

Umweltrekonstruktion mit Hilfe der Palynologie

Eine Studie über bisher ungenutzte Potentiale

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften

der Geowissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Tobias Schneck
aus Stuttgart

2006

Tag der mündlichen Prüfung: 2. März 2006

Dekan: Prof. Klaus Nickel, Ph.D.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Volker Mosbrugger

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Jörg Pross

Inhaltsverzeichnis

1 Kurzfassung	1
2 Einleitung	3
2.1 Vegetationsrekonstruktion mit Hilfe der Palynomorphen	4
2.2 Einflussgrößen und Abschätzung des Leaf Area Index	7
2.3 Bestimmung des Leaf Area Index durch die Palynoflora	7
2.4 Validierung der Klimarekonstruktion über den Koexistenzansatz	8
3 Untersuchungsgebiete, Proben, Datensätze	10
3.1 Everglades, Florida, U.S.A.	10
3.1.1 Geologie und Ökologie	10
3.1.2 Florida-Datensatz (FD)	13
3.2 Mobile Delta, Alabama, U.S.A.	15
3.2.1 Geologie, Hydrologie und Ökologie	15
3.2.2 Mobile-Datensatz I, Pollen (MD-I)	18
3.2.3 Mobile-Datensatz II, Sammel- und Messtechnik	20
3.2.4 Mobile-Datensatz II, Pollen (MD-II _P)	21
3.2.5 Mobile-Datensatz II, Pollen (MD-II _{LAI})	23
4 Untersuchungsmethoden	26
4.1 Aufbereitung	26
4.2 Leaf Area Index	27
4.3 Vegetationsanalyse mit Hilfe multivariater Statistik	29
4.3.1 Kanonische Diskriminanzanalyse	29
4.3.2 Clusteranalyse	30
4.3.3 Ordinationsverfahren I: Faktorenanalyse	31
4.3.4 Ordinationsverfahren II: Korrespondenzanalyse, Komponenteanalyse und Redundanzanalyse	32
4.4 Klimaanalyse mit Hilfe des Koexistenz Ansatzes	34
5 Vergleich der Pollenspektren mit der umgebenden Vegetation	37
5.1 Datensatz FD	37
5.2 Datensatz MD-I	46
5.3 Datensatz MD-II, Pollen	49
5.4 Diskussion	66
6 LAI-Verteilung im Mobile Delta und Vergleich des LAI mit der Palynoflora	72
6.1 Verteilung des LAI im Delta	72
6.2 LAI versus Pollenspektren	81
6.3 Diskussion	90
7 Anwendung von ClimStat auf die palynologischen Daten des Mobile Delta	92
7.1 Klimatologische Auswertung durch ClimStat	92
7.2 Diskussion	99
8 Zusammenfassung und Schlussfolgerung	100
9 Danksagung	105
10 Literatur	106
11 Anlagen	116

Verzeichnis der Abbildungen

- Abbildung 2-1: Fragestellungen der Arbeit
- Abbildung 2-2: Indicator species-Ansatz nach Grichuk
- Abbildung 3-1: Das Florida-Plateau
- Abbildung 3-2: Geologische Karte von Florida
- Abbildung 3-3: Untersuchungsgebiet von Riegel (1965)
- Abbildung 3-4: Übersicht über das Mobile Delta
- Abbildung 3-5: Wassereinzugsgebiet des Mobile Delta
- Abbildung 3-6: Geologische Karte von Alabama
- Abbildung 3-7: Das Untersuchungsgebiet im Mobile Delta und die Lage der Stopps des MD-II
- Abbildung 4-1: Definition des LAI
- Abbildung 4-2: Globale LAI-Verteilung
- Abbildung 4-3: LAI2000® der Firma LI-COR™
- Abbildung 4-4: Versuchsaufbau der Feldkampagne MD-II im Mobile Delta
- Abbildung 4-5: Funktionsprinzip der Diskriminanzanalyse
- Abbildung 4-6: Methodik der Clusteranalyse mit vorgeschalteter Korrelationsanalyse
- Abbildung 4-7: Prinzip der Faktorenanalyse am Beispiel des R-Modus
- Abbildung 4-8: Artenverteilung. a: unimodal, b: scheinbar linear
- Abbildung 4-9: Koexistenzansatz: Beispiele aus Datensatz.
- Abbildung 5-1: Streudiagramm aller Gruppen der Diskriminanzanalyse am FD
- Abbildung 5-2: Ergebnis der Clusteranalyse am FD
- Abbildung 5-3: Ergebnis der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix des FD
- Abbildung 5-4: Clusteranalyse an Ergebnissen der verschiedenen Clusteranalysen
- Abbildung 5-5: Ergebnis der DCA am FD
- Abbildung 5-6: Streudiagramm aller Gruppen der Diskriminanzanalyse am MD-I
- Abbildung 5-7: Ergebnis der Clusteranalyse an dem MD-I
- Abbildung 5-8: Ergebnis der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix des MD-I
- Abbildung 5-9: Streudiagramm aller Gruppen der Diskriminanzanalyse an den verschiedenen Datensätzen des MD-II_p
- Abbildung 5-10: Ergebnis der Clusteranalyse an den verschiedenen Datensätzen des MD-II_p
- Abbildung 5-11: Ergebnis der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix verschiedener Datensätze des MD-II_p
- Abbildung 5-12: Screenplot aus der Faktorenanalyse am MD-II_p
- Abbildung 5-13: Screenplot aus der Faktorenanalyse am r_ZMD-II_p
- Abbildung 5-14: Biplot der Probenpunkte des MD-II_p und der Umweltparameter (Vegetation)
- Abbildung 5-15: Scatterdiagramm der Probenpunkte

Abbildung 5-16: Lage der Stopps 10 und 11

Abbildung 5-17: Lage der Stopps 9, 12 und 13

Abbildung 5-18: PCA am $MD-II_{\%P}$

Abbildung 6-1: LAI je Probenpunkt

Abbildung 6-2: Verteilung des LAI je Vegetationseinheit

Abbildung 6-3: LAI-Häufigkeiten

Abbildung 6-4: LAI-Verteilung je Stopp

Abbildung 6-5: Streudiagramme der Diskriminanzanalysen am $MD-II_{LAI}$

Abbildung 6-6: Clusteranalyse aus Abb. 5-10a ergänzt um den LAI

Abbildung 6-7: Multiple Regressionsanalyse für den Datensatz LAI020

Abbildung 6-8: PCA am $MD-II_{\%P}$ mit Vegetationseinheiten als Kovariable

Abbildung 6-9: PCA am $MD-II_{\%P}$. Biplot der Probenpunkte und der Vegetationseinheiten mit verschiedenen Parametern als Kovariable.

Abbildung 6-10: Hypothetisches Modell zur Verteilung des LAI über das Mobile Delta.

Abbildung 6-11: LAI, sortiert nach a) relativem Abstand zur Mitte des Delta, b) relativem Abstand zur Mobile Bay

Abbildung 7-1: Verteilung der durchschnittlichen Jahresmitteltemperatur Alabamas in °C

Abbildung 7-2: ClimStat-Auswertungen: Temperatur

Abbildung 7-3: ClimStat-Auswertungen: Niederschlag

Abbildung 7-4: Anzahl NLR je Probenpunkt

Abbildung 7-5: Temperatur des kältesten Monats für alle in der Analyse verwendeten NLR

Abbildung 8-1: Ablaufskizze für einen neuen kombinierten Methodenansatz

Verzeichnis der Tabellen

- Tabelle 2-1: Auflistung einer Auswahl an Arbeiten der letzten Jahre, die sich mit der Beziehung Palynoflora – Vegetation beschäftigen
- Tabelle 3-1: Verteilung der in dieser Arbeit verwendeten Datenpunkte aus Riegel (1965) auf die Vegetationseinheiten
- Tabelle 3-2: Verteilung auf die Vegetationseinheiten sowohl der 1995 im Mobile Delta gesammelten als auch den dem MD-I zugrunde liegenden Proben
- Tabelle 3-3: Datenpunkte des MD-I
- Tabelle 3-4: Vergleich der prozentualen Verteilung der Proben (MD-II) je Vegetationseinheit mit der prozentualen Verteilung der Vegetation
- Tabelle 3-5: Datenpunkte des MD-II
- Tabelle 4-1: Übersicht über verschiedene Ordinationsmethoden
- Tabelle 4-2: Datensätze und verwendete Methoden im Überblick
- Tabelle 5-1: Faktorenanalyse im R-Modus an FD und rFD.
- Tabelle 5-2: Zusammenfassung der Faktorwerte der Faktorenanalyse im Q-Modus am FD
- Tabelle 5-3: Faktorladungen der Faktorenanalyse im Q-Modus am FD
- Tabelle 5-4: Durchschnittliche absolute Pollensumme je Vegetationseinheit (MD-II_{ap})
- Tabelle 5-5: Signifikanz der Mittelwerte (t-Test)
- Tabelle 5-6: Anzahl Faktorladungen des R-Modus je Vegetationseinheit
- Tabelle 5-7: Faktorladungen im Q-Modus des MD-II_{sp}
- Tabelle 5-8: Pflanzensoziologische Zugehörigkeit der gewichtigen Taxa aus Tab. 5-7
- Tabelle 5-9: Vergleich der Ergebnisse dieser Arbeit mit den Ergebnissen von Willard et al. (2001)
- Tabelle 6-1: Übersicht über die Geländestopps, Probenpunkte, LAI-Werte und geographische Lage
- Tabelle 6-2: Korrelation einzelner Palynomorphen mit dem LAI100 und LAI020
- Tabelle 7-1: Ergebnisse des Koezistenzansatzes aller Probenpunkte mit 49 nearest living relative (NRL)-Taxa der Palaeofloradatenbank.
- Tabelle 7-2: Klimatologische Zusammenfassung je Monat der Jahre 1961-1990 von Mobile, Alabama
- Tabelle 7-3: Ergebnisse des Koezistenzansatzes aller Probenpunkte mit 46 nearest living relative (NRL)-Taxa der Palaeofloradatenbank.
- Tabelle 7-4: Vegetationszugehörigkeit der Taxa, die für die untere Grenze des Koexistenzintervalls der Temperatur des kältesten Monats verantwortlich sind

Verzeichnis der Anlagen

- Anlage 1: Zähldaten FD , entnommen Riegel (1965)
- Anlage 2: Zähldaten $MD-I$
- Anlage 3: Pflanzenarten nach Stout et al. (1982)
- Anlage 4: Beschreibung der Datenpunkte des $MD-II$
- Anlage 5: Zähldaten $MD-II$, Datensatz $MD-II_{\%P}$
- Anlage 6: Zähldaten $MD-II$, Datensatz $MD-II_{aP}$
- Anlage 7: Zähldaten $MD-II$, Datensatz $MD-II_{0-1P}$
- Anlage 8: Zähldaten $MD-II$, Datensatz $zMD-II_{\%P}$
- Anlage 9: Zähldaten $MD-II$, Datensatz $zMD-II_{aP}$
- Anlage 10: Zähldaten $MD-II$, zusätzliche Informationen
- Anlage 11: Rohdaten LAI2000
- Anlage 12: Kalibrierungszertifikate der beiden Lichtsensoren LAI-2050 der Firma LI-COR®
- Anlage 13: Faktorenanalyse, R-Modus, FD
- Anlage 14: Faktorenanalyse, R-Modus, rFD
- Anlage 15: Faktorenanalyse, Q-Modus, FD
- Anlage 16: Faktorenanalyse, R-Modus, $MD-II$
- Anlage 17: Faktorenanalyse, Q-Modus, $MD-II$
- Anlage 18: Faktorenanalyse, R-Modus, $rzMD-II$
- Anlage 19: Klimaparameter der verwendeten NLR

Die Anlagen befinden sich als pdf-Dokumente auf der beiliegenden CD.

