494	2678
7	mittlerer Jahresniederschlag	<i>MAP</i>	[mm]	762	748	646	569	598	665	194
8	Niedersch. feuchtester Monat im Jahr	P_{max}	[mm]	104	85	75	74	78	83	29
9	Niedersch. trockenster Monat im Jahr	P_{min}	[mm]	26	45	35	30	30	33	19
10	Niedersch. Vegetationsperiode	<i>PGS</i>	[mm]	472	380	281	317	313	352	191
11	Niedersch. 3 trockensten Folgemonate	P_{3min}	[mm]	102	147	112	98	100	112	48
12	Tage Bodenfrost im Jahr	<i>FD</i>	[days]	36	83	138	114	151	104	115
13	Tage Niederschlag im Jahr	<i>PD</i>	[days]	118	164	171	156	172	156	54
14	Länge der Vegetationsperiode	<i>GSL</i>	[month]	8.3	6.0	4.6	5.4	5.0	5.9	3.7
15	mittlerer Dampfdruck	<i>VAP</i>	[hPa]	11.9	10.3	8.5	9.4	8.3	9.7	3.6
16	mittlere Globalstrahlung	<i>RAD</i>	[W/m ²]	153	116	104	118	110	120	49
17	Artendiversität	<i>spec</i>	[n]	41	42	29	36	30	36	14
18	Biomasse	m_{bio}	[g·m ⁻² ·yr ⁻¹]	1168	1118	964	923	913	1017	256
19	Blattflächen-Index	<i>lai</i>	[-]	4.6	3.7	4.6	3.1	3.4	3.9	1.5
20	Anteil immergrüner Arten in Vegetation	<i>eg</i>	[%]	22	6	2	2	0	6	22

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Mit Hilfe einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) wurden die Charakteristika der Umweltparameter in den fünf Cluster-Gruppen in einem Ordinations-Diagramm analysiert (vergl. Abb. 66-1). Die ersten vier Hauptachsen der PCA erklären folgende Anteile der Varianz des Umweltdatensatzes: Achse 1: $\lambda_1 = 91.6 \%$, Achse 2: $\lambda_2 = 6.9 \%$, Achse 3: $\lambda_3 = 1 \%$ und Achse 4: $\lambda_4 = 0.4 \%$. Auch hier wurde zur besseren Charakterisierung der Cluster-Gruppen jeweils ein Cluster-Zentrum im Ordinationsdiagramm eingezeichnet.

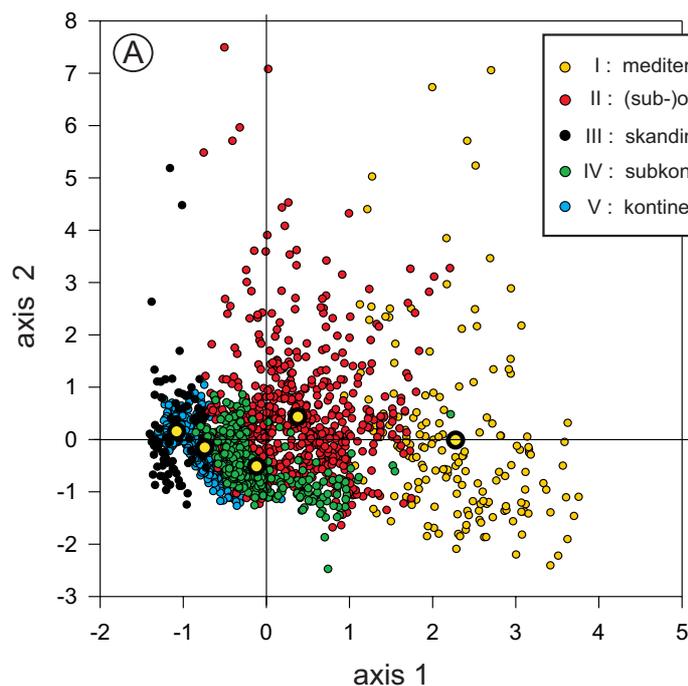
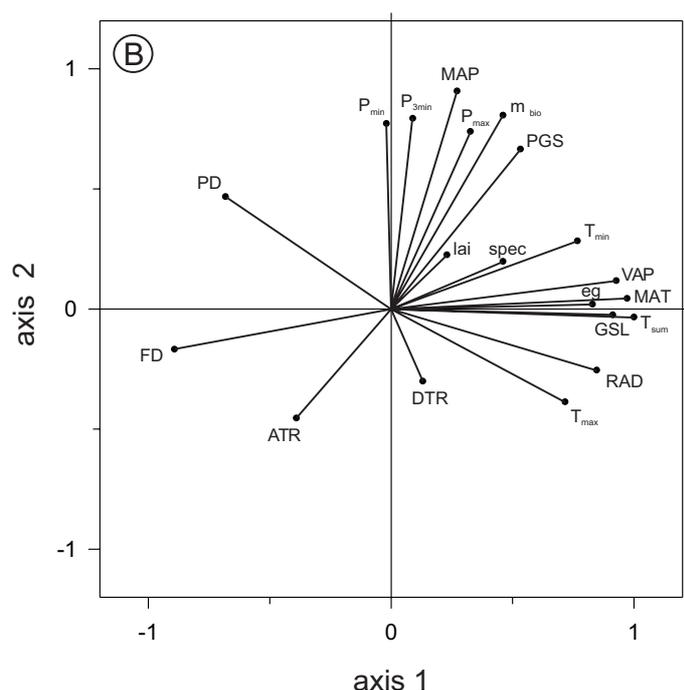


Abbildung 66-1:
 PCA-Ordination des Umwelt-Merkmal-
 raums; Eigenwerte:
 Achse 1: $\lambda_1 = 91.6 \%$,
 Achse 2: $\lambda_2 = 6.9 \%$;
 A: Sample scores;
 jede Cluster-Gruppe ist durch ein
 Cluster-Zentrum (gelber Punkt)
 charakterisiert;



B: Character scores;
 die Vektoren repräsentieren die 20
 untersuchten Umweltparameter;
 Abkürzungen siehe Tabelle 65-1.

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Im Ordinationsdiagramm der Umweltparameter wird, wie schon bei der Analyse der blattphysiognomischen Daten festzustellen war, der fließende Übergang zwischen den fünf Cluster-Gruppen deutlich (Abb. 66-1A). Die verschiedenen Gruppen zeigen markante Überlappungszonen im „Umwelt“-Merkmalsraum; dies insbesondere bei den im Norden und Nordosten gelegenen Cluster-Gruppen III (schwarz), IV (grün) und V (blau).

Die erste Hauptachse – mit dem relativ hohen Eigenwert von 91.6 in der PCA – ist deutlich mit Temperaturparametern wie z.B. der mittleren Jahrestemperatur MAT , der jährlichen Temperatursumme T_{sum} und der Anzahl der Bodenfrosttage FD korreliert (Abb. 66-1B). Daher sind in bezug auf die erste Hauptachse die Datenpunkte der mediterranen Gruppe (I) im rechten Teil (hohe Temperaturen, geringe Anzahl Frosttage) des Ordinationsdiagramms angeordnet, die der skandinavischen Gruppe (III) im linken Teil (niedrige Temperaturen, hohe Anzahl Frosttage).

Die zweite Hauptachse – mit dem relativ geringen Eigenwert von 6.9 – ist deutlich mit Niederschlagsparametern wie z.B. Niederschlag des trockensten Monats P_{min} , Niederschlag der drei trockensten aufeinander folgenden Monate P_{3min} und mittlerem Jahresniederschlag MAP korreliert. In bezug auf die zweite Hauptachse lassen sich jedoch keine Cluster-Gruppen mit spezifischen Präferenzen für trockene bzw. feuchte Klimabedingungen unterscheiden. Die Unterschiede zwischen den Cluster-Gruppen sind im wesentlichen auf Temperaturparameter zurückzuführen, da die Cluster-Zentren entlang der ersten Hauptachse die größten Differenzen zueinander aufzeigen, während entlang der zweiten Hauptachse nur geringe Differenzen der Cluster-Zentren festzustellen sind.

Deutliche Unterschiede zwischen den Cluster-Gruppen sind in bezug auf ihre Streuung im Ordinationsdiagramm festzustellen. Das Ausmaß der Streuung einer Cluster-Gruppe im Merkmalsraum der Umweltparameter entspricht der Varianz bzw. – besser ausgedrückt – der „Umwelt-Diversität“ innerhalb des Clusters. Unter der „Umwelt-Diversität“ ist die Summe der Amplituden aller betrachteten Umweltparameter in einer zeitlichen Periode z.B. einem Jahresgang zu verstehen.

Im Merkmalsraum stark streuende Cluster deuten auf sehr variable Umweltbedingungen hin, während kompakte Cluster sich durch relativ uniforme Umweltbedingungen ohne große Schwankungsbreiten auszeichnen. In bezug auf die ersten beiden Hauptachsen zeigt die mediterrane Cluster-Gruppe (I) die größte und die kontinentale Cluster-Gruppe (V) die geringste Streuung im Merkmalsraum. Entsprechend zu dem oben eingeführten blattphysiognomischen Diversitäts-Index wurde auch ein „Umwelt-Diversitäts-Index“ (D_E) nach Formel 68-1 für jede Cluster-Gruppe berechnet:

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Formel 68-1:
$$D_E = \frac{\sum_{z=1}^{z=18} s_z}{z}$$

mit D_E : „Umwelt-Diversitäts-Index“ der Cluster-Gruppe
 s_z : Standardabweichung des Umweltparameters innerhalb der Cluster-Gruppe
 z : Anzahl der Umweltparameter

Formel 68-2:
$$s_z = \sqrt{\frac{n \sum_1^n x^2 - (\sum_1^n x)^2}{n^2}}$$

mit s_z : Standardabweichung des Umweltparameters innerhalb der Cluster-Gruppe
 n : Anzahl der Rasterzellen pro Cluster
 x : Wert des Umweltparameters in der Rasterzelle

Die Diversitätswerte für die Cluster-Gruppen I – V sind in Tabelle 64-1 dargestellt. In Hinsicht auf die Umwelt-Diversität (D_E) der Cluster-Gruppen ergibt sich folgendes Bild: Die größte Diversität tritt in der südlichen mediterranen Gruppe (I) ($D_E = 69.1$), die geringste in der nordöstlichen kontinentalen Gruppe (V) ($D_E = 24.7$) auf. Die Umwelt-Diversität ist ebenso wie die blattphysiognomische Diversität jedoch nicht mit der Arten-Diversität der jeweiligen Cluster-Gruppe korreliert. Die mediterrane (I) und (sub-) ozeanische Cluster-Gruppe (II) unterscheiden sich bei annähernd gleicher Artenzahl ($n = 41$ bzw. $n = 42$) deutlich in ihrer Umwelt-Diversität“ ($D_E = 69.1$ bzw. $D_E = 56.3$). Die Ergebnisse legen vielmehr nahe, daß „blattphysiognomische Diversität“ und Umwelt-Diversität zusammenhängen. In bezug auf die mediterrane Cluster-Gruppe (I) bedeutet dies, daß eine hohe Variabilität der Umweltparameter demnach zu einer erhöhten blattphysiognomischen Variabilität in der Vegetation führt. Dieser Effekt läßt sich an den Streuungen der Cluster-Gruppen in den Ordinationsdiagrammen in Abbildung 62-1A und 66-1A verdeutlichen.

Der allgemeine Zusammenhang von physiognomischer Diversität in der Vegetation und den herrschenden Umweltbedingungen wurde bereits in vielen Untersuchungen dokumentiert. So zeigen z.B. die Arbeiten von SHREVE (1936), MOONEY & DUNN (1970) und WHITTAKER (1975) eine deutliche Korrelation der physiognomischen Diversität in der Vegetation mit zunehmender Aridität: Die offene Vegetation in ariden Regionen, in denen Licht keinen limitierenden Faktor darstellt, ermöglicht die Entwicklung einer Vielzahl unterschiedlichster physiognomischer Typen. Auch die

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Arbeiten von GIVNISH (1975), MAY (1975) und WHITTAKER (1975) kommen zu dem Schluß, daß eine erhöhte Variabilität in den Umweltparametern zu einer größeren strukturellen und funktionellen Diversität in der Vegetation führt. Dieser Effekt wird durch das Auftragen der „klimatischen Diversität“ gegen die „Lebensformen-Diversität“ in verschiedenen Vegetationsformationen verdeutlicht (vergl. Abb. 69-1): So besitzen z.B. tropische Regenwälder aufgrund ihrer relativ einheitlichen klimatischen Bedingungen im Jahresverlauf eine geringere Lebensformen-Diversität als laubwerfende Wälder oder Wüstenvegetationen, da diese durch klimatisch sehr variable Bedingung charakterisiert sind. BOX (1981) kommt in seiner Studie „Macroclimate and plant forms: An introduction to predictive modeling in phytogeography“ ebenfalls zu dem Ergebnis, daß die höchste physiognomische Diversität in Halbwüsten und offenem Waldland warmer Klimate zu erwarten ist, während in den klimatischen Kerngebieten vieler Waldtypen die geringste physiognomische Diversität auftritt.

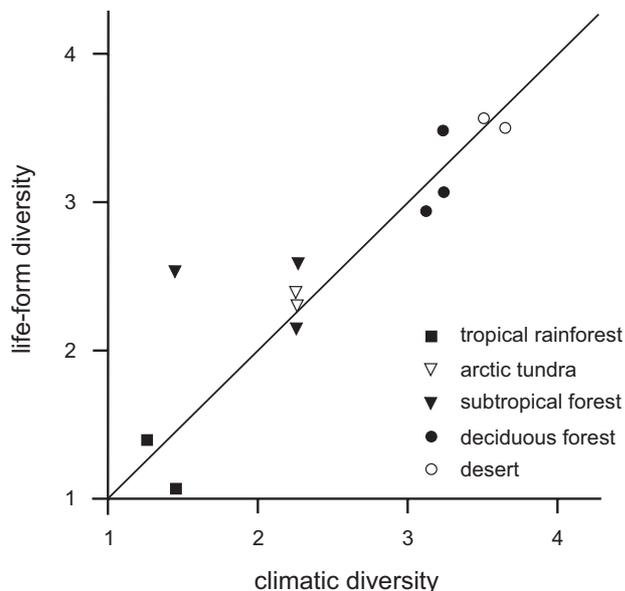


Abbildung 69-1:

Positive Korrelation der klimatischen Diversität und verschiedenen Lebensformen aus unterschiedlichen Pflanzengemeinschaften und Florenreichen (nach GIVNISH 1975 in MAY 1975).

Die Ergebnisse dieser Studien zu allgemeinen physiognomischen Eigenschaften von Vegetationstypen lassen sich insgesamt gut mit den hier vorgestellten Ergebnissen zur blattphysiognomischen Struktur der Vegetation in Einklang bringen und können folgendermaßen zusammengefaßt werden: Die blattphysiognomische Diversität der Vegetation wird durch eine hohe Variabilität der herrschenden Umweltbedingungen gefördert. Konstante Umweltbedingungen führen zu einer relativ homogenen blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation. Im Abschnitt 4.3 wird ein weiterer – von dieser Methode jedoch unabhängiger – Ansatz zur Betrachtung der blattphysiognomischen Diversität in der Vegetation vorgestellt. Er basiert auf der Anzahl realisierter Blattyten pro Rasterzelle und ermöglicht somit den Vergleich zwischen einzelnen synthetischen Floren.

4.2 Vergleich der blattphysiognomischen Vegetationsklassen mit anderen Vegetations- und Klimaklassifikationen

Es existiert eine Vielzahl von Vegetationsklassifikationen sowohl auf kleinräumiger, regionaler als auch auf großskaliger, globaler Ebene. Die Differenzen zwischen den verschiedenen Klassifikationsansätzen liegen in den unterschiedlichen Intentionen dieser Klassifikationen; es ist daher schwierig, verschiedene Klassifikationsansätze zu vergleichen. In diesem Zusammenhang ist nochmals zu erwähnen, daß die hier untersuchte blattphysiognomische Zusammensetzung der Vegetation ausschließlich auf Angiospermen-Gehölzen beruht; alle anderen Klassifikationen berücksichtigen die gesamte Vegetation, also auch Gymnospermen und krautige Pflanzen. Daher ergeben sich zwangsläufig gewisse Unterschiede in den Klassifikationseinheiten. Dennoch wurde in dieser Studie der Versuch unternommen, blattphysiognomische Vegetationsklassen mit anderen Vegetationseinheiten zu vergleichen, um eventuell ähnliche räumliche Verteilungsmuster der Klassen aufzudecken. Zum Vergleich der Übereinstimmungen räumlicher Verteilungsmuster zweier Klassen wurde ein Ähnlichkeits-Index (I_s) berechnet, der die Anzahl gemeinsamer Rasterzellen der verglichenen Klassen in Prozent ausdrückt (vergl. Abb. 73-1, 74-1, 74-2).

Für den Vergleich wurden zum einen das „Global Biome Model“ (PRENTICE et al. 1992) und die „Ecoregions“ (BAILEY 1998) und zum anderen die „Klimaklassifikation nach KÖPPEN“ (1931) ausgewählt.

Das Biom-Modell von PRENTICE et al. 1992 wurde entwickelt, um globale Muster der physiognomischen Zusammensetzung der Vegetation unter Einbeziehung von „plant functional types“ zu bestimmen. In diese Klassifikation wurden neben den botanischen Daten auch klimatische und edaphische Parameter wie z.B. die Wasserspeicherkapazität der Böden einbezogen. Das global anwendbare Biom-Modell unterscheidet 17 Klassen (Biome), die alle Biotope und Wuchsformen (DU RIETZ 1931) von Pflanzen beinhalten. Der im Rahmen für diese Untersuchung relevante europäische Teil des Biom-Modells umfaßt acht Biome (vergl. Abb. 73-1), wovon nur vier flächenanteilmäßig deutlich hervortreten: xerophytic forests (1), evergreen/warm mixed forests (2), temperate deciduous forests (3) sowie cool mixed forests (5).

Die Vegetationsklassifikation von BAILEY 1998 differenziert verschiedene „ecoregions“ ebenfalls auf globaler Ebene. Die Klassifikation basiert auf klimatologischen Parametern, der Lage der Kontinente sowie deren orographischen Verhältnisse. Sie besteht aus drei hierarchisch organisierten Hauptkategorien: „Domains“, „Divisions“ und „Provinces“. Für den Vergleich mit den blattphysiognomischen Klassen wurden jedoch nur die Kategorie der „Divisions“ in Betracht gezogen. Der im Rahmen für diese Untersuchung relevante europäische Teil der Klassifikation umfaßt im wesentlichen die „humid temperate domain“ (Kennziffer 200) und untergeordnet die „dry domain“

(Kennziffer 300). Die sieben zu diesen „Domaines“ gehörenden „Divisions“ sind aus Abbildung 74-1 zu entnehmen.

Die dritte zum Vergleich herangezogene „Klimaklassifikation nach KÖPPEN“ (1931) unterteilt, ebenfalls nach einem hierarchischen System, weltweit realisierte Klimate auf der Grundlage von definierten Schwellenwerten für Temperatur- und Niederschlagsparameter sowie deren saisonale Verteilung. Die untersuchte europäische Region umfaßt die folgenden drei klimatischen Hauptkategorien: Kontinentale Klimate (D-Klimate), humide Klimate der mittleren Breiten (C-Klimate) und aride Klimate (B-Klimate), wobei die zuletzt genannte Kategorie mit nur einer Rasterzelle in dem Untersuchungsgebiet vertreten ist (vergl. Abb. 74-2).

4.2.1 Vergleich der blattphysiognomischen Klassifikation mit dem „Biom-Modell“

Die räumlichen Verteilungsmuster der blattphysiognomischen Klassifikation und des „Biom-Modells“ zeigen für einige Klassen akzeptable Übereinstimmungen (vergl. Abb. 58-1C und 73-1). Zwei von fünf blattphysiognomischen Cluster-Gruppen können Biomen eindeutig zugeordnet werden, während die anderen drei Cluster-Gruppen nur geringe Ähnlichkeiten mit dem Biom-Modell haben.