Beiliegende Daten-CD: zusätzliche Informationen

Ergebnisse aus SPSS (im html-Format):

- Alle relevanten Clusteranalysen
- Alle relevanten Clusteranalysen an den Ergebnissen der Korrelationsanalysen
- Ergebnisse der Diskriminanzanalysen
- Ergebnisse der Faktorenanalysen
- Ergebnisse der Clusteranalyse an der Tabelle der Clusterzugehörigkeiten (inkl. der Ausgangsdaten)

Ausgangsdaten und Ergebnisse von ClimStat

Abkürzungen der Datensätze

Datensatz Everglades, Florida, Pollen		
FD	Datensatz in Prozent	
rFD	reduzierter Datensatz in Prozent ohne die seltenen Formen, die in weniger als 5% der Proben enthalten sind	
Datensatz Mobile Delta I, Alabama		
MD-I	Datensatz in Prozent	
Datensatz Mobile Delta II, Alabama (MD-II)		
MD-II _P	Datensatz: Pollen	
	MD-II _{%P}	Datensatz in Prozent, Unterscheidung aller Morphotypen
	MD-II _{aP}	Datensatz mit absoluten Palynomorphengehalten pro mg Sediment, Unterscheidung aller Morphotypen
	MD-II _{0-1P}	Anwesend-Abwesend-Datensatz, Unterscheidung aller Morphotypen
	zMD-II _{%P}	Datensatz in Prozent, zusammengefasste Morphotypen
	zMD-II _{aP}	Datensatz mit absoluten Palynomorphengehalten, zusammengefasst Morphotypen
	rzMD-II _{%P}	reduzierter, zusammengefasster Datensatz in Prozent ohne Formen, die in weniger als 5% der Proben enthalten sind
MD-II _{LAI}	Datensatz: LAI	
	LAI100	LAI in ca. 100 cm Höhe
	LAI020	LAI in ca. 20 cm Höhe

Weitere Umweltparameter im MD-II

AbstMeer	Relativer Abstand zur Mobile Bay
AbstMitt	Relativer Abstand zur Mitte des Mobile Delta
Diversit	Diversität der jeweiligen Probe (Anzahl der Morphotypen je Probe im Verhältnis zu der Gesamtzahl der identifizierten Typen)

Abkürzung der Methoden

DA	Diskriminanzanalyse
C _A	Clusteranalyse an Probenpunkten
C _B	Clusteranalyse an dem Ergebnis einer Korrelationsanalyse der Proben
FA	Faktorenanalyse
DCA	Detrended Correspondance Analysis
PCA	Principal Component Analysis
RDA	Redundancy Analysis
CA	Correspondance Analysis
CCA	Canonical Correspondance Analysis

1 Kurzfassung

Seit einiger Zeit beobachtet man die Entwicklung der Klimaerwärmung und deren Auswirkungen auf die Umwelt. Um diese Entwicklung nachvollziehen zu können, ist es wichtig, die natürliche Dynamik eines Ökosystems zu verstehen. Diese Arbeit soll hierzu einen kleinen Beitrag leisten und beschäftigt sich mit den folgenden Fragen:

- 1) Ist es möglich, mit Hilfe der Pollen und Sporen in Oberflächenproben von sehr dynamischen, wasserabhängigen Ökosystemen die direkt umgebende Vegetation kleinräumig aufzulösen?
- 2) Können Verteilungsmuster des Leaf area index (LAI) innerhalb dieser Systeme erkannt werden und decken sich diese mit der Verteilung der Vegetationseinheiten?
- 3) Kann der LAI direkt über die Palynoflora abgeschätzt werden, um Rückschlüsse auf die Nettoprimärproduktion und die Biomasse zu ziehen?
- 4) Stimmt das über die Koexistenz-Methode anhand der Oberflächen-Palynofloren abgeschätzte Klima mit den Beobachtungswerten überein und welche Rückschlüsse lassen sich auf die Daten der zugrunde liegenden Palaeoflora-Database ziehen?

Diese Fragen werden anhand von Untersuchungen im Mobile Delta, Alabama, U.S.A., und den Everglades, Florida, U.S.A., erörtert.

Es wird gezeigt, dass es möglich ist, mit Hilfe multivariater Methoden die Vegetationseinheiten auch in diesen sehr dynamischen Ökosystemen hochauflösend zu rekonstruieren. Auch hat sich herausgestellt, dass nur ein aus mehreren Methoden kombinierter Ansatz geeignet ist, die Auftrennung in Vegetationseinheiten zu optimieren. Deswegen ist eine Methodik erarbeitet worden, die als Grundlage einer Standardmethode dienen kann.

Dieser Untersuchung zur Folge ist der LAI nicht nur von den Vegetationseinheiten abhängig. Geomorphologische Parameter und lokale Gegebenheiten scheinen einen ebenso starken Einfluss zu haben. Auch korreliert der LAI mit der Verteilung der Pollen und Sporen im Boden. Es gelingt jedoch nicht, den LAI mit hinreichender Genauigkeit aus der Palynomorphenverteilung abzuschätzen. Hier besteht weiterer Forschungsbedarf.

Nach dem Ausschluss einiger kritischer Arten wird die Jahresmitteltemperatur im Bereich des Mobile Delta durch den Koexistenz-Ansatz sehr genau ermittelt. Zudem ist anhand der Intervallmittelwerte ein schwacher Abkühlungstrend landeinwärts festzustellen, der mit den Beobachtungswerten übereinstimmt. Es kann aber gezeigt werden, dass der Abkühlungstrend in diesem Fall auf die Methode zurückzuführen ist. Daraus folgt, dass die Mittelwerte nur unter Vorbehalt zu interpretieren sind. Die oberen Intervallgrenzen der Niederschlagswerte fallen jedoch deutlich niedriger als die Beobachtungswerte aus. Dies ist auf zu geringe in der Datenbank vermerkte Obergrenzen zurückzuführen.

1 Summary

Global climatic change and the resulting environment impact have, over the last decade, become one of the most important issues within the scientific community. In order to predict future anthropogenic changes, it is fundamental to understand the natural dynamics of ecosystems. The dissertation presented here, is a contribution to this goal. The main questions of this thesis are thus:

- 1) Can the surrounding vegetation of a heavily water-dependant, dynamic ecosystems be predicted on a small scale?
- 2) Are patterns of Leaf area index (LAI) recognizable within these ecosystems and can they be related to the different types of vegetation?
- 3) Can the palynoflora be used as a proxy for LAI and, thus, to draw conclusions to the netto primary production and standing biomass?
- 4) Is it possible to estimate the climate accurately using the coexistence approach based on palynomorphs from deltaic soil samples and which conclusions can be drawn to the underlying database?

These questions are discussed by means of detailed study in the Mobile Delta, Alabama, U.S.A., and the Everglades, Florida, U.S.A.

The completed research has revealed it is possible to reconstruct different types of vegetation on a small scale within these dynamic ecosystems by a multivariate approach. In order to yield satisfactory results a set of various statistical methods are necessary. Hence, a new methodological flowchart is designed and presented. It is suggested that this novel procedure be adopted as a basis for a new standard method in palynological analysis.

According the findings of this dissertation, the LAI is not constrained by the vegetation type alone. Apparently, geomorphological parameters also play an equally important role in the growth of leaves. Moreover, the LAI correlates with the frequency of the palynomorphs. It is, however, impossible to estimate the amount of the LAI on the basis of the palynoflora alone. More detailed analysis of LAI-distribution and its correlation to palynological data are still needed in this regard.

After exclusion of some problematic species, the mean annual temperature (MAT) within the Mobile Delta is calculated accurately. Based on the average MAT interval, a weak cooling can be observed, which is in accordance with measured climate data. This cooling, however, can be shown to be a methodological artefact. Using the average coexistence-intervals alone can thus lead to misinterpretations of climatic paramters. It could also be demonstrated that the upper boundary for precipitation values in the database is often too low.

2 Einleitung

Der Klimawandel und dessen Auswirkungen auf die Umwelt gewinnt zunehmend an Bedeutung. Mögliche Folgen sind zum Beispiel die durch Starkregen verursachten Überschwemmungen in Mitteleuropa oder die Zunahme der Hurrikane im Südosten der U.S.A. Um die Veränderungen in den Ökosystemen besser vorhersagen zu können, ist es wichtig, die natürliche Dynamik zu kennen. Dazu kann die Paläontologie wichtige Ergebnisse liefern. Deshalb versucht diese Arbeit anhand aktualistischer Untersuchungen Parameter zu finden, die auf den Fossilbeleg übertragen werden können. Im Mittelpunkt der Arbeit steht die Frage, welche Informationen aus der Palynoflora in Bezug auf Umweltparameter gewonnen werden können. Das wird an sehr dynamischen und von Wasser geprägten Ökosystemen untersucht. Als Gebiete wurden das Mobile Delta, Alabama, U.S.A., und die Everglades, Florida, U.S.A., ausgewählt. Ähnliche Fragen werden von Ebner in seiner 2005 fertiggestellten Dissertation erörtert. Im Gegensatz zu dieser Arbeit steht bei Ebner (2005) der Übergang von Offenflächen zu Waldgebieten in der südlichen Mata Atlântica, Brasilien, im Vordergrund. Auch versucht er weitere Parameter mit in die Interpretation der Pollenhäufigkeiten einzubeziehen, ist jedoch an dem Feuchtegehalt im Boden interessiert, der in dieser Arbeit eine untergeordnete Rolle spielt. Wasser stellt in Deltasystemen und den Everglades keinen limitierenden Faktor dar. Die vorliegende Arbeit beinhaltet drei wesentliche Themenkomplexe, die jeweils in einem eigenen Kapitel betrachtet werden. In Kapitel 5 wird untersucht, ob es möglich ist, die umgebende Vegetation zuverlässig aus der Palynoflora zu rekonstruieren. Neben der reinen Vegetationsrekonstruktion durch Pollen und Sporen werden zudem Aussagen über die Verteilung des Leaf area index (LAI) innerhalb des Mobile Delta getroffen (Kap. 6). Über den LAI kann die oberirdische Nettoprimärproduktion (NPP_A) und damit der Biomassenzugewinn abgeschätzt werden (zum Beispiel Jokela et al. 2004; vergleiche Kap. 6.3). Die Rekonstruktion der Biomasse und des daran gekoppelten Kohlenstoff-Kreislaufes nimmt wegen des anthropogen verursachten CO_2 -Anstieges und des damit verbundenen Klimawandels eine immer wichtigere Rolle ein. Deswegen ist das Hauptziel des vierten Assessment Report, herausgegeben von dem Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), die Evaluierung der Stoffkreislaufbilanzen und eine Verkleinerung der Fehlertoleranzen in den Modellen (Kühr 2004). Wenn man ein Verteilungsmuster im Mobile Delta erkennt oder der LAI direkt über die Pollen und Sporen abgeschätzt werden kann, so hat man einen ersten Proxy für die oberirdische Nettoprimärproduktion gefunden, der unabhängig von einem Vergleich mit rezenten Ökosystemen ist (Kap. 2.2 und 6). Als letzter Bereich soll im Kapitel 7 die Palaeoflora-Database anhand des in dieser Arbeit erstellten Datensatzes evaluiert werden. Diese Datenbank der Palaeofloren beinhaltet die nötigen Informationen, um mit Hilfe des Koexistenz-Ansatzes das Klima im Neogen zu rekonstruieren (Mosbrugger & Utescher 1997; Utescher & Mosbrugger 2004).

Landschaft Nordeuropas (Birks 2005b; Bunting et al. 2004; Gaillard et al. 1996; Jackson et al. 1995; Nielsen 2000; Nielsen & Odgaard 2004; Nielsen & Odgaard 2005; Sugita 1994; Sugita et al. 1999; The pollen/landscape calibration network POLLANDCAL, <http://www.geog.ucl.ac.uk/ecrc/pollandcal/>).

Ein Nachteil der oben dargestellten Ansätze ist, dass detaillierte Kenntnisse über die nahe Umgebung benötigt werden, wie zum Beispiel Topographie, Bodenbeschaffenheit und Hauptwindrichtung. Diese Informationen liegen aber nicht immer vor, weshalb die Ergebnisse der oben aufgeführten Studien nur bedingt auf andere Fragestellungen übertragen werden können. Parallel dazu sind die methodischen Erkenntnisse der Numerik und deren Anwendung in der Ökologie auf die Bedürfnisse der Palynologie übertragen worden. Dadurch stehen verschiedene Methoden zur Verfügung, um palynologische Proben in signifikante Gruppen aufzutrennen. Dies ist das primäre Ziel. Die Interpretation der erhaltenen Verteilungsmuster erfolgt erst im nächsten Schritt. Eine Einführung in die Thematik und zu den verschiedenen Methoden kann Birks (1985, 1987), Prentice (1980), ter Braak (1987, 1995), ter Braak & Smilauer (1998) entnommen werden. Inzwischen werden in den Untersuchungen standardmäßig multivariate Methoden verwendet. Eine Übersicht über die bis 1993 erschienenen Veröffentlichungen liefert Birks et al. (1994).

Um fossile Palynofloren rezenten Floren bzw. Ökosystemen zuordnen zu können, besteht die Möglichkeit, zuerst die Abbildung der rezenten Palynoflora in möglichen modernen Analoga zu untersuchen. Dazu werden an diesen modernen Analoga Rezentstudien durchgeführt, die Transferfunktionen der Palynoflora zu den Vegetationseinheiten erstellen. Die Erkenntnisse dieser Studien werden dann auf die fossilen Ökosysteme angewendet. Inzwischen liegen Untersuchungen aus fast allen Gebieten der Erde und zu den unterschiedlichsten Fragestellungen vor (Tab. 2-1). Diese Auflistung stellt nur eine Auswahl an Arbeiten der letzten Jahre dar. Die Angaben „lokal“ und „regional“ bzw. „überregional“ verdeutlichen, wie groß der Abstand zwischen den einzelnen Probenpunkten ist. Je größer Entfernung, desto eher stehen regionale Fragestellungen im Vordergrund. Auf die Arbeit von Willard et al. (2001) wird in Kap. 5.4 genauer eingegangen.

Wie aus Tab. 2-1 deutlich wird, sind Untersuchungen in Feuchtgebieten selten. Mit dieser Arbeit wird die oben aufgeführte Liste um eine Untersuchung in einem subtropischen Sumpfwald aus den südöstlichen Vereinigten Staaten ergänzt. Das Besondere an diesem Gebiet ist nicht nur, dass es als modernes Analogon zu der Niederrheinischen Bucht zur Zeit des Neogen angesehen werden kann (Huhn et al. 1997; Lücke et al. 1999; Teichmüller 1958). Auch die kleinräumig wechselnden Vegetationseinheiten (Stout et al. 1982) und die durch die häufigen Überflutungen und durch die tidalen Effekte bedingte Dynamik sind palynologisch gesehen sehr interessant. Hier stellt sich die Frage, ob die umgebende Vegetation als Signal in der Palynoflora sichtbar ist oder ob es durch die regionalen und überregionalen

Einflüsse überlagert wird. Nach Fall (1987) ist es nicht möglich, in einem alluvialen System die lokale Vegetation zu rekonstruieren. Die Arbeiten von Campbell & Chmura (1994) und Riegel (1965) zeigen jedoch, dass das Signal der umgebenden Vegetation auch in stark wasserbeeinflussten Gebieten erhalten bleibt.

Offenlandschaften				
Naher Osten	Halb-Wüste, Steppe, Wald	B	r	Davies & Fall (2001)
Afrika	Steppe, Halb-Wüste	B	r	El Ghazali & Moore (1998)
Alaska	Tundra	S	r	Oswald et al. (2003)
N-Amerika	Steppe, Wald	B	r, l	Fall (1987)
S-Amerika	Halb-Wüste, Steppe	B	r	Paez et al. (1997)
Mongolei	Halb-Wüste, Steppe	S	(ü)r	Qinghai et al. (2005)
Australien	Halb-Wüste, Steppe	S, P	r	Luly (1997)
Übergang Offenland – Wald				
Europa	Moor, Wald, Management	M	r	Court-Picon et al. (2005)
Europa	Offenland - Wald	P	l	Dambach (1998)
Europa	Offenland - Wald	S	r	Nielsen & Odgaard (2005)
S-Amerika	Offenland - Wald	B, P	l	Ebner (2005)
Waldgesellschaften				
Afrika	Regenwald, Sumpfwälder	B	r	Elenga et al. (2000)
N-Amerika	Wald	S	r	Minckley & Whitlock (2000)
S-Amerika	Wald	B	r	Berrio et al. (2003)
S-Amerika	Regenwald, Sekundärwald	P	r	Behling et al. (1997)
NO-Australien	Regenwald	P	l	Walker & Sun (2000)
Feuchtgebiete				
N-Amerika	Feuchtgebiet	B	r, l	Willard et al. (2001)
S-Amerika	Orinocodelta, Feuchtgebiet	O	r, l	Hofmann (2002)
Großräumige Transekte				
Eurasien (Kaukasus)	Steppe, Wald, subalpines Offenland	S	r	Connor et al. (2004)
M-Amerika	Mangrove - Bergregenwald	B, S	(ü)r	Rodgers III & Horn (1996)
China	einzelne Baumtaxa	B	ü	Yu et al. (2004)
Auckland Island, NZ	Küste, Grasland, Wälder	P, M	r, l	McGlone & Moar (1997)

Tabelle 2-1: Auflistung einer Auswahl an Arbeiten der letzten Jahre, die sich mit der Beziehung Palynoflora – Vegetation beschäftigen. B: Bodenproben, S: Seesedimente, P: Pollenfallen, O: Oberflächenproben, M: Moospolster, ü: überregionale Fragestellung, r: regionale Fragestellung, l: lokale Fragestellung

Ziel dieser Untersuchung ist es, die Ergebnisse auf andere palynologische Projekte im Paläogen und Neogen zu übertragen. Deswegen werden nur dort anwendbare Methoden verwendet. Um diese Untersuchungen mit den Ergebnissen von fossilen Proben zu vergleichen, sind nur Oberflächenproben untersucht worden. Unterschiede zwischen den verschiedenen Probentechniken und deren Auswirkungen auf die Palynoflora können Connor et al. (2004), Ebner (2005), Fall (1992) und Minckley & Whitlock (2000) entnommen werden. Um noch ein anderes, vergleichbares Feuchtgebiet in die Untersuchungen mit einzubeziehen, wurden Teile der Arbeit von Riegel (1965) aus den Everglades, Florida, U.S.A., analog den Daten

aus dem Mobile Delta ausgewertet. Da diese Daten bereits durch Willard et al. (2001) mit ähnlichen Methoden untersucht wurden, sollen die Ergebnisse im Detail verglichen werden (Kap. 5.4). Von Interesse ist hierbei, ob der stärkere tidale Einfluss im Mobile Delta im Vergleich zu den Everglades in der Palynoflora zu erkennen ist.