Die blattphysiognomische mediterrane Gruppe (I) entspricht in den südlichen Regionen den „xerophytic forests“ (1) während die nördlichen Regionen von „evergreen/warm mixed forests“ (2) eingenommen werden. Dieses in submediterran/atlantisch geprägten Regionen vertretene Biom zeigt jedoch keine eigenständige blattphysiognomische Merkmalsausprägung und ist daher nicht in der Klassifikation repräsentiert. Die nördlich angrenzende blattphysiognomische (sub-) ozeanische Gruppe (II) zeigt eine relativ hohe Übereinstimmung von 67 % mit dem „temperate deciduous forests“ Biom (3). Die blattphysiognomische skandinavische Gruppe (III) und die subkontinentale Gruppe (IV) sind im Biom-Modell nicht realisiert und werden statt dessen durch die Biome „temperate deciduous forests“ (3) und „cool mixed forests“ (5) repräsentiert. Die blattphysiognomische kontinentale Gruppe (V) zeigt eine relativ gute Übereinstimmung von 68 % mit dem „cool mixed forests“ (5) Biom.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die beiden größten Biome „temperate deciduous forests“ (3) und „cool mixed forests“ (5) relativ gut mit der blattphysiognomischen Klassifikation übereinstimmen. Jedoch sind an den Übergangszonen dieser Biome eigenständige blattphysiognomische Klassen vorhanden (die skandinavische Gruppe (III) im Norden und die subkontinentale Gruppe (IV) im Süden), die eine vermittelnde Stellung zwischen den Biomen einnehmen. Diese Ergebnisse werden durch den Ähnlichkeits-Index I_s verdeutlicht (vergl. Tabelle in Abb. 73-1). Nur zwei blattphysiognomische Gruppen zeigen eine Übereinstimmung von mehr als 50 % mit der Biom-Klassifikation. Der Durchschnittswert aller Ähnlichkeits-Indizes beträgt nur 35 %.

4.2.2 Vergleich der blattphysiognomischen Klassifikation mit den „Ecoregions“

Der Vergleich der blattphysiognomischen Klassifikation mit den „Ecoregion“-Divisionen zeigt im Unterschied zum Biom-Modell deutlich bessere Übereinstimmungen für zahlreiche Klassen (vergl. Abb. 58-1C und 74-1). Jedoch konnten auch hier nur drei der fünf blattphysiognomischen Cluster-Gruppen eindeutig einer „Ecoregion“ zugeordnet werden.

Die blattphysiognomische mediterrane Gruppe (I) deckt sich mit der “Mediterranean division” (260) zu 83 %, die im wesentlichen von immergrünen Bäumen und Sträuchern gebildet wird. Die nördlich angrenzende blattphysiognomische (sub-) ozeanische Gruppe (II) entspricht im Westen der “marine division” (240), die durch laubwerfende Wälder charakterisiert ist und im Südosten der “prairie division” (250). Die blattphysiognomische skandinavische Gruppe (III) ist auch in dieser Klassifikation nicht als eigenständige Klasse realisiert, sondern wird zur “marine division” (240) gestellt. Die blattphysiognomische subkontinentale Gruppe (IV) zeigt Übereinstimmungen mit drei „ecoregions“: Zum einen die “hot continental division” (220) und “prairie division” (250), die durch laubwerfende Wälder, Waldsteppe bzw. Prärie gekennzeichnet sind und zum anderen die “temperate steppe division” (330) im äußersten Südosten des Untersuchungsgebietes. Die blattphysiognomische kontinentale Gruppe (V) entspricht im Norden der “warm continental division” (210), die durch gemischte boreale und laubwerfende Wälder gekennzeichnet ist, und im Süden der “prairie division” (250).

Der Blick auf die Ähnlichkeits-Indizes I_S (Tabelle in Abb. 74-1) zeigt die hohe Übereinstimmung beider Klassifikationen in mediterranen und kontinentalen Regionen. In den dazwischen liegenden Regionen entsprechen sich nur gewisse Teile der Klassifikationseinheiten. Die Gesamtübereinstimmung beider Klassifikationen ist mit einem Durchschnittswert der Ähnlichkeits-Indizes von 41 % deutlich höher als bei der Biom-Klassifikation.

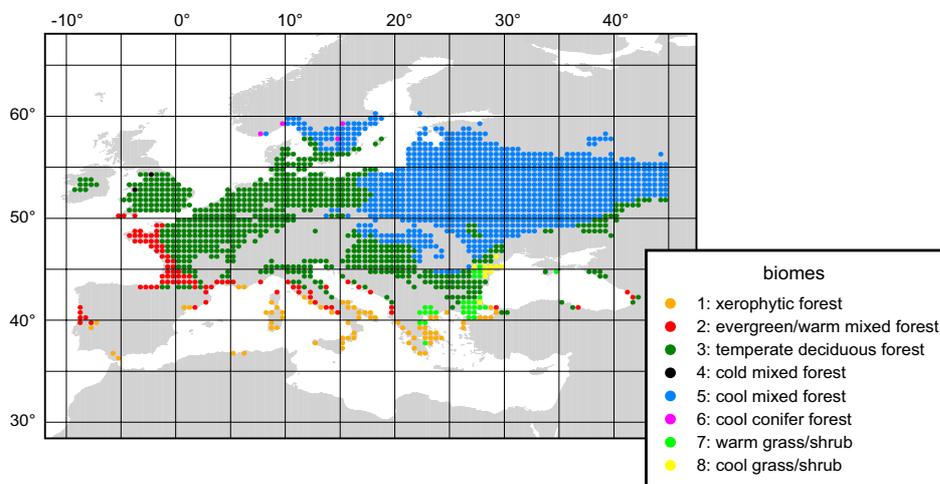
4.2.3 Vergleich der blattphysiognomischen Klassifikation mit der „Klima-Klassifikation nach KÖPPEN“

Die große Ähnlichkeit der Verteilungsmuster der blattphysiognomischen Cluster und der mittleren Jahrestemperatur wurde bereits in Abschnitt 4.1.2 angedeutet und legt daher den Vergleich mit einer Klimaklassifikation nahe (vergl. Abb. 58-1C und 74-2). Drei von fünf blattphysiognomischen Cluster-Gruppen können bestimmten Köppen-Klimatypen zugeordnet werden.

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Die blattphysiognomische mediterrane Gruppe (I) stimmt im wesentlichen mit den Cs-Klimaten des mediterranen Raums überein. Blattphysiognomisch läßt sich jedoch nicht zwischen den etwas kühleren, Csb-Klima im westmediterranen Raum und dem heißeren Csa-Klima im mittel- und ostmediterranen Raum unterscheiden. Die blattphysiognomische (sub-) ozeanische Gruppe (II) läßt sich eindeutig dem Cfb-Klima zuordnen ($I_s=67\%$). Die blattphysiognomische skandinavische Gruppe (III) und die subkontinentale Gruppe (IV) sind ebenfalls, wie bereits im Biom-Model gezeigt, nicht in der Klimaklassifikation realisiert. Diese beiden blattphysiognomische Cluster-Gruppen liegen in einer Übergangszone von einem humideren Cf-Klima im Westen zu einem kontinentaleren Df-Klima im Osten des Untersuchungsgebietes. Die blattphysiognomische kontinentale Gruppe (V) zeigt eine hohe Übereinstimmung mit dem kontinentalen Dfb-Klima ($I_s=73\%$).

Insgesamt sind akzeptable Übereinstimmungen zwischen den blattphysiognomischen Klassen und dem Cs-Klima im Süden, dem Cfb-Klima im Westen und dem Dfb-Klima im Osten festzustellen (vergl. Tabelle in Abb. 74-2), so daß hierdurch nochmals die starke Abhängigkeit der blattphysiognomischen Merkmalsausprägung in der Vegetation von klimatischen Verhältnissen unterstrichen wird. Der Durchschnittswert der Ähnlichkeits-Indizes I_s rangiert mit 38 % zwischen dem der Biom-Klassifikation (35 %) und dem der „ecoregions“-Klassifikation (41 %).

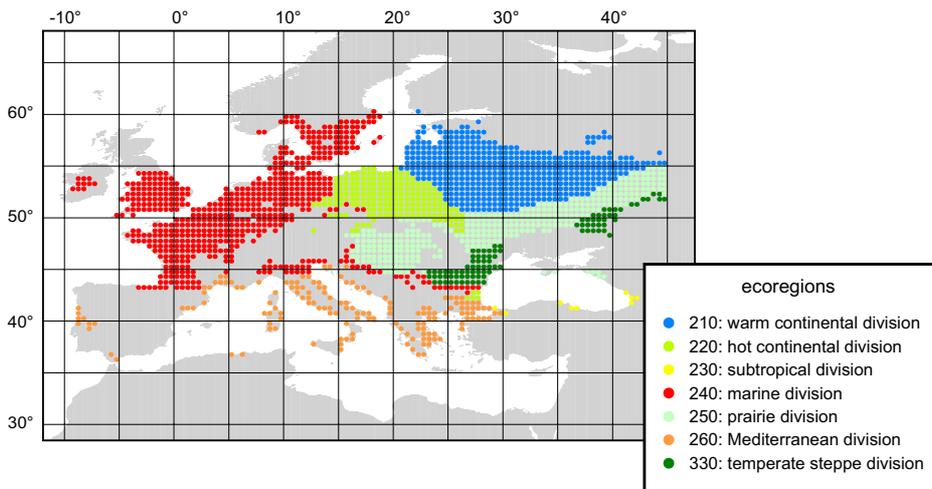


Cluster Gruppe	I_s [%]	Biome
I mediterrane Gr.	40	1 xerophytic forest
	23	2 evergreen/warm mixed forest
II (sub-)ozeanische Gr.	67	3 temperate deciduous forest
III skandinavische Gr.	6	5 cool mixed forest
IV sub-kontinentale Gr.	21	3 temperate deciduous forest
	19	5 cool mixed forest
V kontinentale Gr.	68	5 cool mixed forest
Ø		35

Abbildung 73-1:

Verteilungsmuster der Biome (PRENTICE et al. 1992) innerhalb des Untersuchungsgebietes; die grau unterlegten Zeilen entsprechen den Biomen, deren Verteilungsmuster ein Ähnlichkeitsindex von $I_s > 60\%$ im Vergleich zu dem der blattphysiognomischen Cluster-Gruppen I – V aufweisen.

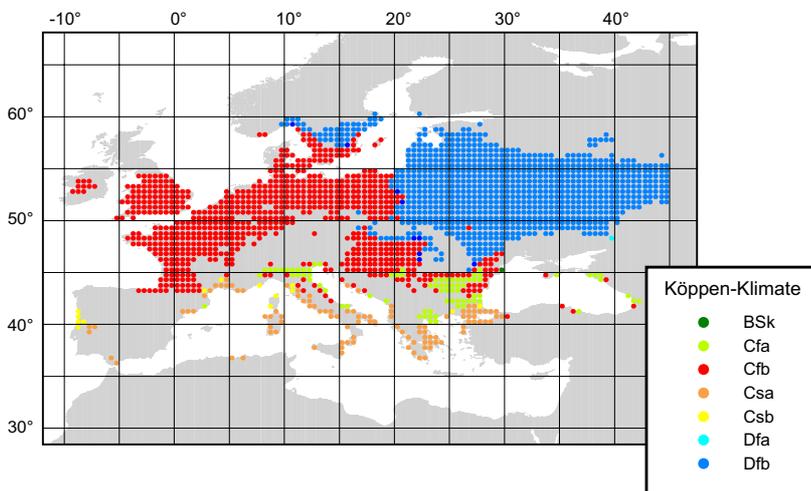
4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale



Cluster Gruppe	I_s [%]	ecoregion division	
I mediterrane Gr.	83	260	Mediterranean division
II (sub-)ozeanische Gr.	73	240	marine division
	15	250	prairie division
III skandinavische Gr.	15	240	marine division
IV sub-kontinentale Gr.	45	220	hot continental division
	26	250	prairie division
	15	330	temperate steppe division
V kontinentale Gr.	71	210	warm continental division
	24	250	prairie division
Ø		41	

Abbildung 74-1:

Verteilungsmuster der „Ecoregions“ (BAILEY 1998) innerhalb des Untersuchungsgebietes; die grau unterlegten Zeilen entsprechen den Ecoregions, deren Verteilungsmuster ein Ähnlichkeitsindex von $I_s > 60\%$ im Vergleich zu dem der blattphysiognomischen Cluster-Gruppen I – V aufweisen.



Cluster Gruppe	I_s [%]	Klimatyp
I mediterrane Gr.	60	Csa
	20	Csb
II (sub-)ozeanische Gr.	67	Cfb
III skandinavische Gr.	6	Cfb
IV sub-kontinentale Gr.	24	Cfb
	16	Dfb
V kontinentale Gr.	73	Dfb
Ø		38

Abbildung 74-2:

Verteilungsmuster der „Klimatypen“ (KÖPPEN 1931) innerhalb des Untersuchungsgebietes; die grau unterlegten Zeilen entsprechen den Klimatypen, deren Verteilungsmuster ein Ähnlichkeitsindex von $I_s > 60\%$ im Vergleich zu dem der blattphysiognomischen Cluster-Gruppen I – V aufweisen.

4.3 Analyse der blattphysiognomischen Diversität in der Vegetation

Die Zusammenhänge der blattphysiognomischen Diversität und der Umwelt-Diversität von verschiedenen Cluster-Gruppen wurden bereits in den Abschnitten 4.1.3 und 4.1.4 diskutiert. Ausgehend von den Kenntnissen dieser Zusammenhänge wurde eine weitere Untersuchung zur blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation anhand des Rasterdatensatzes durchgeführt. Hierbei stand jedoch nicht die quantitative blattphysiognomische Zusammensetzung von Cluster-Gruppen im Vordergrund, sondern die qualitative blattphysiognomische Zusammensetzung einer jeden Rasterzelle selbst. Für diese Untersuchung wurden 15 physiognomische Gruppen von „Blatttypen“ unterschieden und für jede Rasterzelle die Anzahl der vertretenen Blatttypen-Gruppen bestimmt (vergl. Abschnitt 2.3.2). Eine Blatttypen-Gruppe ist durch Taxa mit ähnlicher Blattphysiognomie charakterisiert. Mit Hilfe der synthetischen Florenlisten berechnet sich die blattphysiognomische Diversität einer Rasterzelle durch die Anzahl der jeweils vertretenen Blatttypen-Gruppen. Für diese Berechnungen wurde der gesamte Datensatz mit 5166 Rasterzellen benutzt. Die 15 physiognomischen Blatttypen-Gruppen sind im Dendrogramm dargestellt (vergl. Abb. 110-1 im Appendix A).

Am Aufbau einer Blatttypen-Gruppe (im folgenden nur noch „Blatttypen“ genannt) können viele Taxa – bis zu 18 Taxa bei Gruppe 10 – oder nur ein Taxon – wie bei Gruppe 5 – beteiligt sein. Die für jede Rasterzelle vorliegende synthetische Florenliste ermöglicht nun eine Zuordnung der vertretenen Blatttypen und somit die Berechnung der blattphysiognomischen Diversität einer jeden Rasterzelle. Die Verteilung der blattphysiognomischen Diversität ist in Abbildung 76-1B dargestellt.

Im Untersuchungsgebiet tritt die größte Diversität von Blatttypen im Vorland der Südalpen auf, wo alle 15 Blatttypen vertreten sind. Der gesamte zentral-mediterrane Raum (Korsika, Italien, Balkan) zeichnet sich durch eine relativ hohe blattphysiognomische Diversität mit 14 vertretenen Blatttypen aus. Im westlichen und östlichen mediterranen Raum ist ein deutlicher Rückgang der physiognomischen Diversität zu verzeichnen. In den meisten europäischen Regionen sind mindestens 5 verschiedene Blatttypen am Aufbau der Vegetation beteiligt. Viele Küstenregionen, z.B. die der Ostsee, sind gegenüber angrenzenden Gebieten durch eine deutliche Zunahme der blattphysiognomischen Diversität gekennzeichnet.

Der Vergleich der Verteilungsmuster in Abbildung 76-1 macht deutlich, daß in einigen Regionen die blattphysiognomische Diversität in der Vegetation von der Arten-Diversität abhängig ist (z.B. Spanien und Pannonisches Becken) während in anderen Regionen diese Abhängigkeit nicht besteht (z.B. Rhone-Tal und Balkan).

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

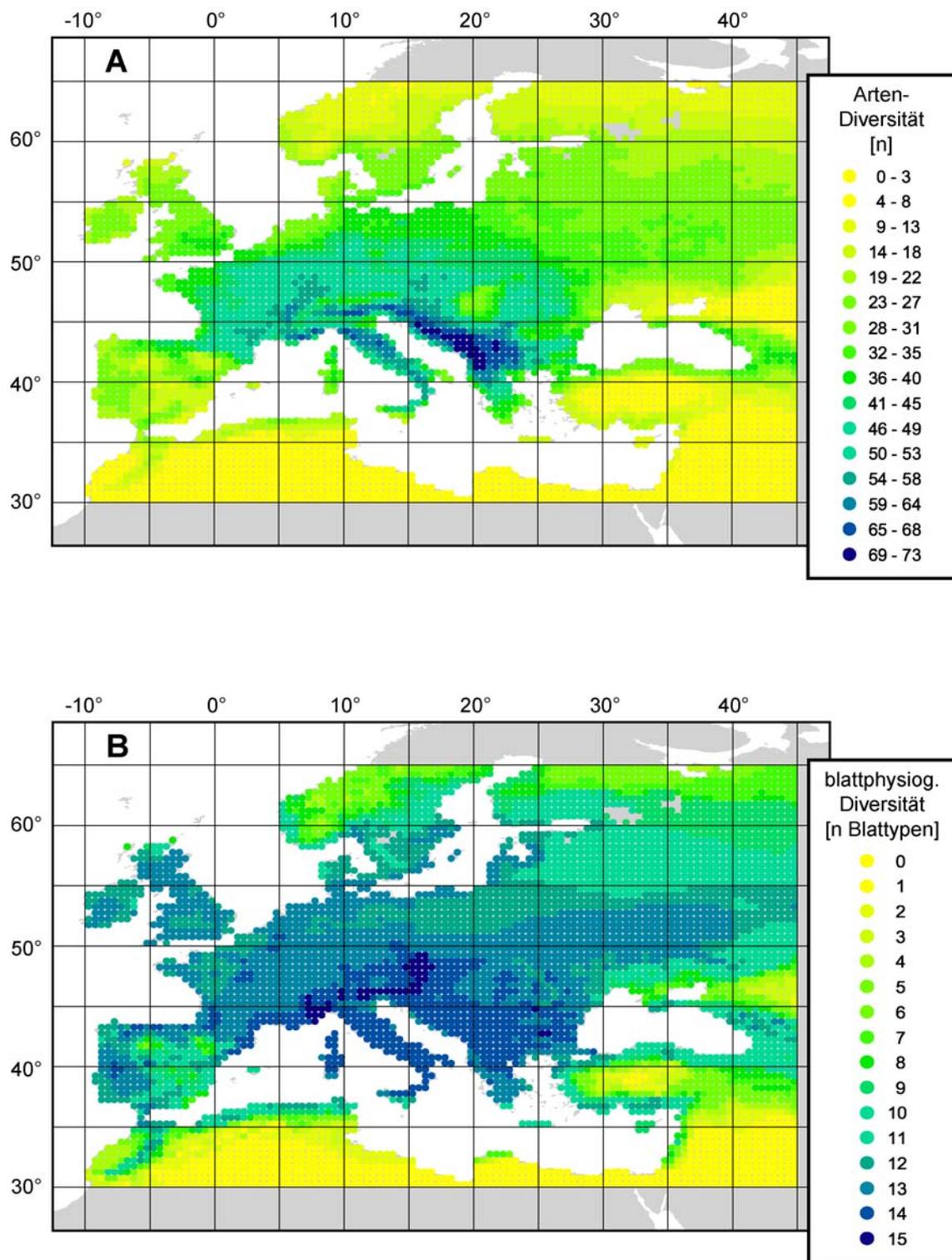


Abbildung 76-1:

Diversitätsverteilungsmuster der Gehölzvegetation in Europa; A: Arten-Diversität; B: blattphysiognomische Diversität (Anzahl der Blattpen); eine Zusammenstellung der 15 verschiedenen Blattpen ist im Dendrogramm der Abbildung 110-1 (Appendix A) gegeben.