2.2 Einflussgrößen und Abschätzung des Leaf Area Index

Der Zuwachs an Biomasse in der Vegetationsperiode erfolgt durch die Blätter und die grünen Teile der Pflanzen. Dies entspricht der oberirdischen Nettoprimärproduktion (NPP_A). Die für den Klimawandel in diesem Zusammenhang wichtigste Größe ist das durch die NPP_A gebundene CO_2 . Bei Laubbäumen und Kräutern ist in der Vegetationszeit der Anteil der grünen Stängel und Zweige gegenüber der Blattfläche sehr gering, so dass dieser vernachlässigt werden kann (Dufrene & Breda 1995). Als Maßeinheit der Summe aller Blätter gilt der Leaf area index (LAI; vergleiche Kap. 4.2). Er ist definiert als die halbseitige grüne Blattfläche je Grundfläche. Damit kann aus dem LAI auf die NPP zurückgeschlossen werden. Dies wird durch Fernerkundungsdaten gestützt (Albaugh et al. 1998; Bartelink 1996; Bartelink 1997; Jokela et al. 2004; Sampson & Allen 1999). Gerade in den Tropen und Subtropen ist die Auswirkung von CO_2 auf NPP um einiges ausgeprägter als in den temperaten Zonen (Melillo et al. 1993). Inzwischen werden mit Hilfe von Laser-gestützten Verfahren, LIDAR genannt, der LAI und die Biomasse in hoher Auflösung bestimmt (Lefsky et al. 1999). Auch werden die Erkenntnisse der klassischen Forstwissenschaften mit denen der Fernerkundung kombiniert (Zheng et al. 2004). Eine Übertragung der Ergebnisse auf fossile Ökosysteme ist noch nicht vorgenommen worden. Im Hinblick auf diese Problematik werden in dieser Arbeit punktuell LAI-Messungen durchgeführt (vgl. Kap. 3.2.4, 4.2). Mit diesen Messungen wird überprüft, wie stark der LAI innerhalb einer Vegetationseinheit schwankt und ob außer der Vegetation weitere Einflussgrößen herausgefiltert werden können. Dass die hier verwendete Methodik der punktuellen Erfassung des LAI zu aussagekräftigen Messwerten führt, bestätigen mehrere Arbeiten (Chen & Cihlar 1996; Chen et al. 1997; Cutini et al. 1998; Oplustilova et al. 1995).

2.3 Bestimmung des Leaf Area Index durch die Palynoflora

Im Laufe der Zeit sind mehrere Methoden entwickelt worden, um aus Pollen und Sporen das Klima oder andere Umweltparameter zu rekonstruieren. Bei vielen dieser Methoden wird zunächst eine vergleichbare moderne Vegetation bestimmt. Dazu werden rezente Analoga benötigt, an denen untersucht wird, ob sich die gewünschten Vegetationseinheiten auftrennen lassen (vergleiche Kap. 2.1). Ist dies der Fall, werden die Ergebnisse verwendet, um subrezente und fossile Proben qualitativ und wenn möglich auch quantitativ zu interpretieren (z.B. Behling 2002, Behling 2003 oder Lenz & Riegel 2001 aufbauend auf die Arbeit von Riegel 1965). Wenn einer fossilen Probe eine moderne Vegetation zugeordnet werden kann, geht man davon aus, dass das fossile Ökosystem durch ähnliche Randparameter charakterisiert ist. Diese Überlegung basiert auf der Annahme der nächsten lebenden Verwandten und wurde auf Ökosysteme übertragen. Daraus hat sich die Methode des Biommodells

entwickelt (Gajewski et al. 2002; Prentice et al. 1992; Williams et al. 2000). Im besonderen das Biommodell nach Prentice et al. (1992) wird heutzutage in die Programme der Klimamodellierung integriert. Den einzelnen Biom-Typen werden dabei Durchschnittswerte für Umweltparameter wie dem LAI zugewiesen (Claussen et al. 1994). Bei diesem Modell handelt es sich um eine sehr grobe Aufteilung, die jedoch für die grobgerasterte globale Klimamodellierung ausreicht. Bei dem oben dargestellten Verfahren ist die korrekte Zuordnung eines fossilen Palynospektrums zu einem der definierten Biome entscheidend. Hierbei sind inzwischen mehrere quantitative Verfahren entwickelt worden. Zu nennen sind hier zum Beispiel Guiot (1990) oder Prentice et al. (1996).

Ein ähnlicher Ansatz wie das Biommodell, vergleichbar mit dem Ansatz von Ellenberg (1974) aus der Pflanzensoziologie, ist der „indicator species“-Ansatz (eine Einführung zu diesem Thema ist Birks (1981) zu entnehmen). Eine abgewandelte Methode wurde verwendet, um in Süßwasserökosystemen Parameter wie zum Beispiel pH direkt aus der Palynoflora abzuschätzen (Birks 1991; Birks 1998; Birks 2001; Jones & Birks 2004; Line & Birks 1990; Line et al. 1994). Hierbei werden rezente Vergesellschaftungen hinsichtlich der Anpassung ihrer einzelnen Arten an den pH ausgewertet und auf eine unbekannt fossile Probe angewandt.

Sowohl das Biommodell, als auch der indicator species-Ansatz, können bei der Entwicklung eines Proxies für den LAI nicht oder nur eingeschränkt verwendet werden. Im Fall des Biommodells ist die Auflösung zu gering, da innerhalb eines Bioms die Variabilität des LAI sehr groß ist. Der indicator species-Ansatz kann zu unpräzisen Werten führen, da die prozentualen Anteile der einzelnen Palynomorphentypen nicht mit einfließen. Auch muss je Palynotaxa im Vorfeld ein durchschnittlicher LAI der dazugehörigen Pflanzentaxa ermittelt werden. Die Palynomorphen sollten dagegen als unabhängige Variable angesehen werden, aus denen ein Index extrahiert wird. Dieses Verfahren wird erstmalig entlang eines Transektes von Bremond et al. (2005) angewendet. Allerdings werden nur zwei sehr einfache Marker verwendet. Der eine beschreibt das Verhältnis der Phytholithen holziger Dicotyledonen zu Poaceen und der andere beschreibt das Verhältnis der Baum- zu den Nichtbaumpollen. Diese Marker werden auf eine Korrelation mit dem LAI untersucht. Bremond et al. (2005) weisen für beide Marker eine positive Korrelation nach. Allerdings ändert sich die Vegetation entlang des Transektes von einer offenen Savanne hin zu geschlossenen Waldgesellschaften. Im Gegensatz dazu wird in dieser Untersuchung versucht, die kleinräumigen Schwankungen des LAI innerhalb einer und zwischen ähnlichen Vegetationseinheiten mit der gesamten Palynoflora zu korrelieren.

2.4 Validierung der Klimarekonstruktion über den Koexistenzansatz

Alle oben aufgeführten Methoden der Klimarekonstruktion können nur zum Teil an tertiären Floren angewendet werden. Im besonderen Makrofloren, die zum Beispiel aus Blättern, Samen oder Holzresten bestehen, setzen sich oft nur aus wenigen Arten zusammen,

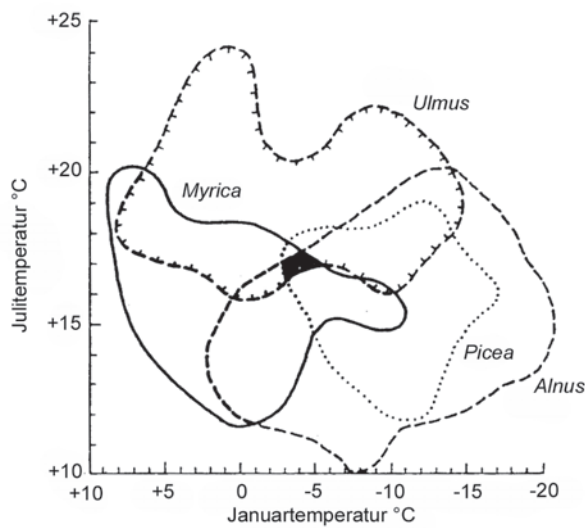


Abbildung 2-2: Indicator species-Ansatz nach Grichuk. Dargestellt ist ein Beispiel, um die Januar- und Juli-Temperatur aus einem fossilen Pollenspektrum zu rekonstruieren. Aus Grichuk (1969) nach Birks (1981).

Die keine vollständige Flora abbilden. Deswegen ist der Ansatz, eine vergleichbare Vegetationseinheit zu finden, nur unter Vorbehalt anwendbar. Möglich ist aber eine Vorgehensweise, wie sie bereits beim indicator species-Ansatz von Grichuk (1969; zitiert nach Birks 1981) angewendet wurde (Abb. 2-2). Im Gegensatz zu dem indicator species-Ansatz, der Indikatoren im Vorfeld definiert, werden im Koexistenzansatz alle fossilen Taxa, denen nächste lebende Verwandte (NLR) zugeordnet werden können, mit in die Auswertung einbezogen. Dabei dürfen die NLRs nicht nur Arten oder Gattungen repräsentieren. Oft ist es aus dem Fossilbeleg nur möglich, eine Familienzuordnung anzugeben, da die artspezifischen Merkmale nicht erhalten sind. Zu diesem Zweck wird eine Vergleichsdatenbank aufgebaut (Utescher & Mosbrugger 2004), in der neben einzelnen Arten auch die Klimaansprüche relevanter Familien und Ordnungen aufgeführt sind. Das dazu entwickelte Programm ClimStat errechnet daraus die Koexistenzintervalle der fossilen Probe. Eine kurze Beschreibung der Methode ist Kap. 4.4 zu entnehmen.

Ein Vorteil dieser Methode ist, dass jedes fossile Taxon gleichberechtigt in die Analyse mit einbezogen wird. Dies hat allerdings auch negative Auswirkungen: Das Verfahren ist dadurch anfällig für Fehlbestimmungen oder fehlerhafte Einträge in die Datenbank, da sich die Grenzen des Koexistenzintervalls über den höchsten unteren und den niedrigsten oberen Wert der NLR-Intervalle definieren (vergleiche Kap. 4.4). Entwickelt wurde diese Methode, um Proben aus dem Neogen klimatologisch zu interpretieren. Deswegen enthält die Datenbank vor allem Taxa, die NLRs zu neogenen Pflanzenarten aus Mitteleuropa und Eurasien darstellen. Da das Mobile Delta ein modernes Analogon zum Neogen Mitteleuropas darstellt (vergleiche Kap. 2.1), bietet der Datensatz der Proben aus dem Mobile Delta eine gute Möglichkeit, sowohl die Methode in dieser azonalen Vegetation zu testen als auch die NLR-Daten auf ihre Richtigkeit zu überprüfen (Kap. 7).