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Die vermeintliche Korrelation von Arten- und blattphysiognomischer Diversität kann auf die relativ geringe Artenzahl im Datensatz der betreffenden Regionen zurückgeführt werden, da dieser Zusammenhang nur in „artenärmeren“ Regionen nicht jedoch in „artenreichen“ auftritt. Es handelt sich daher hierbei vermutlich um ein Artefakt des Datensatzes, der die (Gehölz-) Vegetation gewisser Regionen des Untersuchungsgebietes noch nicht umfassend abbildet.

Insgesamt betrachtet kommt diese qualitative Auswertung der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation auf Basis von vorhandenen Blattyphen zu vergleichbaren Ergebnissen wie die quantitative Auswertung auf der Basis der prozentualen blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation (vergl. Abschnitt 4.1.3):

Die Vegetation der südlichen Regionen des Untersuchungsgebietes ist blattphysiognomisch wesentlich diverser als die der nördlichen.

Um diese blattphysiognomischen Trends zu verdeutlichen, wurde für die fünf im Abschnitt 4.1.1 definierten blattphysiognomischen Cluster-Gruppen I - V, jeweils der Mittelwert der vorhandenen Blattyphen berechnet. Hierfür wurden die Werte der Rasterzellen aus Abbildung 76-1 für jede Cluster-Gruppe gemittelt (vergl Tab. 64-1): Die mediterrane Gruppe zeichnet sich durch die höchste blattphysiognomische Diversität mit durchschnittlich 13.4 Blattyphen aus. Die kontinentale Gruppe weist dagegen eine deutlich geringere Diversität von durchschnittlich nur 12.1 Blattyphen auf. Die drei anderen blattphysiognomischen Gruppen nehmen eine vermittelnde Stellung in diesem blattphysiognomischen Süd-Nord-Gradienten ein.

4.4 Diskussion

Vorausgesetzt, daß räumliche, zeitliche wie auch taxonomische Vegetationsmuster nicht als ein Kontinuum aufgefaßt werden, lassen sich blattphysiognomische Eigenschaften zur Vegetationsklassifikation einsetzen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, daß blattphysiognomische Eigenschaften der Vegetation, neben anderen hiervon unabhängigen Klassifikationsmerkmalen wie z.B. den Wuchsformen oder der taxonomischen Zusammensetzung, durchaus zur Vegetationsklassifikation geeignet sind. Die umfangreiche Anwendbarkeit der blattphysiognomischen Vegetationsklassifikation sowohl auf rezente als auch auf fossile Blattfloren (siehe Kapitel 5) ist ein wesentlicher Vorteil gegenüber nahezu allen anderen bestehenden Vegetationsklassifikationen. Aufgrund der deutlich abgegrenzten „Nischen“ der einzelnen blattphysiognomischen Cluster, sowie deren zeitliche Konstanz sind auch Interpretationen von Paläoumwelt-Verhältnisse fossiler Floren möglich. Ein Nachteil gegenüber anderen Vegetationsklassifikationen sind jedoch die relativ abstrakten blattphysiognomischen Klassen, da sie

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

auf der prozentualen Zusammensetzung der 25 berücksichtigten Blattmerkmale beruhen und somit nicht mit „griffigen“, anschaulichen, blattphysiognomischen Klassenbeschreibungen faßbar sind. Vielmehr bleiben die blattphysiognomischen Klassen abstrakte mathematische Gebilde, mit denen sich jedoch mit Hilfe statistischer Methoden wie z.B. Ordinationsverfahren oder der Diskriminanz-Analyse durchaus arbeiten läßt.

Die Cluster-Analyse der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation zeigt in sich konsistente, deutlich voneinander abgegrenzte Cluster-Gruppen mit jeweils eigenen blattphysiognomischen Charakteristika. Das zonal gegliederte räumliche Verteilungsmuster der Cluster-Gruppen weist auf einen starken Einfluß verschiedener Umweltparameter auf die blattphysiognomische Zusammensetzung der Vegetation hin. Durch die unterschiedlich abgestuften Ähnlichkeiten in der physiognomischen Zusammensetzung lassen sich differenzierte blattphysiognomische „Verwandtschaften“ in der europäischen Vegetation beobachten. Die deutlichsten blattphysiognomischen Unterschiede manifestieren sich zum einen zwischen der westlichen und östlichen Vegetation und zum anderen zwischen der mediterranen (südlicheren) und zentraleuropäischen (nördlicheren) Vegetation Europas (Abb. 58-1C). Beide „Sprünge“ in der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation können auf einen Gradienten von Minimum-Temperaturparametern wie z.B. die Mitteltemperatur des kältesten Monats im Jahr oder die Anzahl der Bodenfrosttage pro Jahr und unterschiedliche Niederschläge während der Vegetationsperiode zurückgeführt werden. Diese Umweltparameter bilden physiologische Barrieren für physiognomische Merkmale.

Innerhalb der blattphysiognomischen Cluster-Gruppen konnte der Zusammenhang von blattphysiognomischer Diversität und Umwelt-Diversität sowohl mathematisch durch die Diversitäts-Indizes D_{LP} und D_E (Tab. 64-1) als auch graphisch anhand der Ordinationsdiagramme (Abb. 62-1A und 66-1A) gezeigt werden. Die hohe blattphysiognomische Diversität der mediterranen Gruppe bzw. die relativ einheitlich geringe blattphysiognomische Diversität der vier anderen Cluster-Gruppen, läßt sich auf die jeweilige Variabilität der Umweltparameter innerhalb der Cluster-Gruppen zurückführen. Analog hierzu läßt sich auch die geringe physiognomische Variabilität (Lebensformtypen) tropischer Vegetationstypen (GIVNISH 1975) durch relativ einheitliche, konstante Umweltbedingungen erklären (Abb. 69-1):

In einer konstanten Umwelt besteht kein Zwang, neue, divergierende Merkmale zu entwickeln, da alle evolutiven Anpassungen auf diese einheitlichen Umweltbedingungen hin optimiert sind; die Evolution läuft stark „kanalisiert“ ab. Im Gegensatz hierzu fördern variable Umweltbedingungen, wie z.B. im mediterranen Raum die Entwicklung eines breiten Spektrums physiognomischer Anpassungen bzw. Strategien. Es gibt eine Vielzahl verschiedener physiognomischer Strategien, die im Zusammenhang mit häufig wechselnden Umweltbedingungen gesehen werden können. So bietet z.B. der Merkmalskomplex der „Periodizität des Laubwechsels“ mit Blattgröße, Blattorganisation und

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

Blattsymmetrie eine große Variationsbreite dieser Merkmale im Hinblick auf eine optimale Anpassung an wechselnde Umweltbedingungen. Die hohe blattphysiognomische Diversität im mediterranen Raum entspricht den Ergebnissen aus Untersuchungen von BOX (1981), der die höchste Diversität in der Vegetation für offene Waldlandschaften der warmen Klimate ermittelt. Die Gebiete der mediterranen blattphysiognomischen Gruppe entsprechen genau diesen Gegebenheiten. Insgesamt gilt es festzustellen, daß die blattphysiognomische Diversität der Vegetation keinen Zusammenhang mit der Arten-Diversität zeigt. Diese Ergebnisse stimmen mit blattphysiognomischen Untersuchungen zur Abhängigkeit von verschiedenen Blattkategorien und der Arten-Diversität in tropischen Vegetationstypen (VARESCHI 1981) überein.

Die blattphysiognomische Klassifikation zeigt unterschiedlich gute Übereinstimmungen im Vergleich zu anderen bestehenden Vegetations- und Klimaklassifikationen:

Die Vegetationsklassifikation der „Ecoregions“ von BAILEY (1998) zeigt mit einem Ähnlichkeits-Index von $I_s = 41\%$ die besten Übereinstimmungen der räumlichen Verteilungsmuster mit den blattphysiognomischen Gruppen. Berücksichtigt man die Tatsache, daß bei der blattphysiognomischen Klassifikation nicht die gesamte Vegetation, sondern nur Angiospermen-Gehölze einbezogen wurden, so ist das hohe Ausmaß der Übereinstimmung überraschend. Daher erscheint die Ecoregion-Klassifikation am besten geeignet, um blattphysiognomischen Klassen vegetationskundlich einzuordnen und somit deren Anwendung „greifbarer“ zu machen.

Die klimatologischen Eigenschaften der blattphysiognomischen Klassen können durch die Klimaklassifikation von KÖPPEN auf hierarchisch höheren Klassifikationsebenen wie z.B. Cf- oder Cs-Klimaten beschrieben werden ($I_s = 38\%$); eine detailliertere Unterscheidung ist jedoch nicht möglich. Die Biom-Klassifikation von PRENTICE et al. ist ebenfalls nur für eine grobe vegetationskundliche Einordnung der blattphysiognomischen Klassen geeignet ($I_s = 35\%$), da sich akzeptable Übereinstimmungen beider Klassifikation auf wenige, räumlich große Klassen wie z.B. „temperate deciduous forest“ und „cool mixed forest“ beschränken.

Allen drei Klassifikations-Vergleichen ist gemeinsam, daß die Übergangszone zwischen den westlichen ozeanischen und den östlichen kontinental geprägten blattphysiognomischen Gruppen in keiner der bestehenden Klassifikationen befriedigend abgebildet wird. Diese Zone, die im wesentlichen durch den Übergang von C- zu D-Klimaten bei KÖPPEN bzw. von der Marinen Division zur Kontinentalen Division bei BAILEY charakterisiert ist, wird in der blattphysiognomischen Klassifikation durch die eigenständigen Klassen der sub-kontinentalen bzw. skandinavischen Gruppe repräsentiert. Die Gründe hierfür sind wahrscheinlich in der kinalen Verteilung blattphysiognomischer Parameter in der Vegetation zu suchen.

Die Bestimmung von blattphysiognomischen Diversitätszentren anhand der Anzahl an jeder Rasterzelle vertretener Blattyphen (Abb. 76-1) zeigt eine hohe Blattyphen-Diversität (14 Blattyphen) in

4. Vegetationsklassifikation anhand blattphysiognomischer Merkmale

weiten Teilen des mediterranen Raums und eine deutliche Abnahme in nördlichen Regionen. Gebiete, die sich durch die höchste Blattyten-Diversität (15 Blattyten) auszeichnen wie z.B. das südliche Vorland der Alpen und einige Bergregionen Bulgariens können als Glazialrefugien vieler Gehölz-Pflanzen gedeutet werden. Bei der Verteilung dieser Diversitätsmuster spielt jedoch möglicherweise auch die noch nicht ausreichend repräsentierte mediterrane Gehölzvegetation im Datensatz eine Rolle.

Insgesamt betrachtet konnte in dieser Studie gezeigt werden, daß zwei voneinander unabhängige Cluster-Analysen zur Bewertung der blattphysiognomischen Diversität der Vegetation (vergl. Abb. 14-1) zu denselben Ergebnissen kommen:

Vergleicht man für die aufgestellten blattphysiognomischen Cluster-Gruppen den blattphysiognomischen Diversitäts-Index D_{LP} mit der durchschnittlichen Anzahl von Blattyten (Tab. 64-1), so zeigen die Werte ähnliche Trends entlang eines Nord-Süd Transekts.

Weiterführende Analysen zum Themenkomplex der „Diversität“ s.l. verschiedener Vegetationstypen sollten sich auf die Definition numerischer Indizes von Arten-, physiognomischer und Umwelt-Diversität sowie deren Zusammenhänge in verschiedenen Ökosystemen konzentrieren. Diese Erkenntnisse können weitere Aufschlüsse zur Evolution neuer Arten und physiognomischer Strukturen unter bestimmten Umweltbedingungen geben.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß neben taxonomischen Pflanzengesellschaften auch blattphysiognomische Vergesellschaftungen in der Vegetation auftreten, die in ihrer Zusammensetzung und Struktur an gegebene Umweltbedingungen optimal angepaßt sind. Die Klassifikation von Vegetation auf der Grundlage blattphysiognomischer Merkmale bietet daher zahlreiche Anwendungsmöglichkeiten in der Analyse rezenter und fossiler Ökosysteme und ergänzt somit das Methodeninventar der Vegetationsforschung.

5. Abschätzung von Paläo-Umweltbedingungen anhand Tertiärer Blattfloren

In diesem Kapitel werden abschließend verschiedene Analysemethoden zur Abschätzung von Umweltbedingungen auf drei fossile europäische Blattfloren angewandt und die Ergebnisse miteinander verglichen. Hierbei sind die folgenden Methoden zum Einsatz gekommen (vergl. Abschnitt 2.4):

(1) „Synphysiognomische“ Zuordnung der fossilen Blattfloren zu blattphysiognomischen Clustern durch ein indirektes Ordinationsverfahren (Hauptkomponentenanalyse, PCA) (vergl. Abschnitt 2.3.1 und 4.1.3); aufgrund ihrer spezifischen Blattmerkmale können die drei fossilen Floren bestimmten, zuvor definierten, blattphysiognomischen Cluster-Gruppen zugeordnet werden. Hierfür wurden die Prozentwerte der Blattmerkmale (Tab. 86-1) aller drei Floren als „passive Proben“ in die Hauptkomponentenanalyse des blattphysiognomischen Datensatzes einbezogen und im Ordinationsdiagramm dargestellt.

(2) Transferfunktionen, die auf multipler linearer Regression (MLR) basieren (vergl. Abschnitt 2.2.1 und 3.4.2); die Prozentwerte bestimmter blattphysiognomischer Merkmale der fossilen Floren wurden in Transferfunktionen eingesetzt (vergl. Tab. 40-2) und die Werte der Paläoumweltparameter berechnet.

(3) Transferfunktionen, die auf einem direkten Ordinationsverfahren (Redundancy-Analysis, RDA) basieren (vergl. Abschnitt 2.2.2 und 3.4.3); die Prozentwerte aller blattphysiognomischen Merkmale der fossilen Floren wurden in die Ordination als passive Proben einbezogen (vergl. Tab. 48-1) und die Werte für die Paläoumweltparameter berechnet.

(4) Das CLAMP-Verfahren nach WOLFE (1993, 2001); das Verfahren wurde mit einer Einschränkung den Anweisungen der Publikationen folgend ausgeführt: Bei der blattphysiognomischen Beschreibung der fossilen Floren wurde auf Charakterisierung der Blattrandzahn-Typen (z.B. rund/spitz, regelmäßige/unregelmäßige Verteilung) verzichtet, da diese Merkmale oftmals nicht ausreichend fossil überliefert werden. Daher konnten in die Analyse nur 24, anstatt 29 blattphysiognomische Merkmale einbezogen werden.

(5) Der Koexistenz-Ansatz nach MOSBRUGGER & UTESCHER (1997) (vergl. Abschnitt 2.4); die Taxalisten der für diese Methode benutzten „nächsten lebenden Verwandten“ (NLR) sind im Appendix B (Tabellen 111-1, 112-1 und 113-1) aufgeführt.

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

(6) Ferner wurden paläoklimatische Daten aus bisher erschienenen Publikationen zu den jeweiligen fossilen Floren zum Vergleich herangezogen (HEER 1865; HANTKE 1954, 1982; ANDREÁNSZKY 1959; BERGER 1989).

Die ersten drei Methoden wurden im Rahmen dieser Studie neu entwickelt, die beiden letztgenannten sind für Abschätzungen von Paläoumweltverhältnissen bereits etabliert (z.B. WOLFE 1994b, 1995; UTESCHER et al. 2000).

5.1 Untersuchte fossile Floren

Bei allen drei untersuchten Blattfloren handelt es sich um relativ artenreiche Fundstellen, die sich durch eine außergewöhnlich gute Erhaltung der Fossilien auszeichnen. Die drei Floren stammen aus der transeuropäischen Paratethys-Bioprovinz und datieren aus dem Ober-Oligozän (Monod-Rivaz) bzw. Mittel-Miozän (Schrotzburg, Kövágó-oldal). Die Blattfloren von Monod-Rivaz und der Schrotzburg wurden im nordalpinen Molassebecken abgelagert, während die Flora von Kövágó-oldal aus dem Pannonischen Becken Nord-Ungarns stammt (Abb. 82-1).

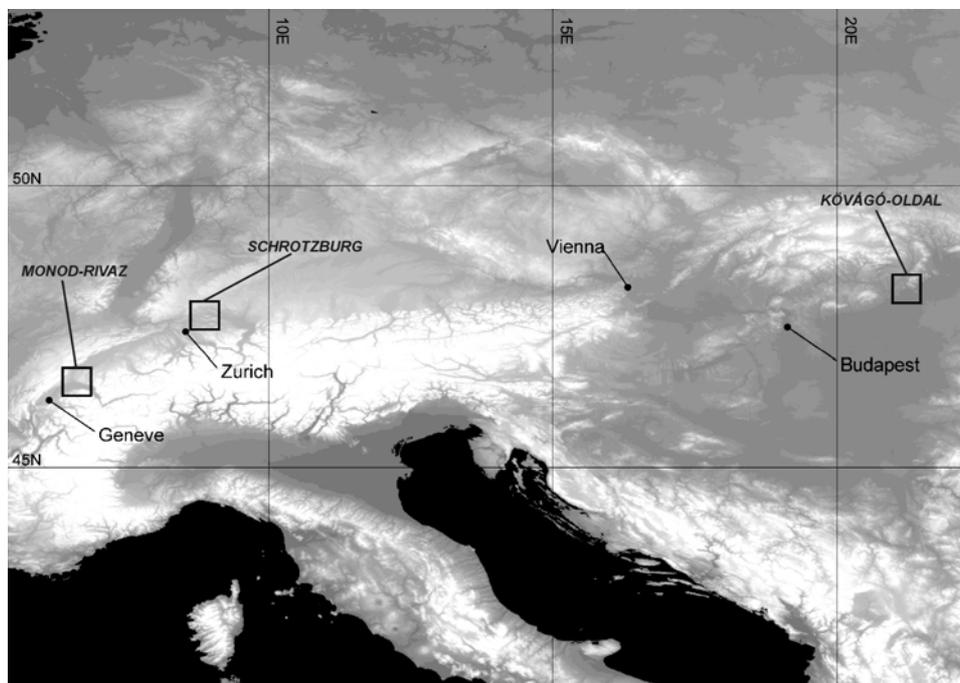


Abbildung 82-1:

Geographische Lage der 3 untersuchten fossilen Blattfloren; (1) Monod-Rivaz (West-Schweiz), (2) Schrotzburg (Südwest-Deutschland), (3) Kövágó-oldal (Nordost-Ungarn).

5.1.1 Die Flora von Monod-Rivaz

Die Floren von Monod und Rivaz nahe des Genfer Sees (Kanton Waadt) wurden von HEER (1855-1859) sowie von GAUDIN & DELAHARPE (1856) untersucht. Aufgrund der nahen Lage der beiden Fossilfundstellen zueinander wurden sie bereits von HEER (1859, S.221) zur Flora von „Monod-Rivaz“ zusammengefaßt. Die Fossilien, im wesentlichen aus Blättern und Samen bzw. Früchten bestehend, sind in verschiedenen mächtige Mergellager eingebettet, die wahrscheinlich im Zuge von Ablagerungen eines nahegelegenen Paläosees entstanden sind. Die umgebenden Sedimente der Fossilfundstellen sind Teile der subalpinen Molasse-Formation „Poudinges du Pélerin“, deren Paläoelevation zum Zeitpunkt der Sedimentation auf ca. 300-800 m über N.N. rekonstruiert wurde (BERGER 1989). Die grobklastische Sedimentation der Ablagerungen erfolgte im Zusammenhang mit der emporsteigenden Alpenkette in nordwestlicher Richtung, während die fluviatile Sedimentation der Hauptachse des Molassebeckens von Südwesten nach Nordosten folgte. Die Flora wird aufgrund der zur Unteren Süßwassermolasse (USM) zählenden Ablagerungen in das späte Ober-Oligozän (oberes Chattian) bzw. zur Säugerzone MP 29 gestellt (MAI 1995) (vergl. Abb. 85-1). Nach MAI (1995) entspricht die floristische Zusammensetzung von Monod-Rivaz dem Florenkomplex „Eger-Hausham“, der durch zahlreiche laurophyll Taxa und auffällig viele eozäne und früh-oligozäne Relikte charakterisiert ist. Weitere Betrachtungen zur Paläoökologie und Paläoklimatologie einiger schweizer Molassefloren sind bei BERGER (1989, 1990, 1998) zu finden.