3 Untersuchungsgebiete, Proben, Datensätze

In diesem Kapitel werden die beiden Untersuchungsgebiete hinsichtlich der Geologie und Ökologie charakterisiert. Es handelt sich um die Everglades, Florida, U.S.A., und das Mobile Delta, Alabama, U.S.A. Zudem werden die in der Arbeit verwendeten Proben und Datensätze aufgeführt.

3.1 Everglades, Florida, U.S.A.

3.1.1 Geologie und Ökologie

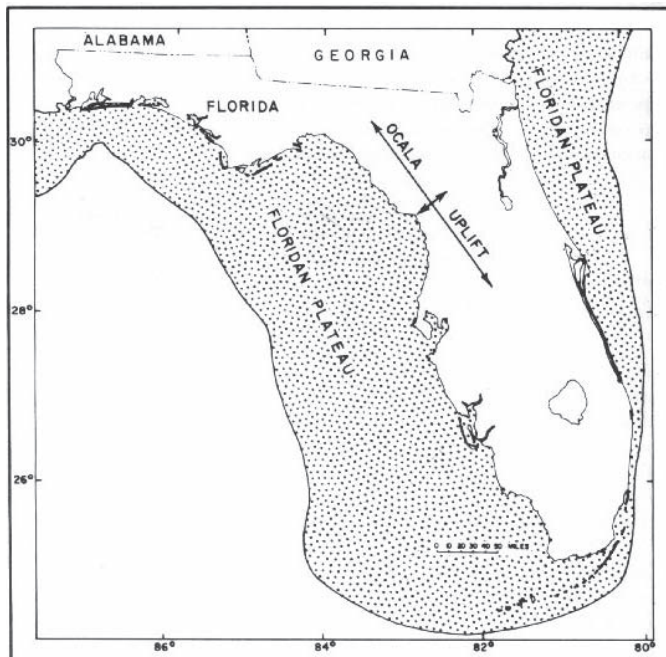


Abbildung 3-1: Das Florida Plateau (Rosenau et al. 1977).

Die Halbinsel Florida im Südosten Nord-Amerikas bildet das Florida Plateau (Abb. 3-1) und ist an drei Seiten durch Kontinentalränder begrenzt. Die Everglades bilden den südlichsten Teil dieser Landmasse und liegen im Okeechobee Becken, das leicht in süd-süd-östlicher Richtung einfällt. Ganz im Süden befinden sich holozäne Sedimente, die nord-östlich durch den pleistozänen Miami-Kalkstein abgelöst werden. Dieser besteht aus Kalk und Sand und ist ca. 10m mächtig. Man unterscheidet zwischen Oolith-Fazies und Bryozoen-Fazies. In nord-westlicher Richtung grenzt die pliozäne Tamiami Formation an die holozänen Sedimente. Diese knapp 40m mächtige

Formation taucht in östlicher Richtung unter den Miami-Kalkstein und in nord-östlicher Richtung unter die so genannten pliozänen „shell-bearing sediments“ ab, welche ebenfalls bis zu 40m mächtig sind. Diese nehmen den zentralen Teil des südlichen Florida ein und werden durch eine pleistozäne und/oder holozäne undifferenzierte Linse überlagert. Im nördlichen Teil dieser Einheit befindet sich der große Okeechobee-See. Am östlichen Rand von Florida wird der Miami-Kalkstein in nördlicher Richtung durch die Anastasia Formation abgelöst (Scott 2001). Im tieferen Untergrund befinden sich mio- und eozäne Kalk- und Dolomitsteine. In Abb. 3-2 ist die Geologie der Region dargestellt.

Historisch gesehen hat sich die heute zu beobachtende Morphologie von Florida während der letzten Eiszeiten im Quartär entwickelt. Während der Glaziale und Interglaziale traten im Gebiet der heutigen Everglades Meeresspiegelschwankungen von -90m bis +30m auf. Im Augenblick liegen die Everglades an den höchsten Erhebungen 3m über dem Meeresspiegel (Healy 1975). Das jetzige Ökosystem hat sich nach (Gleason & Stone 1994) vor mindestens

Geologische Karte von Florida

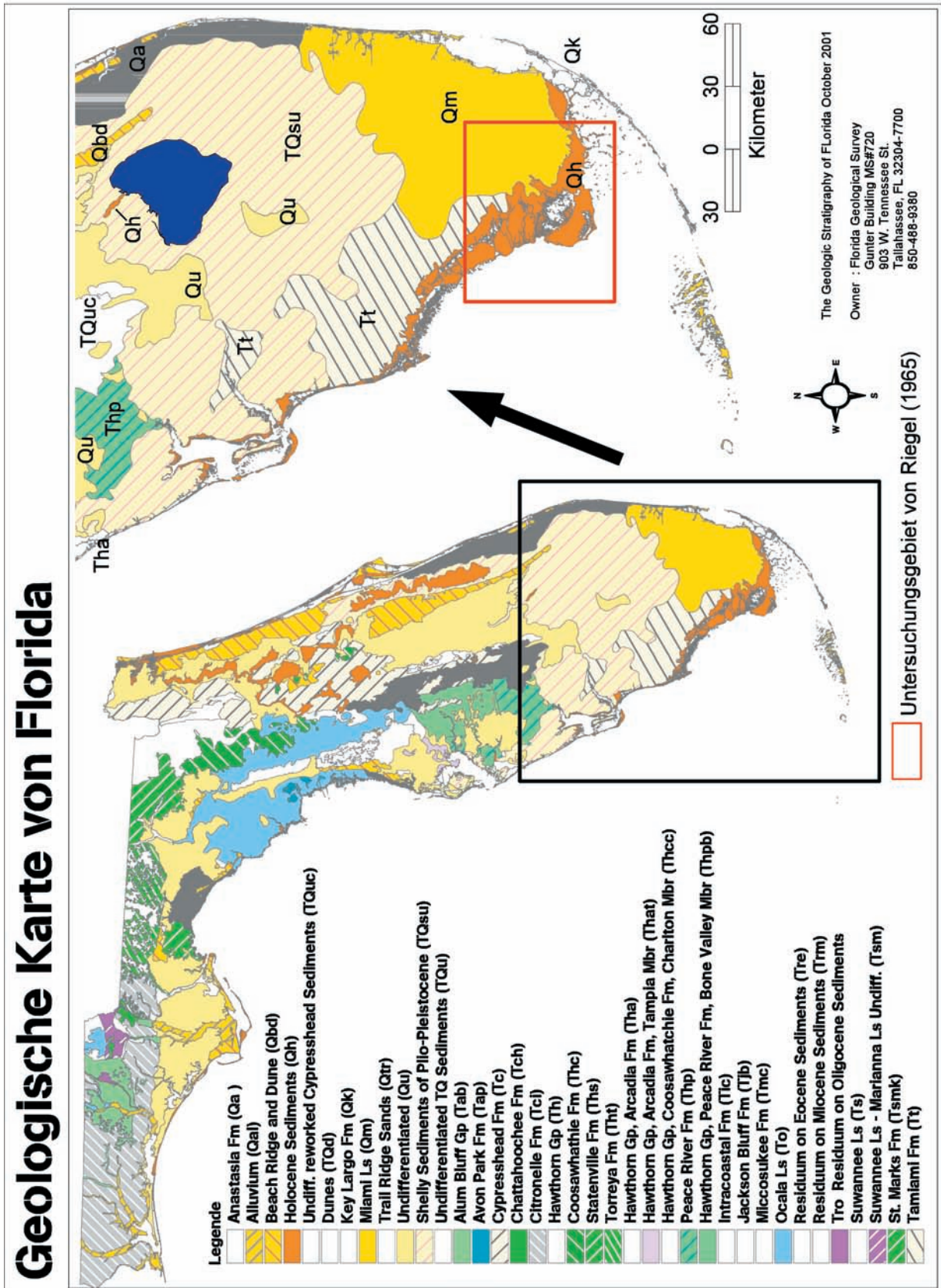


Abbildung 3-2: Geologische Karte von Florida

5000 Jahren BP entwickelt. Es umfasst mehr als 8000 Quadratkilometer und stellt damit das größte subtropische Feuchtgebiet der Vereinigten Staaten dar. Bis zum Anfang des 20. Jahrhunderts wurden die Everglades durch den Regen und den in feuchten Perioden über die Ufer tretenden Okeechobee-See mit Süßwasser versorgt. Die Entwässerung der Everglades erfolgte größtenteils über den Shark River Sumpf und den Taylor Sumpf. In beiden Sümpfen ist der fresh-water marsh anzutreffen (Riegel 1965). Riegel (1965) hat sich bei seiner Arbeit auf das Mündungsgebiet des Shark Rivers beschränkt (Abb. 3-2). An der Grenze zum Golf von Mexiko befindet sich der Mangroven-Gürtel, der landeinwärts durch den brackish marsh und die anschließenden cypress hammocks abgelöst wird. Im Südosten des Gebietes findet man die hardwood hammocks und nördlich und nord-östlich Inseln von pinelands.

Im Folgenden wird nun eine floristische Charakterisierung der für diese Arbeit wichtigen Vegetationseinheiten vorgenommen. Es handelt sich hier um das mangrove environment, brackish marsh, fresh-water marsh, cypress hammocks und hardwood hammocks. Im weiteren Verlauf der Arbeit werden diese der Arbeit von Riegel (1965) zugrundeliegenden Namen der Vegetationseinheiten im Original verwendet. Auf eine deutsche Übersetzung wird bewusst verzichtet.

Das **mangrove environment** setzt sich nach Riegel (1965) vor allem aus folgenden Arten zusammen:

- *Rhizophora mangle*
- *Avicennia nitida*
- *Laguncularia racemosa*
- *Conocarpus erecta* (aber auch im Übergang zu den hardwood hammocks)

Im oberen Gezeitenbereich trifft man auch auf

- *Batis maritima*
- *Salicornia* spp.
- *Sesuvium portulacastrum*

Der **brackish marsh** wird vor allem charakterisiert durch:

- *Spartina-Distichlis*-Gesellschaft
- *Scirpus*-Gesellschaft
- *Mariscus*-Gesellschaft (am wenigsten salztolerant)

Zudem:

- *Typha* spp.
- diverse Farne
- Convolvulaceae
- *Ilex* spp.
- *Myrica* spp.

- *Rapanea* spp.
- *Baccharis* spp.

Es fehlen aber:

- *Nymphaea* spp.
- *Utricularia* spp.
- *Sagittaria* spp.
- *Pontederia* spp.

Die **fresh-watermarsh** Vergesellschaftungen sind in ihrer Artenzusammensetzung wesentlich komplexer. Im Gegensatz zum brackish marsh treten die *Mariscus*-Vergesellschaftungen zusammen mit den Gattungen *Sagittaria*, *Pontederia*, *Utricularia*, *Nymphaea*, *Nymphoides*, *Peltandra*, *Ludwigia*, *Typha* und vielen anderen auf. Selten sind auch *Cephalanthus* und *Salix* anzutreffen. In trockeneren Bereichen wachsen auch viele Gräser und Compositen.

Die **cypress hammocks** sind vor allem durch das Auftreten von *Taxodium distichum* charakterisiert. Allerdings findet man je nach Geomorphologie alle Übergänge zu den benachbarten Habitaten.

Die **hardwood hammocks** dagegen können als Überreste des ursprünglichen, tropischen Hartholzwaldes angesehen werden. Anzutreffen sind dort unter anderem Palmen (*Serenoa*), *Swietenia mahogani*, *Bursera simarouba*, *Quercus virginiana*, *Magnolia* spp., *Salix* spp., *Persea*, *Ocotea*, *Myrica* oder *Ilex*. Im Untergrund wachsen auch viele Farne.

Angrenzend an das Untersuchungsgebiet von Riegel (1965) findet man im Norden und Nordosten Kiefernwälder (vor allem *Pinus elliotii*), die ganzjährig oberhalb des Wasserpegels stehen.

3.1.2 Florida-Datensatz (FD, rFD)

Die in dieser Untersuchung verwendeten Daten aus den Everglades stammen alle aus der Arbeit von Riegel (1965). Die Zählraten sind in der Anlage 1 aufgeführt. Insgesamt wurden 59 Probenpunkte in die Untersuchungen mit einbezogen (Abb. 3-3), welche 65 unterschiedliche Palynomorphen-Typen beinhalten. Die Probenpunkte verteilen sich gemäß Tab. 3-1 auf die einzelnen Vegetationseinheiten.

Neben der kompletten Prozentmatrix (FD) ist bei der Faktorenanalyse auch ein reduzierter Datensatz (rFD) verwendet worden. In diesem sind die seltenen Palynomorphen, die in weniger als fünf Proben vertreten sind, ausgespart (das entspricht weniger als 10%; jene Palynomorphen sind in Anlage 1 mit einem * gekennzeichnet). Damit werden bei diesen Analysen noch 47 Palynomorphen berücksichtigt.

3.2 Mobile Delta, Alabama, U.S.A.

3.2.1 Geologie, Hydrologie und Ökologie

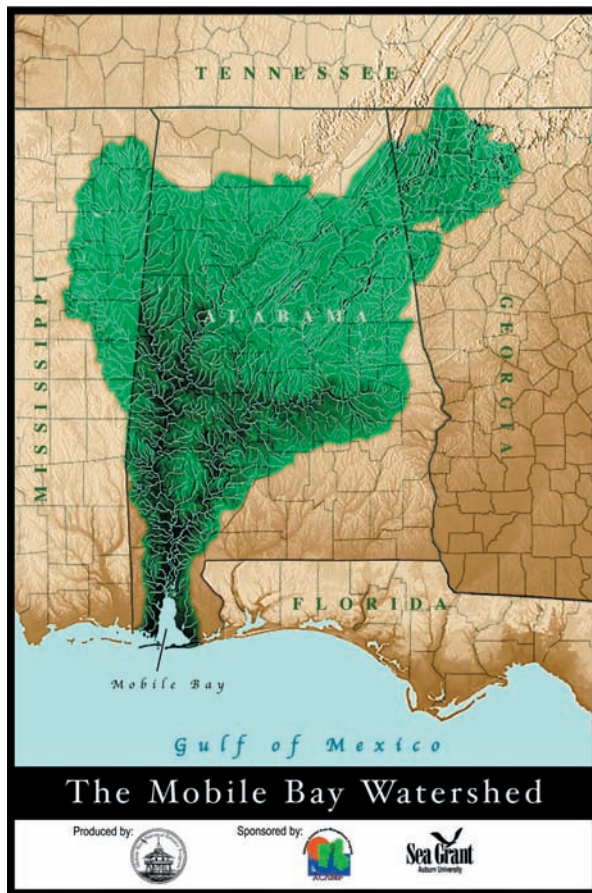


Abbildung 3-5: Wassereinzugsgebiet des Mobile Delta nach O'Neil & Mettee (1982)

Das Mobile-Tensaw Fluß-Delta ist die Mündung des Flußsystems der Hauptströme Mobile River und Tensaw River und liegt im Südwesten Alabamas (U.S.A.) zwischen etwa 88°10' West / 30°15' Nord und 87°40' West / 31°10' Nord (Abb. 3-4). Daran angeschlossen ist der Dauphin Insel – Morgan Halbinsel – Schwellenkomplex. Es handelt sich um ein im Holozän vor 4.000 BP gebildetes incised valley (Hummell 1996) mit einer Länge von ca. 104 km (Kindinger 2004; Kindinger et al. 1994), das ein Gebiet größer als 2000km² bedeckt (Stout et al. 1982). Damit ist es der größte Binnen-delta-Komplex in den Vereinigten Staaten (Isphording et al. 1996; Mars et al. 1992). Insgesamt entwässert das Delta eine Fläche von ca. 115.513km² und bezieht vier Staaten mit ein, und zwar große Teile von Alabama, das im Westen angrenzende Mississippi, das im Osten liegende Georgia und den südlichsten Teil des nördlich von Alabama liegenden Tennessee (Abb. 3-5).

In trockenen Zeiten fließen pro Sekunde 283m³ und während Springfluten bis zu 3115m³ Wasser in den Golf von Mexiko (Isphording et al. 1996).

Geologisch gesehen besteht das incised valley aus quartären, alluvialen Sedimenten, das umgebende Hochland dagegen vor allem aus miozänen Ablagerungen (Abb. 3-6). Diese sind im küstennahen südlichen Bereich durch plio- und pleistozäne Ablagerungen der Citronelle Formation überlagert. Die miozänen Ablagerungen haben im Bereich der Küste eine Mächtigkeit von über 1000m und dünnen im Mobile Delta gegen den Norden auf 120m aus. Die Schichten fallen in süd-westlicher Richtung mit einer Neigung von 0,1°-0,5° ein. Die plio- und pleistozänen Schichten sind weniger mächtig. Sie erreichen im Süden des Untersuchungsgebietes maximal 60m und fallen ebenso in süd-westlicher Richtung mit einer Neigung von 0,05°-0,13° ein. Die alluvialen Schichten können stellenweise, vor allem im Bereich der Hauptströme, eine Mächtigkeit von bis zu 60m erreichen. Meistens sind die Ablagerungen weniger als 15m dick (Reed 1971a; Reed 1971b).

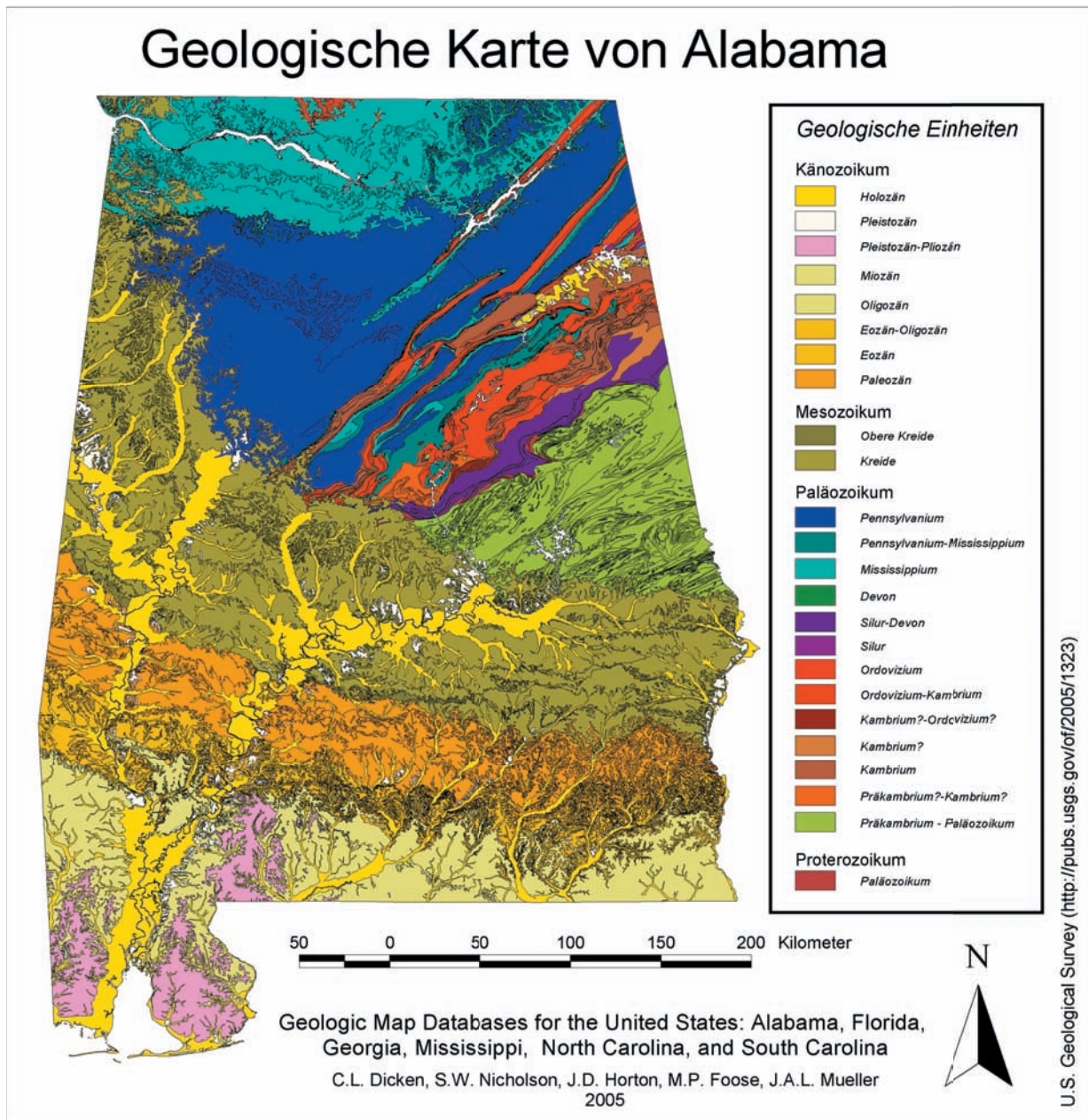


Abbildung 3-6: Geologische Karte von Alabama.