Die blattphysiognomische Zusammensetzung der fossilen Flora wurden anhand von Originalmaterial des „Musée Cantonal de Géologie“ in Lausanne aufgenommen (Tab. 86-1). Eine Taxaliste der von BERGER (1994) revidierten Flora von Monod-Rivaz, die Grundlage für diese Untersuchung war, ist im Appendix B (Tab. 111-1) gegeben.

5.1.2 Die Flora der Schrotzburg

Die Flora der Schrotzburg wurde in der Mitte des 19. Jahrhunderts in Mergelablagerungen an der steilen Nordflanke des Schienerbergs entdeckt. Der Schienerberg erhebt sich an den westlichen Ufern des Bodensees ca. 300 m über das Seeniveau und erreicht eine absolute Höhe von 715 m über N.N. Die fluviatilen Sedimente des Schienerbergs bestehen im wesentlichen aus über 300 m mächtigen, gering verfestigten, kreuzgeschichteten Sanden, die von Moränen des Günz- und Würmglazials überlagert werden. In die Sande sind zahlreiche Mergellinsen eingeschaltet, die oftmals fossilführend sind. Im südlichen Teil des Schienerbergs wurden verschiedene Serien von Süßwasserkalken und Mergeln in einem ca. 1 Km breiten Maarsee abgelagert (SCHREINER 1992), die zahlreiche Fossilien zu Tage brachten (HEER 1855, 1856, 1859, 1865) und nach der nahegelegenen Ortschaft Öhningen als „Öhninger Schichten“ benannt sind. Die Flora der Schrotzburg wird mit den Öhninger Schichten

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

parallelisiert. Die fluviatilen Sedimente wurden im Molassebecken am nördlichen Rand der aufsteigenden Alpen von großen Flußsystemen abgelagert. Die Flüsse entwässerten der Hauptbeckenachse folgend in südwestlicher Richtung, um im heutigen französischen Rhonetal in die Tethys zu münden. Die Öhninger Schichten wurden während der Oberen Süßwassermolasse (OSM) abgelagert und können nach HANTKE (1980) mit der Neogen-Säugerzone MN 7 korreliert werden. Anhand des in die Öhninger Schichten eingelagerten Basisbentonits kann das Alter der Süßwasserkalke auf ca. $14,6 \pm 0,6$ Ma datiert werden (HOFFMANN 1951, LIPPOLT et al. 1963). GREGOR (1982) wies in seiner phytostratigraphischen Klassifikation der Oberen Süßwassermolasse den Floren der Öhninger Schichten das Niveau „OSM-3b“ zu. Zusammenfassend kann das Alter der Öhninger Schichten (bzw. der Flora der Schrotzburg) als Mittel-Miozän bzw. mittleres Serrvallian betrachtet werden (vergl. Abb. 85-1). Die Flora der Schrotzburg wird nach MAI (1995) zu dem Florenkomplex „Stare Gliwice – Unterwohnbach“ gestellt, der durch sommergrüne Laubwälder mit einem geringen Anteil laurophyller Arten charakterisiert ist. Sedimentologisch und ökologisch läßt sich die Flora als Auenwaldvegetation einer großen Flußlandschaft interpretieren. Bereits HEER (1859) rekonstruierte die damalige Höhe der fluviatilen Ablagerungen dieser Region auf ca. 75 m über N.N. Neuere Untersuchungen hierzu von HANTKE (1980) kommen auf Werte zwischen 100 m bis maximal 150 m über NN.

Die Flora der Schrotzburg wurde von HEER (1855, 1856, 1859, 1865) und WÜRTEMBERGER (1906) beschrieben und von HANTKE (1954) bzw. NÖTZOLD (1957) zuletzt revidiert. Aufgrund des beträchtlichen Umfangs der Fundstücke besteht eine recht gute Kenntnis der fossilen Artenzusammensetzung der Flora (vergl. Tab. 112-1 in Appendix B). Einen Eindruck der Blattflora vermittelt das Florenbild in Abbildung 6-1B. Die blattphysiognomische Zusammensetzung der fossilen Flora wurden anhand von Originalmaterial und Photoabbildungen (HANTKE 1954) aufgenommen und ist in Tabelle 86-1 aufgelistet.

5.1.3 Die Flora von Kővágó-oldal

Die fossile Flora von Kővágó-oldal liegt in den Tokaj-Bergen Nordost-Ungarns, einer Scholle von 200 m bis 600 m Höhe über N.N, im Sedimentationsraum des Pannonischen Beckens. Im Verlauf des Neogens verlor das Pannonische Becken sukzessive die Verbindung zu den westlich gelegenen Teilen der Paratethys und die Umweltbedingungen wechselten von marinen zu brackischen Verhältnissen. Im Zuge der alpidischen Orogenese kam es während des Miozäns im Pannonischen Becken zu vulkanisch aktiven Phasen (CSONTOS 1995), in denen die Sedimente der Tokaj-Berge im wesentlichen in Form von vulkanischen Tuffen abgelagert wurden. Anhand der Mollusken-Fauna der Fossilfundstelle wird die stratigraphische Stellung an der Grenze von unterem zu oberem Sarmatian (Mittel-Miozän) angegeben (ERDEI & HIR 2002) (vergl. Abb. 85-1). Die Zuordnung eines Florenkomplexes nach MAI

(1995) entspricht am besten dem von „Erdöbénye“, in dem subxerophytische bis mesoxerophytische Taxa zusammengefaßt sind. Die Vegetation dieses Florenkomplexes kann als kleinblättriger Trockenwald oder Prämaccchia beschrieben werden.

Die fossilen Floren der Pannonischen Region wurden in der Mitte des 19. Jahrhunderts von ETTINGSHAUSEN (1853), KOVÁTS (1856), STUR (1867) und ANDREÁNSZKY (1959) beschrieben. Grundlage für die hier durchgeführte Untersuchung ist eine neue taxonomische Bearbeitung der Flora von Kövágó-oldal (ERDEI & HIR 2002). Eine Taxaliste der Flora ist in Appendix B (Tab. 113-1) gegeben. Die blattphysiognomische Zusammensetzung der fossilen Flora wurden anhand von Originalmaterial aufgenommen und ist Tabelle 86-1 zu entnehmen.

M.A.	EPOCH	AGE	CENTRAL PARATETHYS STAGES	EASTERN PARATETHYS STAGES
5	PLIO-CENE	ZANCLEAN	DACIAN	KIMMERIAN
		MESSINIAN	PONTIAN	PONTIAN
10	Late MIOCENE	TORTONIAN	PANNONIAN	MAEOTIAN
		SERRAVALLIAN	SARMATIAN	SARMATIAN
15	Middle MIOCENE	LANGHIAN	BADENIAN	KONKIAN KARACANIAN TSHOKRAKIAN
		BURDIGALIAN	KARPATIAN OTTNANGIAN EGGENBURGIAN	TARKHANIAN KOTSAKHURIAN SAKARAU LIAN
20	Early MIOCENE	AQUITANIAN	EGERIAN	KARADZHALGAN
		CHATTIAN	KISCELLIAN	KALMYKIAN
30	OLIGOCENE	RUPELIAN		SOLENOVIAN PSHEKIAN
		PRIABONIAN	PRIABONIAN	BELOGLINIAN

Abbildung 85-1:

Schema der stratigraphischen Unterteilung des oberen Tertiärs (geändert nach BERGGREN et al. (1995), POPOV et al. (1993), Rögl (1996, 1998) in AGUSTI et al. (1999); die grau markierten Bereiche entsprechen der stratigraphischen Einstufung der Fossilfundstellen;

- 1: Monod-Rivaz;
- 2: Schrotzburg;
- 3: Kövágó-oldal

← 3

← 2

← 1

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

5.2 Abschätzung von Paläo-Umweltbedingungen

Eine Übersicht der blattphysiognomischen Zusammensetzung der drei fossilen Floren, die Ausgangspunkt der Umweltparameterrekonstruktionen ist, zeigt Tabelle 86-1. Die physiognomischen Unterschiede zwischen den Floren betreffen hinsichtlich der Einzelparameter (Merkmale 1 bis 25) hauptsächlich die Ausprägung des Blattrands (ganzrandig/gezähnt), die Ausprägung der Blattspitze (rund/spitz) und die Blattgeometrie (elliptisch/ovate/obovate). Zusammengefaßte Blattparameter wie z.B. die Blattgrößenklassen und die Blattlängen/Blattbreiten – Verhältnisse (Merkmale a - c bzw. d - f in Tabelle 86-1) zeigen ebenfalls Unterschiede in der physiognomischen Zusammensetzung der Floren. So sind die fossilen Floren von Monod-Rivaz und Kövágó-oldal durch deutliche kleinere Blätter im Vergleich zur Flora der Schrotzburg charakterisiert.

Tabelle 86-1:

Blattphysiognomische Zusammensetzung der 3 fossilen Floren; die grau unterlegten Zeilen repräsentieren Blattmerkmale, deren Spannen mehr als 10 % betragen.

Nr.	Blattmerkmal	Abkürz.	Definition	[%]			Spanne
				Monod-Rivaz	Schrotzburg	Kövágó-oldal	
1	Blatt ungeteilt	le_simp	ungefiedert	96.0	83.9	80.9	15.1
2	Blatt gelappt	le_lobe	*	10.0	19.4	22.1	12.1
3	Blattrand ganzrandig	ma_enti	*	68.0	51.6	52.9	16.4
4	Blattgröße: Leptophyll 1	ls_lep1	< 20 mm ²	2.0	0.0	0.0	2.0
5	Blattgröße: Leptophyll 2	ls_lep2	20 -80 mm ²	2.0	0.0	4.4	4.4
6	Blattgröße: Microphyll 1	ls_mic1	80 -400 mm ²	16.0	9.1	15.6	6.9
7	Blattgröße: Microphyll 2	ls_mic2	400 -1400 mm ²	35.6	31.1	39.1	8.0
8	Blattgröße: Microphyll 3	ls_mic3	1400 -3600 mm ²	33.0	32.7	30.3	2.7
9	Blattgröße: Mesophyll 1	ls_mes1	3600 -6200 mm ²	8.3	17.9	10.3	9.6
10	Blattgröße: Mesophyll 2	ls_mes2	6200 -10000 mm ²	3.0	8.0	0.0	8.0
11	Blattgröße: Mesophyll 3	ls_mes3	> 10000 mm ²	0.0	0.8	0.0	0.8
12	Lamina Apex: rund	ap_obtu	> 90°	33.0	15.6	27.9	17.4
13	Lamina Apex: spitz	ap_acut	< 90°	67.0	82.8	72.1	15.8
14	Lamina Apex: gebuchtet	ap_emar	*	0.0	1.6	0.0	1.6
15	Lamina Basis: rund	ba_obtu	> 90°	63.0	50.2	61.8	12.8
16	Lamina Basis: spitz	ba_acut	< 90°	34.0	39.8	32.4	7.4
17	Lamina Basis: gebuchtet	ba_emba	*	3.0	9.9	2.9	7.0
18	Lamina: Länge/Breite 1	lw_1	< 1:1	4.0	11.3	11.8	7.8
19	Lamina: Länge/Breite 2	lw_2	1-2:1	38.0	36.8	40.0	3.2
20	Lamina: Länge/Breite 3	lw_3	2-3:1	25.0	23.9	26.8	2.9
21	Lamina: Länge/Breite 4	lw_4	3-4:1	16.0	7.5	7.6	8.5
22	Lamina: Länge/Breite 5	lw_5	> 4:1	17.0	20.4	10.3	10.1
23	Lamina Form: obovat	sh_obov	*	5.4	12.9	23.5	18.1
24	Lamina Form: elliptisch	sh_elli	*	69.2	43.5	52.9	25.7
25	Lamina Form: ovate	sh_ovat	*	25.4	43.5	20.6	22.9
a	kleine Blätter	ls_a	lep1, -2, mic1	20.0	9.1	20.0	10.9
b	mittelgroße Blätter	ls_b	mic2, -3	68.6	63.8	69.4	5.6
c	große Blätter	ls_c	mes1, -2, -3	11.3	26.7	10.3	16.4
d	schmale Blätter	lw_a	l/w > 3:1	33.0	27.9	17.9	15.1
e	mittel schmale/breite Blätter	lw_b	l/w = 1:1 - 3:1	63.0	60.7	66.8	6.1
f	breite Blätter	lw_c	l/w < 1:1	4.0	11.3	11.8	7.8

Vor der Betrachtung der Einzelergebnisse für jede der drei untersuchten fossilen Blattfloren soll im folgenden Abschnitt eine kurzer Abriß einige allgemeine Trends der angewandten Rekonstruktionsmethoden zusammenfassen:

Eine erste, lediglich grobe, Abschätzung der Paläoumweltbedingungen kann die Hauptkomponentenanalyse (PCA) der blattphysiognomischen Zusammensetzung der fossilen Floren geben. Aufgrund ihrer spezifischen blattphysiognomischen Zusammensetzung können die drei fossilen Floren bestimmten, zuvor definierten, blattphysiognomischen Cluster-Gruppen (vergl. Abschnitt 4.1) zugeordnet werden. Hierfür wurden die Prozentwerte der Blattmerkmale aller drei Floren (Tab. 86-1) als „passive Proben“ in die Hauptkomponentenanalyse des blattphysiognomischen Datensatzes einbezogen und im Ordinationsdiagramm dargestellt (Abb. 87-1).

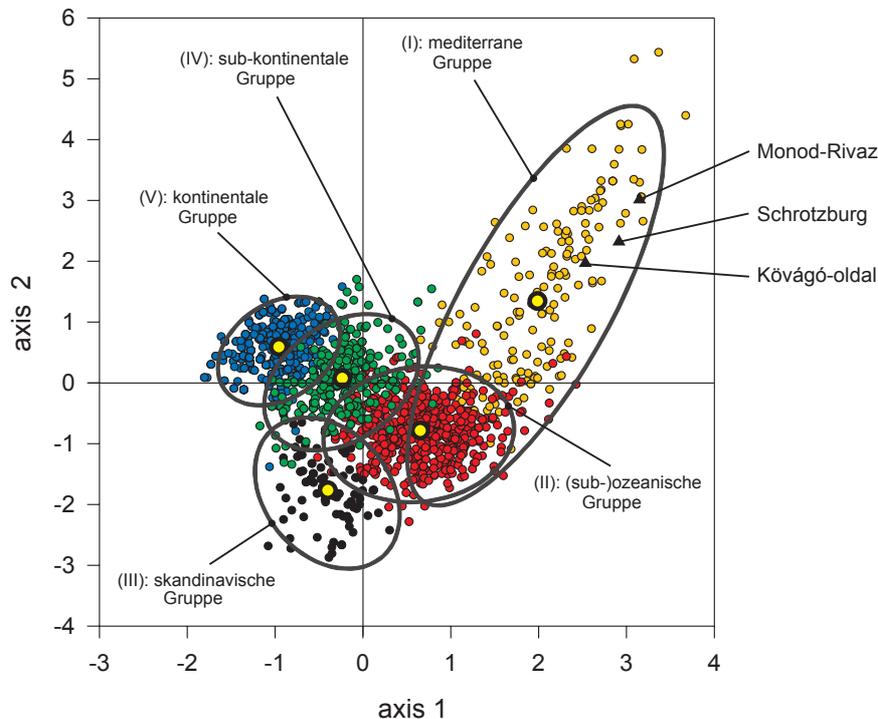


Abbildung 87-1:

PCA-Ordination des blattphysiognomischen Merkmalraums (vergl. Abb. 62-1A); die blattphysiognomischen Daten der 3 fossilen Floren wurden als passive Proben in die Ordination einbezogen (▲).

Alle drei untersuchten fossilen Floren können der „mediterranen blattphysiognomischen Gruppe“ (I) zugeordnet werden; sie weisen mit rezenten Floren des mediterranen Raumes die größte blattphysiognomische Ähnlichkeit auf. Aufgrund der hohen Variabilität der Umweltparameter in der

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

mediterranen Cluster-Gruppe (siehe Abschnitt 4.1.4) sind jedoch die Standardfehler der Abschätzungen relativ groß (vergl. Tabellen 89-1, 90-1 und 92-1). Da die blattphysiognomische Analyse allen drei fossilen Floren dieselbe Cluster-Gruppe zuweist, sind mit Hilfe der Cluster-Methode keine Paläoumwelt-Differenzierungen zwischen den drei fossilen Blattfloren möglich.

Die Abschätzungen der MLR-Transferfunktionen für die Temperaturparameter MAT und T_{min} sind für alle drei fossilen Floren im Vergleich zu denen anderer Methoden deutlich überhöht (vergl. Tabellen 89-1, 90-1 und 92-1). Hieraus ergeben sich teilweise unrealistische Klimawerte, die mit anderen Parametern nicht in Einklang zu bringen sind.

Die Abschätzungen der Umweltparameter durch das Ordinationsverfahren (RDA) ergeben realistische Werte: Sie sind in sich schlüssig und weisen die beste Übereinstimmung mit den Werten des Koexistenz-Ansatzes und den Abschätzungen anderer Autoren auf (vergl. Tabellen 89-1, 90-1, 92-1; Abb. 96-1). Daher erscheinen diese Abschätzungen als die wahrscheinlichsten unter den blattphysiognomischen Ansätzen.

Bei der Anwendung von CLAMP auf die drei fossilen Floren zeigt sich der Trend, daß die Temperaturwerte – meistens die von MAT und T_{min} – im Vergleich zu allen anderen Methoden markant unterschätzt werden (vergl. Tabellen 89-1, 90-1, 92-1; Abb. 96-1). Dieser Effekt, der offenbar allgemein bei der Anwendung des CLAMP-Verfahrens auf europäische Paläofloren auftritt, wurde von MOSBRUGGER & UTESCHER (1997) und UTESCHER et al. (2000) anhand von Neogen-Floren aus der Niederrheinischen Bucht bereits beschrieben.

Die mit Hilfe des Koexistenz-Ansatzes berechneten klimatischen Koexistenzintervalle der fossilen Taxa ergeben in sich stimmige Abschätzungen der verschiedenen klimatischen Parameter und weisen insgesamt gute Übereinstimmungen mit den Abschätzungen des Ordinationsverfahrens auf (vergl. Tabellen 89-1, 90-1, 92-1; Abb. 96-1).

Auf die Problematik der allgemein unzulänglichen Abschätzungen von niederschlagsbezogenen Parametern anhand des in dieser Studie vorgestellten blattphysiognomischen Datensatzes wurde bereits in Abschnitt 3.4.2 hingewiesen. Daher sind die Angaben zu den Niederschlagsparametern für die drei fossilen Blattfloren anhand blattphysiognomischer Methoden nur eingeschränkt als realistisch zu betrachten. Im Vergleich zu allen anderen Methoden zeigen die Abschätzungen von Niederschlagsparametern deutlich zu geringe Werte (vergl. Tabellen 89-1, 90-1 und 92-1).

5.2.1 Ergebnisse für die Flora von Monod-Rivaz

Die Abschätzungen der Paläotemperatur-Parameter MAT , T_{min} und T_{max} stimmen bei drei der angewandten Methoden – der Cluster-Methode, der Ordination (RDA) und dem Koexistenz-Ansatz – für die fossile Flora von Monod-Rivaz gut überein (vergl. Tab. 89-1 und Abb. 96-1). Die Abschätzungen des CLAMP-Ansatzes lassen sich mit den Werten anderer Methoden für MAT und T_{min} ebenfalls in Einklang bringen, jedoch werden die Werte für T_{max} deutlich höher eingeschätzt. Die rekonstruierten Werte von MAT und MAP (BERGER 1989) für die subalpine Molasse der West-Schweiz (Formation „Poudingues du Pélerin“) lassen sich gut mit den Ergebnissen der RDA bzw. des Koexistenz-Ansatzes in Einklang bringen. Die Temperaturangaben von HEER (1865), die für die gesamte Untere Süßwassermolasse gelten, sind zu hoch angesetzt und stützen sich auf meteorologische Daten von New Orleans und Tunis; von diesen Orten nahm HEER an, daß sie aufgrund der Vegetation ein der Unteren Süßwassermolasse vergleichbares Klima haben.

Tabelle 89-1:

Abschätzungen von Umweltparametern für die Fossilfundstelle Monod-Rivaz mit verschiedenen Rekonstruktionsmethoden: Clustermethode, multiple lineare Regression (MLR), Ordination (RDA), CLAMP-Ansatz, Koexistenz-Ansatz und Abschätzungen anderer Bearbeiter; in der letzten Spalte sind die heutigen Werte aufgelistet.

Monod-Rivaz											
Nr.	Umwelt-Parameter	Einheit	Blattphysiognomie (diese Studie)			Wolfe (2001) CLAMP	KoEx-Ansatz (diese Studie)		Berger (1989) USM	Heer (1865) USM	Klima (1961-90)
			Cluster	MLR	RDA		min	max			
1	MAT	°C	14.2 ± 1.5	21.6 ± 0.9	16.8 ± 1.1	17.1 ± 1.7	15.9 - 16.6	~ 17.0 - 18.0	~ 20.0 - 21.0	8.0	
2	Tmin	°C	5.9 ± 2.7	17.7 ± 2.0	8.2 ± 2.0	3.8 ± 2.5	5.0 - 7.0		~ 13.2 - 13.3	-0.6	
3	Tmax	°C	23.0 ± 1.2	26.4 ± 1.4	25.2 ± 1.7	29.1 ± 1.8	24.7 - 26.4		~ 27.5 - 28.3	16.8	
4	ATR	°C	26.2 ± 2.9	17.6 ± 3.2	28.5 ± 3.7					25.8	
5	Tsum	°C	5193 ± 537	5131 ± 313	6267 ± 367					2933	
6	FD	Tage	36 ± 22	0 ± 16	1 ± 17					115	
7	MAP	mm	762 ± 238	721 ± 143	679 ± 146		828 - 1327	> 1100		1182	
8	Pmin	mm	26 ± 18	0 ± 9	9 ± 10		5 - 13			87	
9	Pmax	mm	104 ± 29	81 ± 18	111 ± 18		160 - 170			120	
10	PGS	mm	472 ± 180	309 ± 78	524 ± 81	888 ± 318				537	
11	P3min	mm	102 ± 62	0 ± 28	59 ± 31	621 ± 90				264	
12	PD	Tage	118 ± 21	52 ± 18	82 ± 22					178	
13	GSL	Monate	-	-	10.7 ± 0.7					4.0	
14	RAD	W/m ²	153 ± 13	171 ± 9	178 ± 11					118	
15	spec	n	41.1 ± 10.1	48.8 ± 5.2	35.4 ± 6.8					54	
16	eg	%	22.4 ± 10.7	39.7 ± 2.8	45.4 ± 2.7					3.7	

Betrachtet man zusammenfassend die klimatischen Bedingungen an der Ober-Oligozänen Fundstelle von Monod-Rivaz, so kann man sie durch ein warmes, wechselfeuchtes Klima charakterisieren. Die Niederschläge (auf den Abschätzungen des Koexistenz-Ansatzes basierend) zeigen eine ausgeprägte

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

Saisonalität mit sowohl extrem feuchten als auch sehr trockenen Perioden. Die relativ lange Vegetationsperiode war nur für wenige Wochen im Jahr unterbrochen, in denen jedoch nur sehr selten Temperaturen erreicht wurden, die zu Bodenfrost führten. Die Abschätzung des hohen Anteils immergrüner Arten *eg* in der Vegetation mit ca. 45 % (bei der RDA) trägt diesen klimatischen Umständen Rechnung.

5.2.2 Ergebnisse für die Flora der Schrotzburg

Die Abschätzungen für die fossile Flora der Schrotzburg mit der Ordination (RDA) und die Ergebnisse der Untersuchungen HANTKES (1954) stimmen sehr gut überein (vergl. Tab. 90-1 und Abb. 96-1). Die Koexistenzintervalle für die Minimum-Temperaturen T_{min} und Maximum-Temperaturen T_{max} sind im Vergleich zu anderen Methoden in die Extrembereiche verschoben. Die Abschätzungen des CLAMP-Ansatzes für MAT und T_{min} sind im Vergleich zu allen anderen Methoden deutlich zu niedrig angesetzt. Die Paläotemperaturangaben von HEER (1865), die für die gesamte Obere Süßwassermolasse gelten, sind zumindest für MAT und T_{min} zu hoch angesetzt und stützen sich auf meteorologische Daten von Messina and Savannah. Die Jahresniederschläge MAP sind im Koexistenz-Ansatz etwas niedriger angesetzt als bei HANTKE (1954), zeigen aber dennoch relativ hohe Niederschläge an.

Tabelle 90-1:

Abschätzungen von Umweltparametern für die Fossilfundstelle Schrotzburg mit verschiedenen Rekonstruktionsmethoden: Clustermethode, multiple lineare Regression (MLR), Ordination (RDA), CLAMP-Ansatz, Koexistenz-Ansatz und Abschätzungen anderer Bearbeiter; in der letzten Spalte sind die heutigen Werte aufgelistet; *: Temperaturwerte sind auf 125 m N.N. reduziert.

Schrotzburg												
Nr.	Umwelt-Parameter	Einheit	Blattphysiognomie (diese Studie)			Wolfe (2001) CLAMP	KoEx-Ansatz (diese Studie) min max	Hantke (1954) Schrotzburg	Hantke (1982) OSM	Heer (1865) OSM	Klima (1961-90)	
			Cluster	MLR	RDA							
1	MAT	°C	14.2 ± 1.5	18.4 ± 0.9	16.0 ± 1.1	10.6 ± 1.7	14.4 - 15.6	~ 16	15.5 - 16.0	~ 18 - 19	* 11.6	
2	Tmin	°C	5.9 ± 2.7	12.2 ± 2.0	8.8 ± 2.0	0.1 ± 2.5	3.7 - 4.4	7 - 8	5 - 6	~ 11.8 - 12.8	* 2.5	
3	Tmax	°C	23.0 ± 1.2	25.5 ± 1.4	23.8 ± 1.7	21.9 ± 1.8	25.6 - 26.1	~ 24		~ 25.1 - 25.7	* 20.6	
4	ATR	°C	26.2 ± 2.9	28.4 ± 3.2	25.5 ± 3.7						25.6	
5	Tsum	°C	5193 ± 537	5409 ± 313	5843 ± 367						3193	
6	FD	Tage	36 ± 22	0 ± 16	5 ± 17						110	
7	MAP	mm	762 ± 238	817 ± 143	774 ± 146		1122 - 1237	1300 - 1500	1300 - 1500		999	
8	Pmin	mm	26 ± 18	28 ± 9	22 ± 10		43 - 53				63	
9	Pmax	mm	104 ± 29	123 ± 18	107 ± 18		131 - 134				120	
10	PGS	mm	472 ± 180	510 ± 78	503 ± 81	839 ± 318					519	
11	P3min	mm	102 ± 62	96 ± 28	88 ± 31	411 ± 90					192	
12	PD	Tage	118 ± 21	86 ± 18	103 ± 22						181	
13	GSL	Monate	-	-	-					9.7 ± 0.7	5.0	
14	RAD	W/m²	153 ± 13	172 ± 9	164 ± 11						110.2	
15	spec	n	41.1 ± 10.1	58.5 ± 5.2	40.3 ± 6.8						54	
16	eg	%	22.4 ± 10.7	30.5 ± 2.8	34.1 ± 2.7						1.9	

Zusammenfassend können die klimatischen Bedingungen zur Zeit der Ablagerung der Mittel-Miozänen Flora der Schrotzburg wie folgt beschrieben werden:

Das insgesamt warm-humide Klima hatte wahrscheinlich eine etwas niedrigere Jahresmitteltemperatur als die Ober-Oligozäne Fundstelle von Monod-Rivaz. Diese leichte Abkühlung gegenüber dem Ober-Oligozän ist im wesentlichen durch niedrigere Maximaltemperaturen zu erklären, während die Minimaltemperaturen nur unwesentlich gefallen waren. Die Niederschläge waren relativ gleichmäßig über das Jahr verteilt, so daß keine ausgeprägten Trockenheits- oder Niederschlagsperioden auftraten. Die im Vergleich zur Ober-Oligozänen Fundstelle etwas kürzere Vegetationsperiode, wurde wahrscheinlich für ca. 2 Monate unterbrochen, während denen es kurzzeitig auch zu Bodenfrost kommen konnte. Vermutlich setzte sich die Flora der Schrotzburg zu ca. 34 % aus immergrünen Arten (*eg*) zusammen; das entspricht einem erheblichen Rückgang gegenüber der Flora von Monod-Rivaz mit ca. 45 %.

5.2.3 Ergebnisse für die Flora von Kővágó-oldal

Die Abschätzungen für die fossile Flora von Kővágó-oldal mit Hilfe der Cluster-Methode, der Ordination (RDA) und dem Koexistenz-Ansatz zeigen für Paläotemperaturparameter untereinander gute Übereinstimmungen (vergl. Tab. 92-1 und Abb. 96-1). Die paläoklimatischen Abschätzungen von ANDREÁNSZKY (1959) für T_{max} und MAT sind mit diesen Werten ebenfalls gut zu vereinbaren; jedoch wird T_{min} von ihm etwas höher angesetzt. Die Abschätzungen des CLAMP-Ansatzes für MAT und T_{min} sind im Vergleich zu allen anderen Methoden – wie bereits bei der Flora der Schrotzburg gezeigt – deutlich zu niedrig angesetzt. Die Niederschläge sind nach den Abschätzungen des Koexistenz-Ansatzes gegenüber den beiden anderen untersuchten fossilen Floren deutlich geringer.

Zusammenfassend betrachtet lassen sich die klimatischen Bedingungen der Mittel-Miozänen Fundstelle von Kővágó-oldal durch ein warmes, wechselfeuchtes Klima charakterisieren. Die Niederschläge zeigen eine ausgeprägte Saisonalität mit sowohl feuchten als auch sehr trockenen Perioden. Im Gegensatz zur ebenfalls durch ein wechselfeuchtes Klima charakterisierten Ober-Oligozänen Fundstelle von Monod-Rivaz waren die Jahresniederschläge insgesamt jedoch deutlich geringer. Die im Vergleich zur etwa gleichaltrigen Flora der Schrotzburg etwas kürzere Vegetationsperiode kann durch eine Zunahme der Kontinentalität der ca. 1000 km weiter östlich liegenden Flora erklärt werden. Hierfür spricht ebenfalls die deutliche Zunahme der Bodenfrosttage pro Jahr auf einen knappen Monat und der etwas geringere Anteil immergrüner Arten *eg* von ca. 31 % gegenüber der Flora der Schrotzburg mit 34 %.

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

Tabelle 92-1:

Abschätzungen von Umweltparametern für die Fossilfundstelle Kövágó-oldal mit verschiedenen Rekonstruktionsmethoden: Clustermethode, multiple lineare Regression (MLR), Ordination (RDA), CLAMP-Ansatz, Koexistenz-Ansatz und Abschätzungen anderer Bearbeiter; in der letzten Spalte sind die heutigen Werte aufgelistet.

Kövágó-oldal										
Nr.	Umwelt-Parameter	Einheit	Blattphysiognomie (diese Studie)			Wolfe (2001)	KoEx-Ansatz (diese Studie)		Andreánszky (1959)	Klima (1961-90)
			Cluster	MLR	RDA	CLAMP	min	max	Erdöbénye	
1	MAT	°C	14.2 ± 1.5	14.8 ± 0.9	15.1 ± 1.1	12.1 ± 1.7	15.6 - 16.6	17	9.0	
2	Tmin	°C	5.9 ± 2.7	11.9 ± 2.0	6.6 ± 2.0	-1.5 ± 2.5	5.0 - 5.8	9	-3.2	
3	Tmax	°C	23.0 ± 1.2	19.0 ± 1.4	23.6 ± 1.7	25.9 ± 1.8	24.7 - 26.1	26	19.1	
4	ATR	°C	26.2 ± 2.9	13.6 ± 3.2	27.2 ± 3.7				31.6	
5	Tsum	°C	5193 ± 537	4256 ± 313	5603 ± 367				3434	
6	FD	Tage	36 ± 22	26 ± 16	23 ± 17				120	
7	MAP	mm	762 ± 238	820 ± 143	698 ± 146		897 - 1032	857	603	
8	Pmin	mm	26 ± 18	16 ± 9	19 ± 10		11 - 18		30	
9	Pmax	mm	104 ± 29	99 ± 18	105 ± 18		116 - 130		87	
10	PGS	mm	472 ± 180	270 ± 78	487 ± 81	711 ± 318			339	
11	P3min	mm	102 ± 62	51 ± 28	81 ± 31	470 ± 90			96	
12	PD	Tage	118 ± 21	126 ± 18	108 ± 22				152	
13	GSL	Monate	- -	- -	9.3 ± 0.7				5.0	
14	RAD	W/m²	153 ± 13	119 ± 9	160 ± 11				125	
15	spec	n	41.1 ± 10.1	34.6 ± 5.2	37.9 ± 6.8				43.0	
16	eg	%	22.4 ± 10.7	36.6 ± 2.8	30.7 ± 2.7				2.3	

5.3 Diskussion

Vergleicht man die blattphysiognomischen Zusammensetzungen der drei fossilen Floren, so zeigt sich in bezug auf die Blattgröße, daß die Flora der Schrotzburg durch einen hohen Anteil großer Blätter charakterisiert ist; in den Floren von Monod-Rivaz und Kövágó-oldal sind dagegen kleine Blätter stärker vertreten (vergl. Tab. 86-1). Diese konträre Blattgrößenverteilung in den Floren läßt sich zwanglos mit der Verteilung der Niederschläge im Jahr erklären: Auf der einen Seite sind die, relativ kleinblättrigen, Floren von Monod-Rivaz und Kövágó-oldal durch eine ausgeprägte Saisonalität der Niederschläge gekennzeichnet, andererseits deuten die Niederschlagsabschätzungen für die, relativ großblättrige, Flora der Schrotzburg auf eine gleichmäßige Verteilung der insgesamt hohen Jahresniederschläge hin. Die Trockenzeit der Fundstellen von Monod-Rivaz und Kövágó-oldal mit Monatsniederschlägen von unter 20 mm erfordern demnach eine Anpassung der Blattphysiognomie durch einen relativ hohen Anteil kleiner Blätter. Im Gegensatz hierzu stellte für die Flora der

Schrotzburg, als ein typischer Auenwald, die Wasserversorgung keinen limitierenden Faktor dar, so daß sich relativ große Blätter entwickeln konnten.

Die Blattgrößenverteilung in den drei fossilen Floren kann außerdem Hinweise auf die Vegetationsdichte geben. Nach Untersuchungen von PARKHURST & LOUCKS (1972) und GIVNISH (1979) ist eine Zunahme der Blattgröße in dichten Vegetationsbeständen mit vorherrschend indirektem Sonnenlicht (bei ausreichender Wärme und Wasserverfügbarkeit) festzustellen, während in lockeren lichten (trockenen) Vegetationstypen die Blattgröße tendenziell abnimmt. Die Flora der Schrotzburg deutet mit dem Vorkommen von Moosen (*Amblystegium schrotzburgense*) und Farnen (*Pteridium oeningense*) auf relativ dichte geschlossene großblättrige Wälder hin. Dagegen kann der hohe Anteil von Lichtholzarten wie z.B. *Quercus* in der Flora von Kővágó-oldal als Indikator für einen eher lockeren, lichten kleinblättrigen Vegetationstyp gewertet werden.

Der hohe Anteil immergrüner Arten in der Ober-Oligozänen Flora von Monod-Rivaz (45 %) wird bei den beiden Mittel-Miozän Floren (34 % und 31 %) nicht mehr erreicht. Dieser deutliche Rückgang immergrüner Taxa kann wahrscheinlich auf den Verlust vieler subtropischer Lauraceen-Gattungen am Übergang vom Paläogen zum Neogen in den Floren erklärt werden. Die Flora von Monod-Rivaz war wesentlich von Lauraceen-Gattungen geprägt, während diese in den beiden anderen jüngeren Floren eine untergeordnete Rolle spielten.

Der Klassifikationsansatz auf Grundlage der blattphysiognomischen Zusammensetzung der drei fossilen Floren ergibt die beste Übereinstimmung mit der mediterranen blattphysiognomischen Gruppe (Abb. 87-1); d.h. die fossile Vergesellschaftung der Blattmerkmale ist unter den heutigen Umweltverhältnissen in Europa am ehesten in der mediterranen Vegetation zu finden. Es zeigt sich jedoch, daß die Cluster-Methode nicht zu einer weitergehenden, detaillierteren Unterscheidung von fossilen Floren geeignet ist. Somit kann diese Methode lediglich grobe Anhaltspunkte zu den Umwelteigenschaften einer fossilen Flora liefern, etwa ob es sich um eine meso- oder mikrothermale Flora handelt. Die älteste der untersuchten Floren – Monod-Rivaz – zeigt im blattphysiognomischen Merkmalsraum einen größeren Abstand zum Cluster-Zentrum der mediterranen Gruppe, als die jüngeren Floren Schrotzburg und Kővágó-oldal. Je geringer die Distanz einer fossilen Flora zum Cluster-Zentrum ist, desto besser wird die blattphysiognomische Zusammensetzung durch diese Cluster-Gruppe repräsentiert und entspricht somit auch am besten den Umweltbedingungen dieser Gruppe. Daher kommen die Abschätzungen der Umweltparameter des mediterranen Clusters den fossilen Umweltbedingungen der Flora von Kővágó-oldal am nächsten.

Obwohl die Zusammensetzung der fossilen Floren im blattphysiognomischen Merkmalsraum mit der mediterranen Cluster-Gruppe einen rezenten „Repräsentanten“ hat, können den Floren keine der in Kapitel 4 vorgestellten Vegetations- und Klimaklassifikationen entsprechenden Klassen zugeordnet werden. Aufgrund der Artenzusammensetzung der fossilen Floren können rezente Vegetationstypen

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

wie „xerophytische Wälder“ (Biom-Klassifikation) bzw. „immergrüne Hartlaubwälder“ (Ecoregion-Klassifikation) mit sommertrockenen Cs-Klimaten (Köppen Klima-Klassifikation) ausgeschlossen werden. Vielmehr deutet sowohl die Artenzusammensetzung der fossilen Floren als auch die Umweltparameterabschätzungen anderer Methoden auf insgesamt wesentlich feuchtere Bedingungen, wie z.B. heutzutage im Mississippi-Becken, hin.

Hieraus läßt sich ableiten, daß - obwohl die blattphysiognomischen Vergesellschaftungen der fossilen Floren heute noch im mediterranen Raum realisiert sind - in Europa keine, den „warm-humiden“ Paläo-Klimatypen entsprechenden, rezenten Umweltbedingungen existieren. Blattphysiognomische Vergesellschaftungen, die dem Typ der fossilen Floren entsprechen, besetzen heutzutage eine klimatisch betrachtet wesentlich „trockenere“ ökologische Nische als deren fossile Vorgänger.