Geographisch betrachtet sind zwei physiographische Hauptprovinzen zu unterscheiden: die „East Gulf Coastal Plain“ Sektion der „Costal Plain Province“ und die „Mississippi-Alabama Shelf“ Sektion der „Continentalen Shelf Province“. Das incised valley mit dem Untersuchungsgebiet liegt auf der East Gulf Coastal Plain Sektion. Es wird unterteilt in die Southern Pine Hills, die Coastal Lowlands, die Deltaic Plain und die Alluvial Plain (vgl. Abb. 3-4; nach O’Neil & Mettee 1982). Im Folgenden werden vor allem die Deltaic-, Alluvial Plain und die nördlichen Coastal Lowlands betrachtet (rot hervorgehobene Beschriftungen in Abb. 3-4).

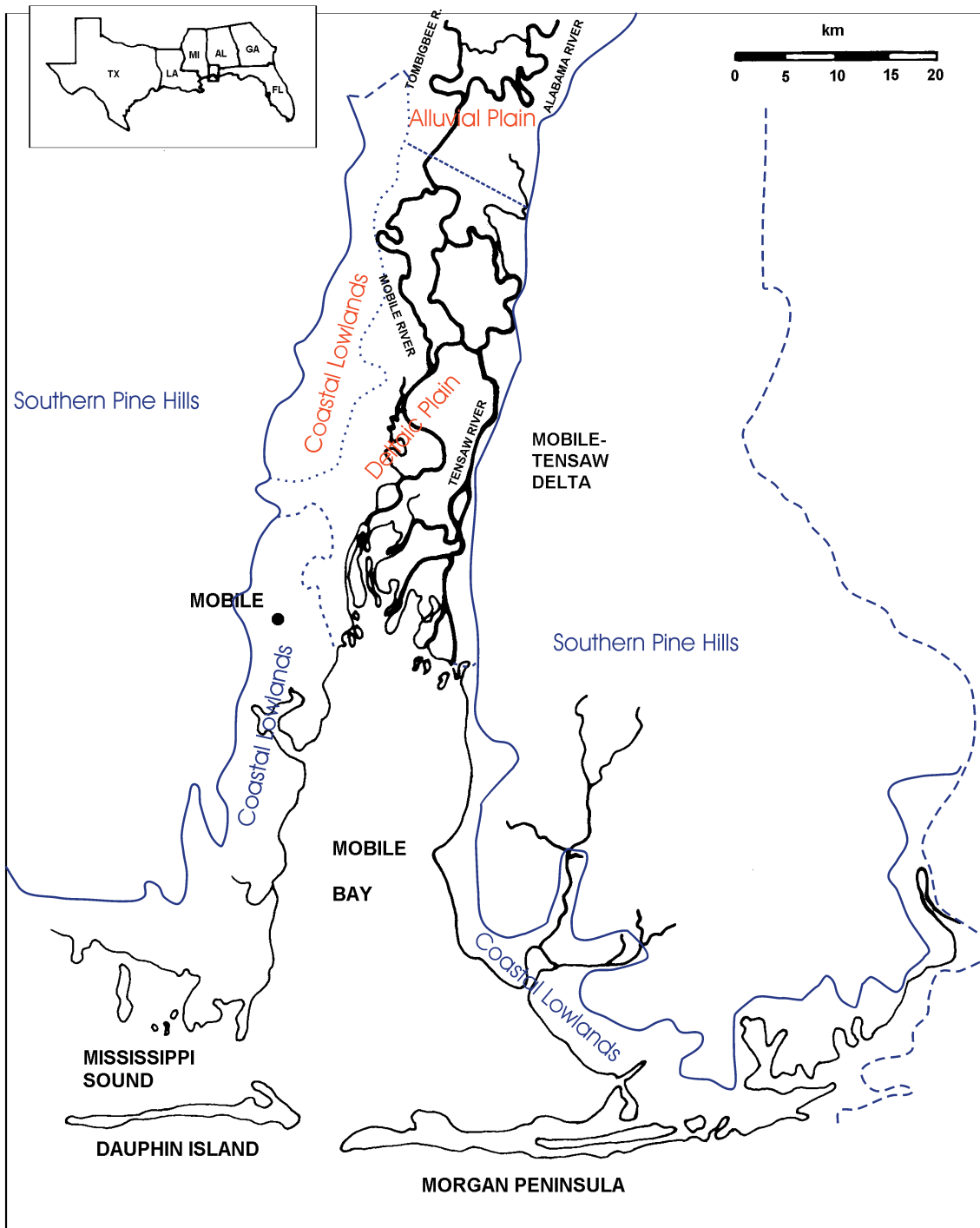


Abbildung 3-4: Übersicht über das Mobile Delta. Farblich eingezeichnet sind die physiographischen Hauptprovinzen nach O'Neil & Mettee (1982).

Das Untersuchungsgebiet ist in seinem distalen Bereich deutlich durch Gezeiten geprägt. Es zeigt eine vielfältige und komplexe Struktur, die sowohl hinsichtlich ihrer Morphologie als auch hinsichtlich der Sedimentologie vergleichsweise gut beschrieben ist (O'Neil & Mettee 1982). Das Gebiet ist größtenteils nur mit dem Boot zugänglich, so dass der anthropogene

Einfluss relativ gering ist. Allerdings wird in definierten Gebieten Holzschlag betrieben, wobei das Holz mit Hubschraubern abtransportiert wird. Auch gelangen über die Flüsse und das Meer Schadstoffe und Unrat in das Gebiet (Gastaldo 1999; Tetra Tech 2001).

Innerhalb des Mobile-Tensaw River Delta lassen sich folgende Vegetationseinheiten unterscheiden (Stout et al. 1982):

- IIIa: low fresh-water marsh
- IIIb: high fresh-water marsh
- IV: moist pine forest
- V: moist pine savannah
- VI: bay forest
- VII: upland pine oak
- X: alluvial swamp
- XI: deep alluvial swamp (forested)
- XII: natural levees

Die Verteilung der Vegetationseinheiten ist für das gesamte Mobile Delta mit Hilfe von Satelliten-Daten in Verbindung mit Kontrollkartierungen erstellt worden. Die für die einzelnen Vegetationseinheiten typischen Arten sind in Anlage 3 aufgeführt. Die Verteilung wird vor allem durch die Häufigkeit und die Dauer der Überflutungen bestimmt. Die Bodeneigenschaften spielen eine untergeordnete Rolle (Stout et al. 1982).

Auch hier wird auf eine Übersetzung der Vegetationseinheiten verzichtet. Im weiteren Verlauf der Arbeit werden bewusst die originalen Bezeichnungen verwendet.

3.2.2 Mobile-Datensatz I, Pollen (MD-I)

Die Oberflächenproben wurden im Rahmen einer Forschungsreise von Herrn V. Mosbrugger zwischen dem 20.06.1995 und dem 27.06.1995 gesammelt. Zur Beprobung dient ein runder Probenstecher mit abnehmbarem, dicht schließendem Deckel (Querschnittsfläche: ca. 10 cm²). Entnommen sind jeweils etwa die oberen 10cm Sediment, nachdem die oberste Humusschicht (ca. 3-5cm) entfernt worden ist. Durch die Probenentnahmetechnik soll ein langjähriges Mittel des Palynomorphen-Niederschlages erfasst werden, um die Proben typischen „fossilen Proben“ anzunähern. Die Proben sind in Plastiktüten mit Fungizid aufbewahrt.

Insgesamt wurden 91 Proben gesammelt, die sich nach Tabelle 3-2 auf die einzelnen Vegetationseinheiten verteilen. Für eine erste Analyse wurden 24 davon ausgewählt und ausgewertet. Die genaue Lage dieser Datenpunkte ist in Tabelle 3-3 aufgeführt. Insgesamt sind 41 Palynomorphen-Typen in den 24 ausgewerteten Proben unterschieden worden. Die Zählraten sind in der Anlage 2 aufgelistet.

Einheit	Bezeichnung	Proben insgesamt	berücksichtigte Proben
IIIa	low fresh-water marsh	19	4
IIIb	high fresh-water marsh	7	2
IV	moist pine forest	10	7
V	moist pine savannah	3	2
VI	bay forest	14	3
VII	upland pine oak	2	0
X	alluvial swamp	16	0
XI	deep alluvial swamp (forested)	8	2
XII	natural levee	11	3
E	Sukzessionsfläche	1	1

Tabelle 3-2: Verteilung auf die Vegetationseinheiten sowohl der 1995 im Mobile Delta gesammelten als auch den dem MD-I zugrunde liegenden Proben.

Probennr.	Vegetation nach Stout et al. (1982)	Datum	GPS W	GPS N
Mo 21695-01	XII	21.06.1995	87° 53,71'	30° 52,35'
Mo 21695-10	XII	21.06.1995	87° 54,43'	30° 54,82'
Mo 21695-13	XI	21.06.1995	87° 54,86'	30° 55,53'
Mo 21695-15	XI	21.06.1995	87° 54,86'	30° 55,53'
Mo 21695-23	XII	21.06.1995	87° 54,40'	30° 55,56'
Mo 21695-29	IIIa	21.06.1995	87° 53,70'	30° 54,17'
Mo 22695-17	VI	22.06.1995	88° 05,02'	30° 47,46'
Mo 23695-03	V	23.06.1995	88° 02,93'	30° 49,38'
Mo 23695-04	V	23.06.1995	88° 02,93'	30° 49,38'
Mo 23695-05	VI	23.06.1995	88° 02,93'	30° 49,38'
Mo 23695-07	IV	23.06.1995	88° 02,80'	30° 49,33'
Mo 23695-09	VI	23.06.1995	88° 02,52'	30° 49,31'
Mo 23695-10	IV	23.06.1995	88° 03,44'	30° 49,42'

Tabelle 3-3: Im Datensatz MD-I berücksichtigte Proben sowie deren umgebende Vegetation und geographische Lage (Teil 1).