Die deutliche Überschätzung vieler Temperaturparameter durch die Anwendung der MLR-Transferfunktionen auf die Zusammensetzung der fossilen Floren kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden:

(1) der Kalibrationsdatensatz aus blattphysiognomischen und klimatischen Parametern erreicht bei einer mittleren Jahrestemperatur von 17.5 °C seine Maximalwerte (vergl. Tab. 37-1). Die Abschätzungen der mittleren Jahrestemperatur aller drei fossilen Floren liegen nahe der Obergrenze der zur Kalibration herangezogenen Daten und müssen daher möglicherweise z.T. extrapoliert werden. Da für die Beziehung von Umweltbedingungen und blattphysiognomischen Parametern außerhalb des Kalibrationsbereichs jedoch auch nicht-lineare Zusammenhänge denkbar sind, können Ergebnisse, die auf MLR-Transferfunktionen basieren zu Über- oder Unterschätzungen führen. Es gibt aus der Vegetationsforschung zahlreiche Beispiele, die auf einen unimodalen Zusammenhang zwischen Vegetation und Umweltparametern hindeuten (JONGMAN et al. 1995). Aufgrund der Umweltgradientenlänge des in dieser Studie erstellten Kalibrationsdatensatz kann ein unimodaler Zusammenhang jedoch ausgeschlossen werden (vergl. Abschnitt 2.2.2).

(2) da bei den MLR-Transferfunktionen zur Berechnung der Umweltparameter nur jeweils vier blattphysiognomische Merkmale berücksichtigt werden, können zufällige Abweichungen von der ursprünglichen tatsächlichen blattphysiognomischen Zusammensetzung der fossilen Floren, zu erheblichen Fehlberechnungen dieser Umweltparameter führen. Insbesondere können taphonomische Einflüsse die Zusammensetzung der fossilen Floren stark beeinflussen. So ist z.B. die Wahrscheinlichkeit, daß ein großes Blatt vollständig fossil überliefert wird wesentlich geringer als für ein kleines Blatt. Ferner können bestimmte Wind- oder Strömungsverhältnisse im Wasser selektiv auf verschiedene Blattyten einwirken.

Die insgesamt unbefriedigenden Abschätzungen der Umweltparameter mit Hilfe der MLR-Transferfunktionen belegen eine hohe Sensibilität dieser Methode gegen zufällige Verschiebungen in der blattphysiognomischen Zusammensetzung fossiler Floren. Dies gilt insbesondere für azonale Vegetationstypen wie z.B. Auenwälder, da diese eine gegenüber zonalen Vegetationstypen veränderte Umwelt-Blattphysiognomie Beziehung aufweisen (BURNHAM et al. 2001).

Im Unterschied zu MLR-Transferfunktionen erweist sich die Ordinationsmethode (RDA) zur Abschätzungen der Umweltparameter als ausgesprochen robust gegen derartige zufällige Verschiebungen der blattphysiognomischen Zusammensetzung. Da hier alle in die Untersuchung einbezogenen Blattparameter berücksichtigt werden, erweist sich diese Methode als ausgesprochen robust gegen einige Blattmerkmale, die als taphonomisch bedingte „Ausreißer“ die blattphysiognomische Zusammensetzung der Flora verfälschen.

Die Abschätzungen der Ordinationsmethode zeigen insgesamt gute Übereinstimmungen einerseits mit dem Koexistenz-Ansatz und andererseits mit Angaben anderer Autoren. Unter den blattphysiognomischen Rekonstruktionsansätzen werden die Abschätzungen der Ordinationsmethode als die realistischsten betrachtet, da sie unter den einzelnen Umweltparametern konsistente Ergebnisse liefert. Es sei hier jedoch nochmals daran erinnert, daß sich diese Aussagen nicht auf die Niederschlagsparameter beziehen, da diese nicht mit dem hier erstellten Kalibrationsdatensatz befriedigend zu berechnen sind (vergl. Abschnitt 3.4.2 und 3.5).

Die Unterschätzung der Werte für T_{min} und MAT durch die Berechnungen des CLAMP-Ansatz zeigt sich besonders deutlich an den beiden Mittel-Miozänen Floren der Schrotzburg und Kővágo-oldal (vergl. Abb. 96-1). Ähnliche Effekte bei der Anwendung von CLAMP sind z.B. auch bei paläoklimatischen Abschätzungen der Ober-Miozänen Flora von Vegora (Griechenland) festzustellen (KVACEK et al. 2002). Die systematische Unterschätzung der Temperaturparameter durch den CLAMP-Ansatz an europäischen fossilen Blattfloren kann durch die, bereits in Kapitel 3 diskutierten, überregionalen bzw. kontinentalen Unterschiede in der Beziehung zwischen umwelt- und blattphysiognomischen Parametern erklärt werden. Möglicherweise hat ab dem Neogen mit der fortschreitenden Unterbrechung der polaren Migrationsrouten zwischen Eurasien und Nordamerika und der damit verbundenen geographischen Separation der Pflanzensippen, eine eigenständige blattphysiognomische Entwicklung der Vegetation in beiden Kontinenten stattgefunden. Daher erscheint die Anwendung des, vorwiegend auf Nord- und Mittelamerikanischen Floren basierenden, CLAMP-Datensatzes auf europäische Blattfloren des Neogens ungeeignet.

Die Abschätzung mit Hilfe des Koexistenz-Ansatzes liefert keinen Einzelwert für einen Klimaparameter, sondern ein Intervall, innerhalb dessen sich der tatsächliche Wert des Klimaparameters wahrscheinlich befand. Die Intervalle für die verschiedenen Klimaparameter sind in sich konsistent und zeigen mit den Abschätzungen der Ordinationsmethode (RDA) die besten Übereinstimmungen. Im Vergleich zu den anderen Methoden verschiebt der Koexistenz-Ansatz jedoch die Minimum- und Maximum Temperaturen in Extrema und weitet somit die Temperaturspanne aus (vergl. Abb. 96-1). Dieser Effekt ist deutlich bei den Abschätzungen zur Flora der Schrotzburg zu sehen. Eine mögliche Erklärung hierfür liegt in unterschiedlichen Ansätzen der

5. Anwendungen auf fossile Blattfloren

„Nächstenlebenden-Verwandten Philosophie“ des Koexistenzansatzes und der „konstruktionsmorphologischen Philosophie“ der blattphysiognomischen Analyse. Erstere reagiert sehr sensibel auf klimatische „Grenzwertgeber“ einer Flora, während letztere stets klimatische „Mittelwerte“ einer Flora bildet.

Ein Zusammenfassender Vergleich der Paläotemperaturwerte MAT , T_{min} und T_{max} der drei fossilen Floren zeigt, daß die neuen Abschätzungen dieser Untersuchung insgesamt etwas niedriger ausfallen als die früherer Bearbeiter (vergl. Abb. 96-1). Auffallend ist die unterschiedlich starke Streuung der Abschätzungen für T_{max} und T_{min} : Die Werte für T_{max} sind unter Berücksichtigung der jeweiligen Schätzfehler relativ einheitlich und zeigen im Gegensatz zu den Abschätzungen für T_{min} deutliche

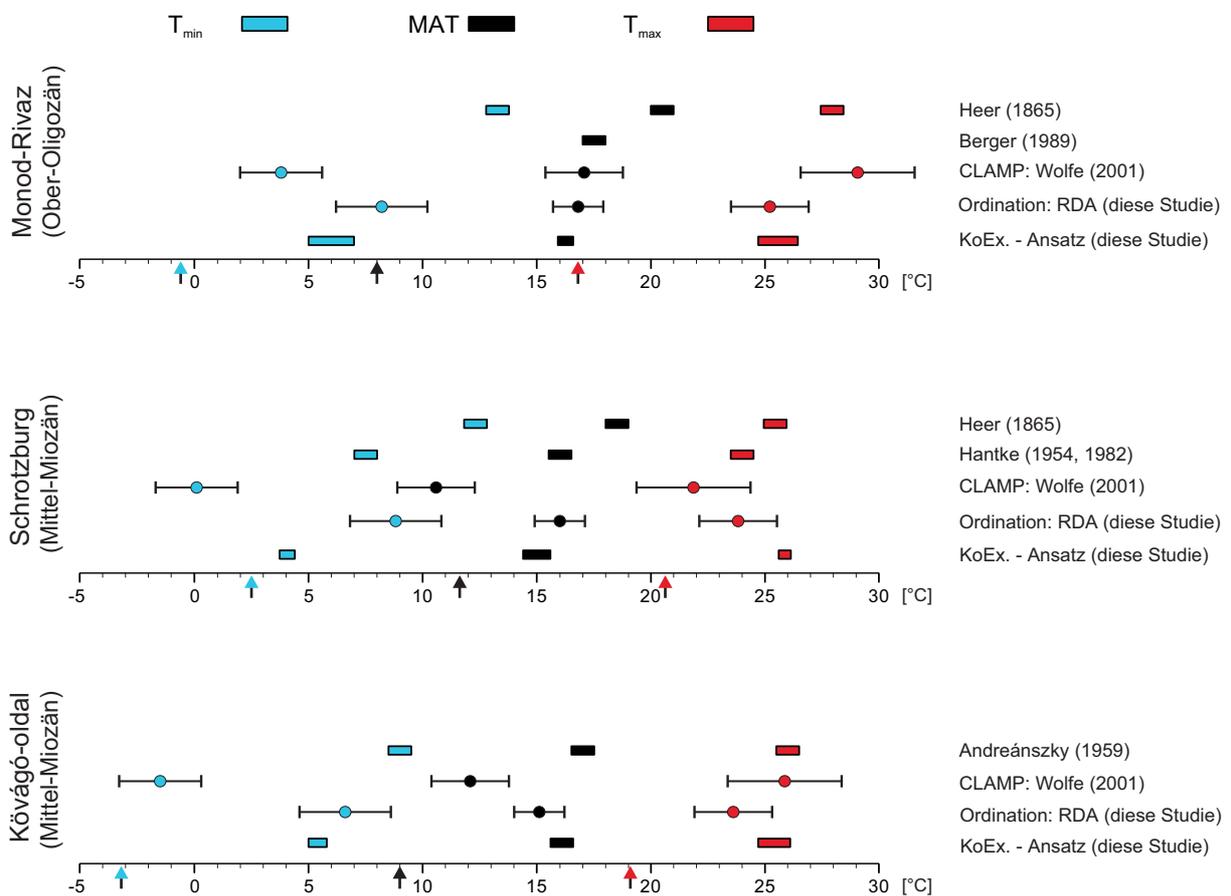


Abbildung 96-1:

Paläotemperaturabschätzungen der 3 fossilen Floren mit verschiedenen Methoden; T_{min} (blau): mittlere Temperatur des kältesten Monats; MAT (schwarz): mittlere Jahrestemperatur; T_{max} (rot): mittlere Temperatur des wärmsten Monats; die Pfeile an den Achsen entsprechen den heutigen Temperaturwerten der Lokalitäten; vergl. auch Tabellen 89-1, 90-1 und 92-1.

Überschneidungen. Hieraus läßt sich ableiten, daß die verschiedenen Rekonstruktionsmethoden unterschiedlich sensibel auf die vegetationslimitierenden Minimum-Temperaturen reagieren.

Der allgemeine klimatische Abkühlungstrend vom Ober-Oligozän zum Mittel-Miozän kann nach diesen Ergebnissen mit ca. 1-2 °C für die mittlere Jahrestemperatur veranschlagt werden. Die Gründe hierfür sind in geringeren Werten der Maximal-Temperaturen während des Miozäns zu suchen. Vergleicht man die Paläotemperaturabschätzungen der Ordinationsmethode bzw. des Koexistenz-Ansatzes mit den heutigen Temperaturwerten (Pfeile auf den Abszissen in Abbildung 96-1), so zeigt sich in den Neogen-Floren, daß der allgemeine klimatische Abkühlungstrend im wesentlichen auf niedrigere Minimum-Temperaturen zurückzuführen ist. Die heutzutage ausgeprägte klimatische Differenzierung in ein westlich-ozeanisch und ein östlich-kontinental geprägtes Klima in Europa beginnt sich bereits bei den beiden Neogen-Floren von der Schrotzburg und Kővágo-oldal abzuzeichnen. Mit dem zunehmenden Zurückweichen der Paratethys aus dem Mitteleuropäischen Raum ist eine Zunahme der Temperaturextreme zu erwarten. Diesem Umstand trägt die deutlich höhere Anzahl von Tagen mit Bodenfrost an der östlichen, ungarischen Fundstelle Rechnung.

6. Zusammenfassung

Diese Studie gibt unter verschiedenen Gesichtspunkten einen Einblick in die Beziehungen von Umweltparametern und Blattphysiognomie in der europäischen (Gehölz-)Vegetation. Die Struktur der erhobenen Daten in Form von Rasterdaten ermöglichen eine großräumige Analyse des Zusammenhangs von Umwelt- und blattphysiognomischen Parametern. Aus den Untersuchungen der räumlichen Verteilungsmuster dieser Parameter sowie der Anwendung von Transferfunktionen auf rezente synthetische Florenlisten und fossile Blattfloren ergeben sich nachstehende allgemeine Folgerungen:

- Die Erstellung eines Datensatzes für Umwelt- und blattphysiognomische Parameter auf Basis von Rasterdaten erweist sich als vorteilhaft für großräumige ökologische Untersuchungen, insbesondere in anthropogen geprägten Vegetationsformationen. Anhand von synthetisch erzeugten chorologischen Florenlisten kann die blattphysiognomische Zusammensetzung der Vegetation realistisch auf Rasterdatenbasis abgebildet werden. Der erstellte europäische blattphysiognomische Kalibrationsdatensatz (ELPA) kann als Ergänzung zu bisher bestehenden Datensätzen (z.B. CLAMP) betrachtet werden.
- Die räumlichen Verteilungsmuster vieler blattphysiognomischer Parameter zeigen charakteristische Strukturen, die z.T. stark von Umwelteinflüssen geprägt sind; temperaturbezogene Umweltparameter wie z.B. *MAT* und T_{min} zeigen hierbei die höchsten Korrelationen mit der blattphysiognomischen Zusammensetzung der Vegetation während Niederschlagsparameter wie z.B. *MAP* nahezu keinen Zusammenhang erkennen lassen.
- Blattphysiognomische Anpassungen an gegebene Umweltbedingungen zeigen ähnliche Charakteristika auf unterschiedlichen Komplexitätsebenen wie z.B. innerhalb von Arten, Gattungen oder Waldformationen.
- Diese Studie gibt klare Hinweise darauf, daß die Beziehungen von Umwelt und Blattphysiognomie keine globale, sondern nur regionale Gültigkeit haben. Diese Tatsache kann aus dem Vergleich von SLR-Transferfunktionen des europäischen Datensatzes (ELPA) und anderer nicht-europäischer Kalibrationsdatensätze abgeleitet werden. Hieraus ergibt sich, daß Transferfunktionen für Umweltparameter, die aus der Vegetation eines bestimmten Kontinents erstellt wurden, nicht notwendigerweise auf Blattfloren eines anderen Kontinents

übertragen werden können. Dieser Umstand muß in paläoklimatischen Untersuchungen fossiler Blattfloren berücksichtigt werden.

- Aus der blattphysiognomischen Zusammensetzung der europäischen Vegetation ergeben sich keine Hinweise darauf, daß die heutige Vegetation noch nicht im Gleichgewicht mit den heutigen klimatischen Bedingungen ist. Im Hinblick auf die Blattphysiognomie kann die (Gehölz-)Vegetation in Europa daher an die postglazialen klimatischen Verhältnisse als angepaßt betrachtet werden.
- Die spezifischen synphysiognomischen Charakteristika einzelner Blattfloren können analysiert werden und ermöglichen somit die Betrachtung bestimmter Vegetationstypen als „blattphysiognomische Vergesellschaftungen“. Dieses blattphysiognomische Klassenkonzept ermöglicht durch seine potentielle Anwendbarkeit auf rezente und fossile Blattfloren eine ökologische Vegetationsklassifikation von (Paläo-)Floren.
- Die blattphysiognomische Diversität verschiedener Vegetationstypen in Europa zeigt erhebliche Unterschiede: Nördliche Floren sind durch eine relativ homogene blattphysiognomische Zusammensetzung gekennzeichnet, während südliche (mediterrane) Floren eine erhebliche größere blattphysiognomische Diversität erkennen lassen. Es konnte gezeigt werden, daß die blattphysiognomische Diversität der Vegetation nicht von der Arten-Diversität sondern vielmehr vom Ausmaß der Variabilität von Umweltparametern gesteuert wird. Eine hohe „Umwelt-Diversität“ bedingt demnach eine hohe blattphysiognomische Diversität.
- Paläoklimatische Abschätzungen die auf der blattphysiognomischen Zusammensetzung fossiler europäischer Floren beruhen, erzielen auf Basis des europäischen Datensatzes (ELPA) durch die Anwendung eines direkten Ordinationsverfahrens (RDA) in sich konsistente und realistische Ergebnisse. Die Abschätzungen zeigen mit Paläoklimawerten der Koexistenz-Methode und Abschätzungen anderer, früherer Bearbeiter insgesamt gute Übereinstimmungen.

Die zusammengestellten Daten und Ergebnisse dieser Studie umfassen nur einen relativ kleinen Ausschnitt der Vegetation Eurasiens, so daß sich alleine aus dieser Einschränkung heraus eine Vielzahl ungelöster Probleme und Fragen ergeben. Für zukünftige Untersuchungen, die das heutige Verständnis des Zusammenhangs von Umwelt und Blattphysiognomie erweitern, sollen hier einige Ansätze exemplarisch genannt werden:

(1) Für ein tiefergehendes Verständnis der Interaktion von Umwelt und Blattphysiognomie ist die räumliche Erweiterung des bestehenden Rasterdatensatzes in zweierlei Hinsicht notwendig:

Zum einen sind in der hier vorliegenden Version des Datensatzes vegetationshistorisch wichtige Gebiete wie z.B. die Kaukasus-Region und die Kanaren nicht im blattphysiognomischen Merkmalsraum enthalten. Die Vegetation dieser Regionen zeigt in taxonomischer – und damit auch in blattphysiognomischer – Hinsicht, z.T. große Ähnlichkeiten mit der Vegetation des europäischen Tertiärs. Daher ist es sinnvoll, vor allem im Hinblick auf weitere Abschätzungen von Paläoumweltverhältnissen, diese Gebiete in nachfolgende Untersuchungen mit einzubeziehen.

Zum anderen ist eine Erweiterung des klimatischen Merkmalraums notwendig, um auch hier bisher nicht realisierte, warm-humide Klimate in die Untersuchungen einzuschließen.

(2) In die Untersuchung sollten weitere, für Pflanzen relevante, Umweltparameter wie z.B. Bodeneigenschaften einbezogen werden, um den Merkmalsraum der Umweltparameter sinnvoll zu erweitern. So können z.B. hohe Jahresniederschläge von der vorhandenen Vegetation nicht ausreichend genutzt werden, wenn sich der Standort durch eine geringe Tiefgründigkeit der Böden auszeichnet. Daher sollten in künftigen (pal-)ökologischen Untersuchungen eher Wasserbilanzen einer Region berücksichtigt werden anstatt einzelner – für Pflanzen weniger relevante – Niederschlagsparameter. Die Suche nach ökologisch relevanten Parameterkombinationen und deren Beziehung zur Blattphysiognomie wird eine Hauptaufgabe sein, um ein besseres Verständnis der Evolution von Vegetationsstrukturen zu erlangen.

(3) Die Entwicklung computergestützter Mustererkennungsverfahren zur Beurteilung blattphysiognomischer Merkmale könnte die bisherige – zum Teil sehr subjektive Beurteilungsmethode – standardisieren und eine einfachere Anwendung, auch auf fossile, Blattfloren ermöglichen.



7. Danksagung

Zunächst muß ich mich bei meinem Betreuer VOLKER MOSBRUGGER für die unkomplizierte Vergabe dieses Promotionsthemas bedanken. Für mich als Ex-Freiburger kam das Zusammentreffen relativ unerwartet zustande, da die einzige Verbindung, die ich bis dahin zu diesem Namen hatte, sich auf die Aufschrift: „V. Mosbrugger“ eines alten, staubigen Pappkartons (mit Fossilien gefüllt) im Gartenhäusle beschränkte. Jahre später sollte dieser Karton bzw. die Aufschrift noch bedeutend für mich werden. Auch jetzt, gegen Ende der Arbeit, kann ich mich nicht über die Wahl des Themas beklagen, was einige, der Blattphysiognomie nicht allzu aufgeschlossene Mitarbeiter der Arbeitsgruppe wohl nicht nachvollziehen können.

Außerdem möchte ich mich bedanken bei STEFAN KLOTZ für das Schreiben der unzähligen „Excel-Programme“ ohne die, die Arbeit in dieser Form nicht möglich gewesen wäre; bei DIETER UHL für die allgemeine Unterstützung bei blattphysiognomischen Problemfällen; bei ARNE MICHEELS für die Konvertierung zahlreicher Rasterdaten; bei ANGELA BRUCH für die Hilfe bei den Berechnungen mit dem Coexistenz-Ansatz; bei WILFRIED KONRAD die allgemeine Hilfe und umfangreiche Vitaminversorgung im Laufe dieser Arbeit.

Des weiteren bedanke ich folgenden externen Helfern, die an dieser Arbeit mitgewirkt haben: MARTIN REITH (Uni Freiburg) für das sichere Auffinden der wunden Punkte in dieser Arbeit; MICHAEL NOBIS (WSL, Birmensdorf) für die Unterstützung bei den Ordinationstechniken sowie der Durchdringung der knochentrockenen Theorie; LAURA STRICKLAND und BOB THOMPSON (USGS, Denver) für tiefere Einblicke hinter die Kulissen von CLAMP und viele Diskussionen über Blattphysiognomie; JEAN-PIERRE BERGER (Uni Fribourg) für die „Organisation“ und Betreuung rund um die Flora von Monod-Rivaz; M. BAUD und ROBIN MARCHANT (Musée Cantonal de Géologie, Lausanne) für die zur Verfügung gestellte Flora von Monod-Rivaz; BOGLARKA ERDEI (Natural History Museum, Budapest) für die Hilfe bei der blattphysiognomischen Charakterisierung der Flora von Kővágó-öldal.

Zu guter Letzt danke ich meinen Eltern und meiner Schwester für Unterstützung im allgemeinen und die Hundebetreuung im speziellen.

8. Literatur

- AGUSTI J., ROOK L. & ANDREWS P.** (eds.) (1999): The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe. Hominid evolution and climatic change in Europe. Vol. 1. – Cambridge University Press; Cambridge: 512 S.
- ANDREÁNSZKY G.** (1959): Die Flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. – Akadémiai Kiadó; Budapest: 360 S.
- AXELROD D. & BAILEY H.P.** (1969): Paleotemperature analysis of Tertiary floras. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 6: 163-195.
- BAILEY I.W. & SINNOTT E.W.** (1915): A botanical index of cretaceous and tertiary climates. – *Science* 41: 831-834.
- BAILEY I.W. & SINNOTT E.W.** (1916): The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. – *American Journal of Botany* 3: 24-39.
- BAILEY R.G.** (1998): *Ecoregions: the ecosystem geography of the oceans and continents*. –Springer Verlag; New York, Heidelberg: 176 S.
- BARKMAN J.J.** (1979): The investigation of vegetation texture and structure. – In: WERGER M.J.A (ed.): *The study of vegetation*: Junk; The Hague: 123-160.
- BERGER J.P.** (1989): Paläoökologie und Paläoklimatologie einiger oligozäner Floren der westschweizerischen subalpinen Molasse. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 109: 207-228.
- BERGER J.P.** (1990): Le role des environnements de depot pour les reconstructions climatiques: Les Gisements a vegetaux de la molasse grise de Lausanne (Miocene Inferieur, Suisse Occidentale). – *Paléobiologie continentale, Montpellier* 17: 345-353.
- BERGER J.P.** (1994): *Paleoontologie de la Molasse de Suisse Occidentale*. –Manuscrit d'habilitation; Université de Fribourg: 403 S.
- BERGER J.P.** (1998): "Rochette" (Upper Oligocene, Swiss Molasse): A strange example of a fossil assemblage. – *Review of Palaeobotany and Palynology* 101: 95-110.
- BERGGREN W.A., KENT D.V., SWISHER C.C. & AUBRY M.P.** (1995): A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. – *SEPM (Society of Sedimentary Geology), Special Publication* 54: 129-212.
- BEWS J.W.** (1927): Studies in the ecological evolution of the Angiosperms. – *The New Phytologist* 26 (1): 6 Chapters.
- BIRKS H.J.B.** (1990): Changes in vegetation and climate during the Holocene of Europe. – In: BOER M.M., DE GROOT R.S., (eds.) *Landscape-Ecological impact of climate change*. IOS Press; Amsterdam, Washington, Tokyo: 133-158.
- BOULTER M. & KVAČEK Z.** (1989): Brito-Arctic igneous Province, its palaeofloristic and palaeoclimatic characteristics in the Late Palaeocene. – Abstr. IGCP-Project, No. 216, Palaeofloristic and Palaeoclimatic changes. Prague, Aug. 28th - Sept. 2nd: 2.

- BOX E. O.** (1981): Macroclimate and plant forms: An introduction to predictive modeling in phytogeography. – In: *Tasks for vegetation sciences* 1, LIETH, H. (ed.); Junk Publishers; The Hague, Boston, London: 258 S.
- BOYD A.** (1994): Some limitations in using leaf physiognomic data as a precise method for determining paleoclimates with an example from the Late Cretaceous Pautût Flora of West Greenland. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112: 261-278.
- BRAUN-BLANQUET J.** (1928): *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. – Springer; Berlin: 330 S.
- BRAUN-BLANQUET J.** (1932): *Plant Sociology, the Study of Plant communities*. – Transl. by FULLER G.D. & CONARD H.S.; Mc Graw-Hill; New-York: 439 S.
- BURNHAM R.J., PITMAN N.C.A., JOHNSON K.R. & WILF P.** (2001): Habitat-related error in estimating temperatures from leaf margins in a humid tropical forest. – *American Journal of Botany* 88 (6): 1096-1102.
- CHALONER W.G. & CREBER G.T.** (1990): Do fossil plants give a climatic signal? – *Journal of the Geological Society* 147: 343-350.
- CLAUSEN J.** (1951): *Stages in the evolution of plant species*. – Cornell University Press; Ithaca: 206 S.
- CLEMENTS F.E.** (1905): *Research Methods in Ecology*. – University Publishing Company; Lincoln, Nebraska: 334 S.
- CLEMENTS F.E.** (1928): *Plant succession and indicators: A definitive edition of plant succession and plant indicators*. – Wilson; New-York: 453 S.
- CSONTOS L.** (1995): Tertiary tectonic evolution of the Intra-Carpathian area: a review. – *Acta Vulcanologica* 7 (2): 1-13.
- DAVIS M.B.** (1984): Climatic instability, time lags and community disequilibrium. – In: DIAMOND J. & CASE T.J. (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row; New York: 269-284.
- DIERSCHKE H.** (1994): *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. – Ulmer; Stuttgart: 683 S.
- DILCHER D.L.** (1974): Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. – *The Botanical Review* 40 (1): 1-157.
- DOLPH G.E. & DILCHER D.L.** (1979): Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. – *Palaeontographica* 170 Abteilung B: 151-172.
- DOLPH G.E. & DILCHER D.L.** (1980): Variation in leaf size with respect to climate in the tropics of the western hemisphere. – *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 154-162.
- DRUDE O.** (1896): *Deutschlands Pflanzengeographie*. 1. Teil; – Engelhorn; Stuttgart: 502 S.
- DU RIETZ G.E.** (1931): Life forms of terrestrial flowering plants. – *Acta phytogeographica Suecica* 3: 1-95.
- DU RIETZ G.E.** (1932): Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. – *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden* 11, 5: 293-480.
- ELLENBERG H.** (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. – Ulmer; Stuttgart: 1095 S.
- ELLENBERG H. & MUELLER-DOMBOIS D.** (1967): Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. – *Berichte des Geobotanischen Institutes ETH Zürich, Stiftung Rübél, Zürich*; 1965/6, 37: 21-55.

- ERDEI B. & HIR J.** (2002): Vegetation and climate reconstruction of Sarmatian (Middle Miocene) sites from NE and W Hungary. – *Acta Universitatis Carolinae Geologica*, 46 (4): 75-84.
- ETTINGSHAUSEN C. VON** (1853): Beitrag zur Kenntniss der fossilen Flora von Tokay. – *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Math.- naturwiss. Classe* 11: 1-40.
- FLIERVOET L.** (1984): *Canopy structure of Dutch grasslands*. – Proefschrift Univiteit Utrecht; Nijmegen: 256 S.
- GAMS H.** (1918): Prinzipienfrage der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur Begriffserklärung und Methodik der Biocoenologie. – *Vierteljahrsschrift Naturforschende Gesellschaft Zürich* 63: 293-493.
- GAUCH H.G. JR.** (1982): *Multivariate analysis and community structure*. – Cambridge University Press; Cambridge: 298 S.
- GAUDIN C. & DELAHARPE P.** (1856): Flore fossile des environs de Lausanne. 1 et 2. – *Bulletin Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, Vol. IV (1853-55): 347-365, 422-436.
- GIVNISH T.** (1975): The contribution of seasonality to plant diversity. – In: DOBBEN W.H. & LOWE-MCCONNEL R.H. (eds.) *Unifying concepts in ecology*; Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology, cited by MAY, R.M.; Junk Publishers; The Hague: 166-167.
- GIVNISH T.** (1976): *Leaf form in relation to environment: A theoretical study*. – Ph.D. thesis, Princeton Univ.: 467 S.
- GIVNISH T.** (1979): On the adaptive significance of leaf form. – In: SOLBRIG O.T. et al. (eds.): *Topics in plant population biology*. Columbia University Press; New York: 375-407.
- GODET J.D.** (1986): *Gehölzfürer: Bäume und Sträucher*. – Arboris-Verlag; Hinterkappelen-Bern: 216 S.
- GÖTZ E.** (1975): *Die Gehölze der Mittelmeerländer*. – Ulmer Verlag; Stuttgart: 114 S.
- GLOBE NOAA**: The Global Land One-km Base Elevation (GLOBE) Project, NOAA National Data Centers, Colorado USA.
- GREENWOOD D.R. & WING S.L.** (1995): Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. – *Geology* 23 (11): 1044-1048.
- GREGOR H.J.** (1982): *Die jungtertiären Floren Südwestdeutschlands*. – Enke Verlag; Stuttgart: 278 S.
- GREGOR H.J. & HANTKE R.** (1980): Revision der fossilen Leguminosengattung *Podogonium* HEER (= *Gleditsia* LINNÉ) aus dem europäischen Jungtertiär. – *Feddes Repertorium* 91 (3): 151-182.
- GREGORY-WODZICKI K.M.** (2000): Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. – *Paleobiology* 26 (4): 668-688.
- GREGORY K.M. & MACINTOSH W.C.** (1996): Paleoclimate and paleoelevation of the oligocene pitch-pinnacle flora, Sawatch Range, Colorado. – *Geological Society of America Bulletin* 108: 545-561.
- GRISEBACH A.** (1872): *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen*. 2 Bände; – Verlag Engelmann; Leipzig: 603 & 693 S.
- HAEUPLER H.** (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. - Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff. – *Dissertationes Botanicae* 65: 1-268.

- HAGEMANN S., BOTZET M., DÜMENIL, L. & MACHENHAUER, B.** (1999): Derivation of global GCM boundary conditions from 1 Km land use satellite data. – *Report 289*, Max-Planck-Institut für Meteorologie, Hamburg: 34 S.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. & TOMLINSON P.B.** (1978): *Tropical trees and forests*. – Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New-York: 441S.
- HANTKE R.** (1954): Die fossile Flora der obermiocänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg. – *Denkschriften Schweizer Naturforschenden Gesellschaft* 80 (2): 119 S.
- HANTKE R.** (1980): Die obere Süßwassermolasse der Schweiz, ihr Paläorelief und ihre stratigraphische Fortsetzung in die Vogesen-Schüttung. – *Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich* 125/4: 365-374.
- HANTKE R.** (1982): Floreninhalt, biostratigraphische Gliederung und Paläoklima der mittelmiozänen Oberen Süßwassermolasse (OSM) der Schweiz und ihrer nördlichen Nachbargebiete. – *Günzburger Hefte* 11, Weissenhorn: 47-53.
- HEER O.** (1855, 1856, 1859): *Flora Tertiaria Helvetiae* I, II, III. – Verlag Wurster & Co.; Winterthur: 116, 110, 378 S.
- HEER O.** (1865): *Die Urwelt der Schweiz*. – Verlag Friedrich Schultheß; Zürich: 622 S.
- HEER O.** (1868): *Flora fossilis arctica*. Band 1. Die fossile Flora der Polarländer enthaltend die in Nordgrönland, auf der Melville-Insel, im Banksland, am Mackenzie, in Island und Spitzbergen entdeckten fossilen Pflanzen. – Zürich: 192 S.
- HERMAN A.B. & SPICER R.A.** (1997): New quantitative palaeoclimate data for the late Cretaceous Arctic: evidence for a warm polar ocean. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 127: 227-251.
- HICKEY L.J.** (1973): Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. – *American Journal of Botany* 60 (1): 17-33.
- HICKEY L.J.** (1977): Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (Early Tertiary) of western North Dakota. – *GSA Memior* 150: 181 S.
- HOFMANN F.** (1951): Zur Stratigraphie und Tektonik des St. gallisch-thurgauischen Miozäns und zur Bodenseegeologie. – *Inaug. Diss. Universität Zürich*; St. Gallen: 88 S.
- HOLDRIDGE L.R.** (1967): *Life zone ecology*. – Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica: 206 S.
- HOWARD R.A.** (1969): The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 8. studies of stem growth and form and of leaf structure. – *Journal of the Arnold Arboretum* 50: 225-262.
- HUMBOLDT A. VON** (1806): *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse*. (Reprint 1957). – Akad. Verlagsgesellschaft; Leipzig: 19 S.
- JACOBS B.F.** (1999): Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 145: 231-250.
- JACOBS B.F. & DEINO A.L.** (1996): Test of climate-leaf physiognomy regression models, their application to two Miocene floras from Kenya, and $^{40}\text{Ar} / ^{39}\text{Ar}$ dating of the Late Miocene Kapturo site. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 123: 259-271.
- JALAS J. & SUOMINEN J.** (1972-1999): *Atlas Florae Europaeae (AFE)*. Vol. 1-12. – Botanical Museum of the Finnish Museum of Natural History; Helsinki.

8. Literatur

- JONGMAN R.H.G., TER BRAAK C.J.F. & VAN TONGEREN O.F.R.** (1995): *Data analysis in community and landscape ecology*. – Cambridge University Press; Cambridge: 299 S.
- JORDAN G.J.** (1997): Uncertainty in palaeoclimatic reconstructions based on leaf physiognomy. – *Australian Journal of Botany* 45: 527-547.
- JURKO A.** (1983): Ecomorphological survey of the leaf characteristics in selected Central European plant communities. – *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 18: 287-300, Praha.
- KLOTZ S.** (1999): Neue Methoden der Klimarekonstruktion - angewendet auf quartäre Pollensequenzen der französischen Alpen. – *Tübinger Mikropaläontologische Mitteilungen* 21: 169 S.
- KÖPPEN, W.** (1931): Grundriß der Klimakunde. – 2. Aufl., Berlin u. Leipzig: 388 S.
- KOVÁTS G. VON** (1856): Fossile Flora von Erdöbénye. – *Arbeiten der geologischen Gesellschaft für Ungarn* 1: 1-37.
- KOWALSKI E.A.** (2002): Mean annual temperature estimation based on leaf morphology: a test from tropical South America. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 188: 141-165.
- KRÜSSMANN G.** (1976, 1977, 1978): *Handbuch der Laubgehölze*. Volume I-III, – Verlag Paul Parey; Berlin, Hamburg: 486, 466, 496 S.
- KVACEK Z., MANUM S.B. & BOULTER M.C.** (1994): Angiosperms from the Palaeogene of Spitsbergen, including an unfinished work by A.G. NATHORST. – *Palaeontographica Abt. B*, 232: 103-128.
- KVACEK Z., VELITZELOS D. & VELITZELOS E.** (2002): *Late Miocene Flora of Vegora, Macedonia N. Greece*. – University of Athens; Athens: 175 S.
- LANG G.** (1994): *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. – Fischer Verlag; Jena: 462 S.
- LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP** (1999): *Manual of Leaf Architecture*. – Smithsonian Institution; Washington D.C.: 65 S.
- LIPPOLT H.J., GENTNER W. & WIMMENAUER W.** (1963): Altersbestimmungen nach der Kalium-Argon-Methode an tertiären Eruptivgesteinen Südwestdeutschlands. – *Jahreshefte Geologisches Landesamt Baden-Württemberg* 6: 507-538.
- LIETH H.** (1972): Modelling the primary productivity of the earth. – *Nature and resources* 8 (2). Paris: UNESCO, 5-10.
- MAID.** (1995): *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas*. – Fischer Verlag; Jena, Stuttgart, New-York: 691 S.
- MANZE U.** (1968): Die Nervaturdichte der Blätter als Hilfsmittel der Paläoklimatologie. – *Sonderveröffentlichung Geologisches Institut Universität Köln* 14: 1-103.
- MAY R.M.** (1975): Stability in ecosystems: some comments. – In: *Unifying concepts in ecology*; Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology; Junk Publishers; The Hague: 161-168.
- MEUSEL H. & JÄGER E.** (1965, 1978, 1992): *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Band I, II, III. Kartenband. – Fischer Verlag; Jena: 688 S.
- MOSBRUGGER V. & UTESCHER T.** (1997): The coexistence approach - a method for quantitative reconstructions of tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 134: 61-86.

- MOONEY H.A. & DUNN E.L.** (1970): Convergent evolution in mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. – *Evolution* 24: 292-303.
- NEUMANN A.** (1981): Die mitteleuropäischen Salix-Arten. – *Mitteilungen der Forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien* 134: 152 S.
- NEW M., HULME M. & JONES P.** (1999): Representing 20th century space-time climate variability. Part I: Development of a 1961-1990 mean monthly terrestrial climatology. – *Journal of Climate* 12: 829-856.
- NÖTZOLD T.** (1957): Miozäne Pflanzenreste von der Schrotzburg am Bodensee. – *Berichte Naturforschende Gesellschaft Freiburg i. Br.* 47 (1): 71-102.
- PARKHURST D. & LOUCKS O.** (1972): Optimal leaf size in relation to environment. – *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- POPOV S.V., AKHEMTIEV M.A., ZAPOROZHETS N.I., VORONINA A.A. & STOLYAROV A.S.** (1993): Evolution of Eastern Paratethys in the late Eocene-early Miocene. – *Stratigraphy and Geological Correlation* 1: 572-600.
- PRENTICE C., CRAMER W., HARRISON S.P., LEE MANS R., MONSERUD R.A. & SOLOMON A.M.** (1992): A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. – *Journal of Biogeography* 19: 117-134.
- RAUNKIAER C.** (1907): *Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien*. – Kjöbenhavn, Kristiania.
- RAUNKIAER C.** (1934): *The life forms of plants and statistical plant geography*. – Clarendon Press; Oxford: 632 S.
- RITCHIE J.C.** (1986): Climate change and vegetation response. – *Vegetatio* 67: 65-74.
- RÖGL F.** (1996): Migration pathways between Africa and Eurasia. Oligocene-Miocene palaeogeography. – *Europal* 10: 23-26.
- RÖGL F.** (1998): Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 99A.
- SCHIMPER, A.F.W.** (1898): *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*. – Fischer Verlag; Jena: 876 S.
- SCHIMPER, A.F.W. & FABER F.C. VON** (1935): *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*. 2 Vol. – Fischer Verlag; Jena: 588 & 1612 S.
- SCHMUCKER T.** (1942): *La distribution des espèces arborescentes de la zone septentrionale tempérée*. – Centre International de Sylviculture; Berlin: 156 S.
- SCHREINER A.** (1992): Geologische Karte Baden-Württemberg 1:50.000; Erläuterungen zu Blatt Hegau und westlicher Bodensee. – Geologisches Landesamt Baden-Württemberg, Freiburg: 290 S.
- SCHWARZBACH M.** (1993): *Das Klima der Vorzeit*. – Enke Verlag; Stuttgart: 380 S.
- SHREVE F.** (1936): The transition from the desert to chaparral in Baja California. – *Madrono* 3: 257-264.
- STRASBURGER E.** (1998): *Lehrbuch der Botanik*. 34. Aufl. – Fischer Verlag; Stuttgart, New-York: 1003 S.

8. Literatur

- STUR D.** (1867): Beiträge zur Kenntniss der Flora der Süßwasserquarze der Congerien- und Cerithien-Schichten im Wiener und Ungarischen Becken. – *Jahrb. Geol. Landesanst.* 17: 77-208.
- TER BRAAK C.J.F. & SMILAUER P.** (1998): *CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for windows*. – Centre for Biometry; Wageningen: 351 S.
- TINNER W. & LOTTER A.F.** (2001): Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. – *Geology* 29 (6): 551-554.
- TURNER I.M.** (1994): Sclerophylly: primarily protective? – *Functional Ecology* 8: 669-675.
- TÜXEN R.** (1970): Pflanzensoziologie als synthetische Wissenschaft. – In: VENEMA H.J., DOING H. & ZONNEVELD I.S. (eds.) *Vegetatiekunde als synthetische wetenschap*; Misc. Pap. Landbouwhogeschool Wageningen 5: 141-159.
- UHL D.** (1999): *Leaf venation density as a climatic and environmental proxy: implications for palaeoclimatology*. – Dissertation Universität Tübingen; Tübingen: 122 S.
- UTESCHER T., MOSBRUGGER V. & ASHRAF A.R.** (2000): Terrestrial climate evolution in Northwest Germany over the last 25 million years. – *Palaios* 15: 430-449.
- VARESCHI V.** (1980): *Vegetationsökologie der Tropen*. – Ulmer Verlag; Stuttgart: 294 S.
- WARMING E.** (1896): *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. – Bornträger; Berlin: 412 S.
- WEBB L.J.** (1959): A physiognomic classification of Australian rain forest. – *Journal of Ecology* 47: 551-570.
- WHITTAKER R.H.** (1975): *Communities and Ecosystems*. 2nd ed., Macmillan Publ. Co.; New York: 387 S.
- WHITTAKER R.H.** (1978): *Classification of plant communities*. WHITTAKER R.H. (ed.) – Junk Publishers; The Hague, Boston: 408 S.
- WIEMANN M.C., MANCHESTER S.R., DILCHER D.L., HINOJOSA L.F. & WHEELER E.A.** (1998): Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. – *American Journal of Botany* 85 (12): 1796-1802.
- WILF P.** (1997): When leaf leaves are good thermometers? A new case for leaf margin analysis. – *Paleobiology* 23: 373-390.
- WILF P., WING S.L., GREENWOOD D.R. & GREENWOOD C.L.** (1998): Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example. – *Geology* 26 (3): 203-206.
- WING S.L. & GREENWOOD D.R.** (1993): Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the eocene. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 341: 243-252.
- WOLFE J.A.** (1969): Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. – *U.S. Geological Survey Open-file Rept.*: 114 S.
- WOLFE J.A.** (1971): Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 9: 27-57.
- WOLFE J.A.** (1979): Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the northern hemisphere and Australasia. – *U.S. Geological Survey Professional Paper* 1106: 27 S.
- WOLFE J.A.** (1993): A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. – *U.S. Geological Survey Bulletin* 2040: 71 S.

-
- WOLFE J.A.** (1994 a): Tertiary climatic changes at middle latitudes of western North America. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 108: 195-205.
- WOLFE J.A.** (1994 b): An analysis of Neogene climates in Beringia. – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 108: 207-216.
- WOLFE J.A.** (1995): Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. – *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 23: 119-142.
- WOLFE J.A.** (2001): Using leaves for paleoclimatic estimates. (see cited website) – *PaleoBios, volume 21, supplement 2, University of California Museum of Paleontology*: S. 135.
- WÜRTEMBERGER O.** (1906): Die Tertiärflora des Kantons Thurgau. – *Sonderdruck aus Heft XVII der Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft*; Huber & Co.; Frauenfeld: 44 S.

Der in dieser Studie erstellte ELPA-Kalibrationsdatensatz ist in elektronischer Form in der Datenbank PANGAEA unter dem Link: <http://www.pangaea.de/PangaVista?query=@ELPA> mit den folgenden drei Datensätzen verfügbar:

- TRAIER C. & MOSBRUGGER V.** (2004): ELPA (European Leaf Physiognomic Approach): Leaf physiognomic character scores of 108 European hardwoods. – *PANGAEA*: doi: 10.1594/PANGAEA.218162.
- TRAIER C. & MOSBRUGGER V.** (2004): ELPA (European Leaf Physiognomic Approach): Grid data set of the leaf physiognomic composition of the extant European hardwood vegetation. – *PANGAEA*: doi: 10.1594/PANGAEA.218109.
- TRAIER C. & MOSBRUGGER V.** (2004): ELPA (European Leaf Physiognomic Approach): Grid data set of environmental and ecological parameters. – *PANGAEA*: doi: 10.1594/PANGAEA.218187.

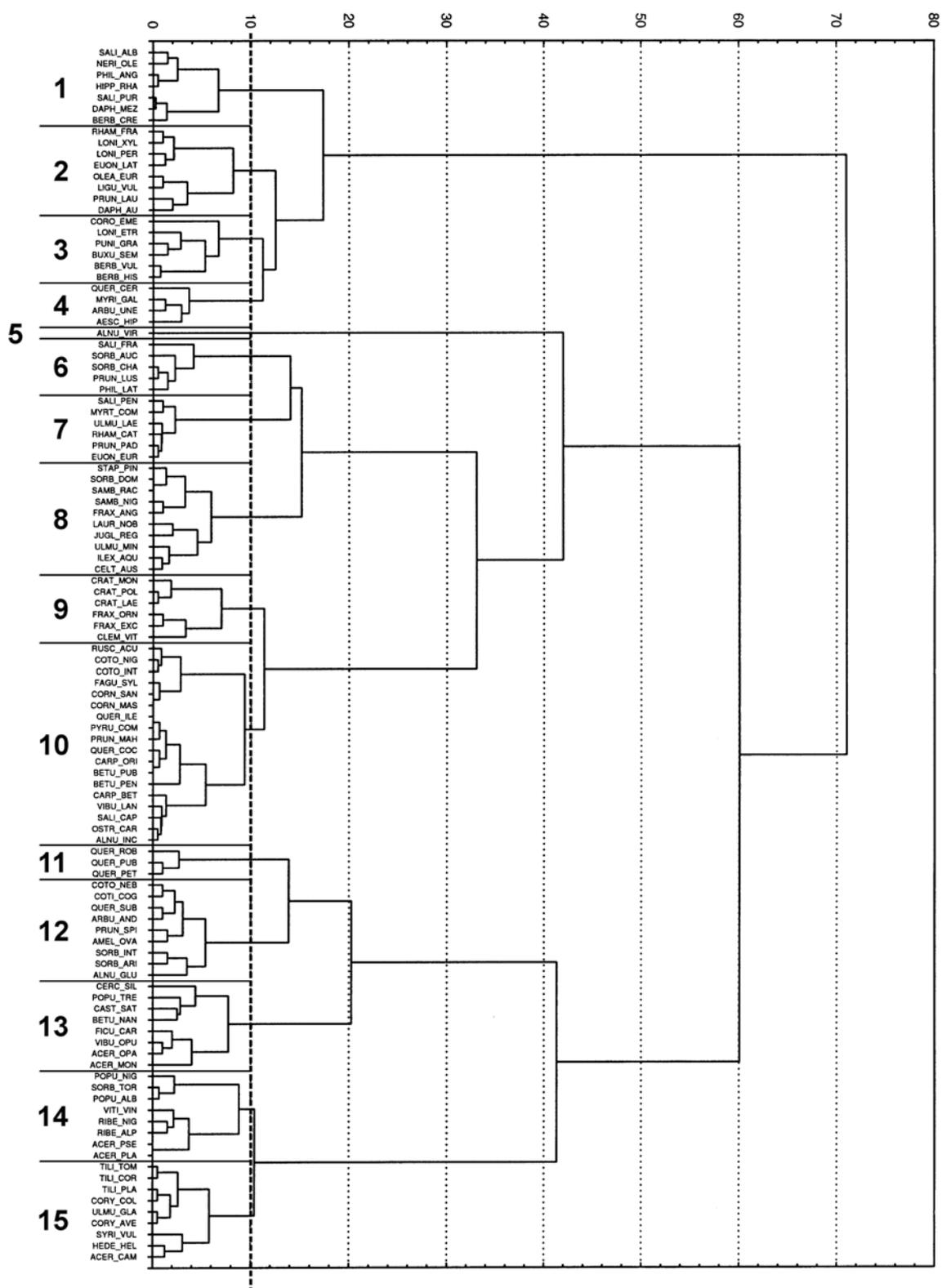


Abbildung 110-1:

Dendrogramm von 15 physiognomischen Blättypen geclustert anhand von Blattmerkmalsausprägungen der 108 untersuchten Laubgehölze; die Struktur der Ausgangsdaten entspricht Matrix A in Abbildung 14-1; die Einzel-Cluster wurden bei einem Distanzmaßwert von $D < 10$ zu insgesamt 15 Cluster-Gruppen zusammengefaßt.

Tabelle 111-1:

Liste der fossilen Taxa von Monod-Rivaz; in der 3. Spalte sind die Taxa markiert, die in die blattphysiognomische Analyse einbezogen wurden; in der 4. Spalte sind die „nächsten lebenden Verwandten“ (NLR), die in den Koexistenzansatz einbezogen wurden aufgelistet.

MONOD-RIVAZ				
	fossile Taxa (Heer 1855-59)	fossile Taxa (Berger 1994)	Blattphys.	NLR
1	<i>Acer ruminianum</i>	<i>Acer ruminianum</i>	X	<i>Acer</i>
2	<i>Acer dasycarpoides</i>	<i>Acer tricuspdatum</i>	X	<i>Acer saccharinum</i>
3	<i>Betula brongniarti</i>	<i>Alnus gaudini</i>		<i>Alnus nitida</i>
4	<i>Rhamnus gaudini</i>	<i>Alnus gaudini</i>	X	<i>Alnus nitida</i>
5	<i>Rhamnus inaequalis</i>	<i>Alnus gaudini</i>		<i>Alnus nitida</i>
6	<i>Rhamnus rectinervis</i>	<i>Alnus gaudini</i>		<i>Alnus nitida</i>
7	<i>Alnus nostratum</i>	<i>Alnus nostratum</i>	X	<i>Alnus</i>
8	<i>Quercus mureti</i>	<i>Alnus nostratum</i>		<i>Alnus</i>
9	<i>Quercus valdensis</i>	<i>Alnus nostratum</i>		<i>Alnus</i>
10	<i>Cornus rhamnifolia</i>	<i>Berchemia multinervis</i>	X	<i>Berchemia</i>
11	<i>Carpinus grandis</i>	<i>Carpinus grandis</i>	X	<i>Carpinus betulus</i>
12	<i>Cinnamomum lanceolatum</i>	<i>Cinnamomum lanceolatum</i>	X	
13	<i>Cinnamomum polymorphum</i>	<i>Cinnamomum sp.</i>		<i>Cinnamomum</i>
14	<i>Cinnamomum spectabile</i>	<i>Cinnamomum sp.</i>	X	
15	<i>Ficus marloti</i>	<i>Dicotilophyllum sp.</i>	X	
16	<i>Juglans bilinica</i>	<i>Juglans bilinica</i>	X	
17	<i>Eucalyptus oceanica</i>	<i>Laurophyllum sp.</i>	X	<i>Lauraceae</i>
18	<i>Laurus primigenia</i>	<i>Laurophyllum sp.</i>	X	<i>Lauraceae</i>
19	<i>Laurus swaszowicziana</i>	<i>Laurophyllum sp.</i>	X	<i>Lauraceae</i>
20	<i>Ficus populina</i>	<i>Populus zaddachii</i>	X	<i>Populus</i> Sekt. <i>Leucoides</i>
21	<i>Palaeolobium sotzkianum</i>	<i>Theaceae, Lauraceae</i>	X	<i>Theaceae</i>
22	<i>Planera ungeri</i>	<i>Zelkova zelkovaefolia</i>	X	<i>Zelkova carpiniifolia, Z. serrata</i>
23	<i>Rhopala aneimiaefolia</i>	? <i>Celtis</i>	X	<i>Celtis</i>
24	<i>Carya heeri</i>	? <i>Myrica, ? Engelhardtia</i>		<i>Myrica, Engelhartia</i>
25	<i>Dryandroides hakaefolia</i>	? <i>Myrica, ? Engelhardtia</i>	X	<i>Myrica, Engelhartia</i>
26	<i>Salix arcinerva</i>	? <i>Salix varians</i>	X	? <i>Salix bonplandiana</i>
27	<i>Celthra helvetica</i>	? <i>Theaceae</i>	X	<i>Theaceae</i>
28	<i>Dalbergia primaeva</i>	? <i>Trigonobalanopsis</i>	X	
29	<i>Rhus brunneri</i>	? <i>Ulmus drepanodonta</i>	X	<i>Ulmus</i>
30	<i>Elaeodendron gaudini</i>	? <i>Vitaceae</i>	X	<i>Ampelopsis</i>
31	<i>Ilex sphenophylla</i>	?	X	
32	<i>Leguminosites sclerophyllus</i>	?	X	
	Summe Taxa		25	16

9. Appendix B

Tabelle 112-1:

Liste der fossilen Taxa der Schrotzburg; in der 2. Spalte sind die Taxa markiert, die in die blattphysiognomische Analyse einbezogen wurden; in der 3. Spalte sind die „nächsten lebenden Verwandten“ (NLR), die in den Koexistenzansatz einbezogen wurden aufgelistet.

SCHROTZBURG			
	fossile Taxa (Hantke 1954, 1980)	Blattphys.	NLR
1	<i>Acer angustilobum</i>	X	<i>Acer trautvetteri</i> , <i>A. pseudoplatanus</i>
2	<i>Acer trilobatum</i>	X	<i>Acer saccharinum</i>
3	<i>Alnus rotunda</i>	X	<i>Alnus</i>
4	<i>Berchemia multinervis</i>	X	<i>Berchemia</i>
5	<i>Castanea atavia</i>	X	<i>Castanea sativa</i>
6	<i>Cinnamomum polymorphum</i>	X	
7	<i>Comptonia oeningensis</i>	X	<i>Comptonia peregrina</i>
8	<i>Cornus graeffii</i>	X	<i>Cornus</i>
9	<i>Crataegus longepetiolata</i>	X	<i>Crateagus</i>
10	<i>Diospyros brachysepala</i>	X	<i>Diospyros virginiana</i>
11	<i>Fagus attenuata</i>	X	<i>Fagus grandifolia</i>
12	<i>Gleditsia lyelliana</i>	X	<i>Gleditsia</i>
13	<i>Juglans acuminata</i>	X	<i>Juglas regia</i>
14	<i>Liquidambar europaea</i>	X	<i>Liquidambar styracifolia</i>
15	<i>Magnolia ?ruminiana</i>	X	<i>Magnolia acuminata</i>
16	<i>Myrica serotina</i>	X	<i>Myrica</i>
17	<i>Persea princeps</i>	X	
18	<i>Phoebe integriuscula</i>	X	<i>Phoebe</i>
19	<i>Platanus aceroides</i>	X	<i>Platanus occidentalis</i>
20	<i>Populus balsamoides</i>	X	<i>Populus balsamifera</i>
21	<i>Populus latior</i>	X	
22	<i>Populus mutabilis</i>	X	<i>Populus euphratica</i>
23	<i>Pterocarya castaneaefolia</i>	X	<i>Pterocarya fraxinifolia</i>
24	<i>Quercus mediterranea</i>	X	<i>Quercus ilex</i> , <i>Q. coccifera</i>
25	<i>Rosa sp.</i>	X	
26	<i>Salix angusta</i>	X	
27	<i>Salix lavateri</i>	X	
28	<i>Sapindus facifolius</i>	X	<i>Sapindus</i>
29	<i>Smilax sagittifera</i>	X	
30	<i>Ulmus longifolia</i>	X	<i>Ulmus americana</i>
31	<i>Zelkova ungeri</i>	X	<i>Zelkova carpinifolia</i> , <i>Z. serrata</i>
Summe Taxa		31	24

Tabelle 113-1:

Liste der fossilen Taxa von Kővágó-oldal; in der 2. Spalte sind die Taxa markiert, die in die blattphysiognomische Analyse einbezogen wurden; in der 3. Spalte sind die „nächsten lebenden Verwandten“ (NLR), die in den Koexistenzansatz einbezogen wurden aufgelistet.

KŐVÁGÓ-OLDAL			
	fossile Taxa (Erdei & Hir 2002)	Blattphys.	NLR
1	<i>Acer sp.</i>		<i>Acer</i>
2	<i>Acer integerrimum</i>	X	<i>Acer cappadocicum</i>
3	<i>Acer tricuspdatum</i>	X	<i>Acer saccharinum</i>
4	<i>Alnus julianaeformis</i>	X	<i>Alnus japonica, A. trabeculosa</i>
5	<i>Ailanthus confucii</i>		<i>Ailanthus altissima</i>
6	<i>Berberis andreanszkyi</i>	X	
7	<i>Betulaceae</i>		<i>Betulaceae</i>
8	<i>Buxus pliocaenica</i>	X	<i>Buxus</i>
9	<i>Carpinus grandis</i>	X	<i>Carpinus betulus</i>
10	<i>Carpinus neilreichii</i>		<i>Carpinus orientalis</i>
11	<i>Carya serraefolia</i>	X	<i>Carya cordiformis</i>
12	<i>Celtis trachytica</i>	X	
13	<i>Dicotylophyllum sp.</i>	X	
14	<i>Diospyros aff. pannonica</i>	X	
15	<i>Diospyros banensis</i>	X	
16	<i>Diospyros brachysepala</i>	X	<i>Diospyros virginiana</i>
17	<i>cf. Diospyros sp.</i>	X	<i>Diospyros</i>
18	<i>Engelhardtia orsbergensis</i>	X	<i>Engelhardtia</i>
19	<i>Fagus haidingeri</i>	X	<i>Fagus longipetiolata, F. lucida</i>
20	<i>Ilex parschlugiana</i>	X	<i>Ilex</i>
21	<i>Lauraceae gen. et sp.</i>	X	
22	<i>Liquidambar europaea</i>	X	<i>Liquidambar styracifolia</i>
23	<i>Parrotia pristina</i>	X	
24	<i>Pistacia lentiscoides</i>	X	
25	<i>Platanus sp.</i>	X	<i>Platanus</i>
26	<i>Podocarpium podocarpum</i>	X	
27	<i>Populus sp.</i>	X	<i>Populus</i>
28	<i>Prunus cf. laurocerasus</i>	X	<i>Prunus laurocerasus</i>
29	<i>Pterocarya paradisiaca</i>	X	<i>Pterocarya fraxinifolia</i>
30	<i>Quercus drymeja</i>	X	<i>Quercus</i>
31	<i>Quercus kubinyi</i>	X	<i>Quercus Sect. Cerris</i>
32	<i>Quercus mediterranea</i>	X	<i>Quercus coccifera, Q. ilex</i>
33	<i>Rhamnaceae gen. et sp.</i>	X	
34	<i>Sapindus falcifolius</i>	X	
35	<i>Taxodiaceae</i>		<i>Taxodiaceae</i>
36	<i>Ulmus braunii</i>	X	<i>Ulmus</i>
37	<i>Zelkova zelkovifolia</i>	X	
38	<i>Zizyphus sp.</i>	X	<i>Zelkova carpinifolia, Z. serrata</i>
39	? <i>Hedera sp.</i>	X	
	Summe Taxa	34	26

Bildungsgang:

von Christopher Traiser

geboren am 26.07.1967 in Darmstadt, Hessen

Schule

1973 – 1977 Grundschule Nieder-Ramstadt

1977 – 1986 Georg-Büchner-Schule, Darmstadt

1986 Schulabschluß: Abitur

Studium

1988 – 1997 Studium der Biologie, Geologie und Meteorologie an der Universität
Freiburg

1997 Hochschulabschluß: Magister Scientiarum

Promotion

1999 – 2004 Anfertigung der Dissertation am Institut und Museum für Geologie
und Paläontologie der Universität Tübingen unter der Leitung von
Prof. Dr. V. Mosbrugger