Probennr.	Vegetation nach Stout et al. (1982)	Datum	GPS W	GPS N
Mo 23695-13	IV	23.06.1995	88° 03,44'	30° 49,42'
Mo 23695-14	IV	23.06.1995	88° 03,83'	30° 46,80'
Mo 23695-15	IV	23.06.1995	88° 03,83'	30° 46,80'
Mo 23695-16	IV	23.06.1995	88° 03,83'	30° 46,80'
Mo 23695-18	IV	23.06.1995	88° 03,45'	30° 46,67'
Mo 23695-19	IIIa	23.06.1995	88° 03,00'	30° 46,23'
Mo 25695-02	IIIa	23.06.1995	87° 59,68'	30° 41,21'
Mo 25695-05	IIIb	23.06.1995	87° 59,07'	30° 41,83'
Mo 25695-09	IIIb	25.06.1995	87° 58,58'	30° 42,75'
Mo 25695-11	Entwicklung	25.06.1995	87° 58,38'	30° 42,66'
Mo 25695-13	IIIa	25.06.1995	87° 59,20'	30° 41,26'

Tabelle 3-3: Im Datensatz MD-I berücksichtigte Proben sowie deren umgebende Vegetation und geographische Lage (Teil 2).

3.2.3 Mobile-Datensatz II, Sammel- und Messtechnik

Gesammelt wurden die Proben im Rahmen einer Forschungsreise zwischen dem 01.08.1999 und dem 07.08.1999. Die Probenentnahmetechnik entspricht dem Verfahren des MD-I. An den Probenpunkten wird gleichzeitig der Leaf area index (LAI) bestimmt (siehe Kap. 3.2.4). Die Probenentnahme erfolgt an 23 Stopps, die auch als Referenzpunkte dienen (Abb. 4-4). Am betreffenden Referenzpunkt wird die genaue Position mit Hilfe des „GPS III“ der Firma Garmin™ (Europe) Ltd. (Unit 5, The Quadrangle, Abbey Park Industrial Estate Romsey, SO51 9AQ, U.K., <http://www.garmin.com>) ermittelt. Eine Aufnahme der genauen Positionen an jedem Messpunkt war aus technischen Gründen nicht möglich. Je Stopp werden mehrere Proben in einem Umkreis von max. 100m Entfernung von dem Referenzpunkt gesammelt. Aus Zeitgründen ist keine detaillierte Vegetationsaufnahme vor Ort erstellt worden. Allerdings sind für die einzelnen Probenentnahmestellen die wichtigsten, schnell bestimmbar Taxa notiert worden. Außerdem erfolgt eine grobe Abstimmung mit der Vegetationskarte nach Stout et al. (1982). Die Probennummer setzt sich deswegen aus der Nummer des Stopps und der Beprobungsnummer an diesem Stopp zusammen. Die Beprobung 2 des 15ten Stopps hat somit die Probennummer 15-2. Die Lage der Geländestopps ist in der Karte der Abbildung 3-7 auf Seite 24f. eingezeichnet. Vergleicht man die prozentuale Verteilung der Proben mit der Flächenverteilung der real vorkommenden Vegetation, so zeigt sich, dass die selten verbreiteten Vegetationseinheiten leicht überproportional vertreten sind (Tab. 3-4).

Vegetation	Name der Vegetationseinheit	Anzahl Proben	Probenanteil in %	km ² real	Vegetation in %
IV	moist pine forest	8	10,26	3,37	0,83
V	moist pine savannah	6	7,69	0,24	0,06
VI	bay forest	12	15,38	13,32	3,29
X	alluvial swamp	14	17,95	137,46	33,96
XI	deep alluvial swamp (forested)	19	24,36	142,86	35,30
XII	natural levee	19	24,36	107,50	26,56

Tabelle 3-4: Vergleich der prozentualen Verteilung der Proben (MD-II) je Vegetationseinheit mit der prozentualen Verteilung der Vegetation. Die Angaben der prozentualen Verteilung sind Stout et al. (1982) entnommen.

3.2.4 Mobile-Datensatz II, Pollen (MD-II_p)

Es sind insgesamt 78 Proben aus den sechs für die Fragestellung wichtigen Vegetationseinheiten ausgezählt worden (Tabelle 3-5; eine Tabelle mit einer kurzen Charakterisierung der Probenpunkte ist in der Anlage 4 aufgeführt). Bei diesen Proben werden insgesamt 186 Palynomorphen-Typen (inkl. Morphotypen) unterschieden. Der gewonnene Datensatz ist auf sechs verschiedene Arten aufbereitet worden:

MD-II _{%P}	Datensatz in Prozent, Unterscheidung aller Morphotypen (186 Palynomorphe); Zählraten siehe Anlage 5
MD-II _{aP}	Datensatz mit absoluten Palynomorphengehalten pro mg Sediment, Unterscheidung aller Morphotypen; Zählraten siehe Anlage 6
MD-II _{0-1P}	Anwesend-Abwesend-Datensatz, Unterscheidung aller Morphotypen; Zählraten siehe Anlage 7
zMD-II _{%P}	Datensatz in Prozent, zusammengefasste Morphotypen (142 Palynomorphe); siehe Anlage 8
zMD-II _{aP}	Datensatz mit absoluten Palynomorphengehalten pro mg Sediment, zusammengefasste Morphotypen; Zählraten siehe Anlage 9
r zMD-II _{%P}	reduzierter zMD-II _{%P} ohne die seltenen Formen, die in weniger als fünf Proben vertreten sind (somit ≤ 5%; 85 Palynomorphen); siehe * in Anlage 8.

Probennr.	Veg.	Lok. N	Lok. W
1-1	VI	30° 47.572'	88° 05.087'
1-2	VI		
1-3	VI		
2-1	VI	30° 47.369'	88° 04.837'
2-2	VI		
2-3	VI		
2-4	VI		
3-1	VI	30° 47.369'	88° 04.837'
3-2	VI		
3-3	VI		
4-1	IV	30° 47.019'	88° 04.021'
4-2	IV		
4-3	IV		
4-4	IV		
5-1	IV	30° 46.726'	88° 03.360'
5-2	IV		
5-4	IV		
5-5	IV		
6-1	X	30° 46.724'	88° 03.360'
6-3	X		
6-4	X		
7-1	V	30° 49.412'	88° 02.968'
7-1.2	V		
7-3	V		
7-5	V		
7-6	V		
8-1	VI	30° 49.412'	88° 02.968'
8-2	VI		
9-1	XI	30° 54.532'	87° 53.788'
9-2	XI		
9-3	XI		
10-1	X	30° 55.246'	87° 52.927'
10-2	X		
10-4	X		
11-1	X	30° 55.526'	87° 52.707'
11-2	X		
11-3	X		
12-1	X	30° 51.997'	87° 55.019'
12-3	X		
12-4	X		

Probennr.	Veg.	Lok. N	Lok. W
13-1	X	30° 53.050'	87° 55.063'
13-2	X		
14-1	XII	31° 05.560'	87° 52.981'
14-3	XII		
14-4	XII		
15-1	XII	31° 05.778'	87° 53.293'
15-2	XII		
15-3	XII		
16-1	XII	31° 05.333'	87° 54.557'
16-2	XII		
16-3	XII		
17-1	XII	31° 04.643'	87° 56.206'
17-2	XII		
17-3	XII		
18-1	XI	31° 04.674'	87° 54.397'
18-3	XI		
18-4	XI		
18-6	XII		
19-1	XI	31° 03.189'	87° 52.411'
19-2	XI		
19-3	XII		
19-5	XI	31° 04.229'	87° 52.611'
20-1	XI		
20-2	XI		
20-4	XI		
20-6	XI		
20-7	XII		
21-1	XI	31° 01.306'	87° 54.142'
21-3	XI		
21-4	XI		
21-6	XI		
21-7	XII	31° 01.685'	87° 55.296'
22-1	XI		
22-3	XI		
22-4	XI		
22-5	XI		
23-1	XII	31° 00.722'	87° 57.504'
23-2	XII		

Tabelle 3-5: Im Datensatz MD-II_p berücksichtigte Proben sowie deren umgebende Vegetation und geographische Lage.

3.2.5 Mobile-Datensatz II, LAI (MD-II_{LAI})

An den Probenpunkten aus Kap. 3.2.4 wird zusammen mit der Entnahme von Oberflächenproben gleichzeitig mit dem LAI2000® der Firma LI-CORE™ der LAI bestimmt (Kap. 2.2 und 4.2). Die Vergleichsmessung am Referenzpunkt ist nötig, um den LAI zu ermitteln (vgl. Kap. 4.2). Je Messpunkt werden mehrere Datenwerte ermittelt, um mögliche Messfehler zu minimieren. An Probestellen mit dichtem Unterbewuchs werden zwei Messungen durchgeführt, eine für die gesamte Vegetation in ca. 20 cm Höhe (LAI020) und eine ohne den Unterbewuchs in ca. 1m Höhe (LAI100). Diese zweite Messung errechnet damit nur den LAI der Strauch- und Baumschicht.

Die auf zwei parallel laufenden Datenloggern ermittelten Werte sind durch die Software C2000® und FV2000® der Firma LI-CORE™ Environmental (4421 Superior Street, P.O. Box 4425, Lincoln, Nebraska USA 68504-0425, <http://www.licor.com>) zusammengeführt und ausgewertet worden.

Informationen über die im Untersuchungsgebiet verbreiteten Pflanzenarten und deren Vorkommen in den jeweiligen Vegetationseinheiten sind den Veröffentlichungen Hofmann et al. (1996) und Stout et al. (1982) entnommen.

3.2.6 Mobile-Datensatz II, weitere „Umweltparameter“

Neben den Palynomorphen und dem LAI werden weitere Parameter in die Untersuchungen mit einbezogen:

AbstMeer	Relativer Abstand zur Mobile Bay
AbstMitt	Relativer Abstand zur Mitte des Mobile Delta
Diversit	Diversität der jeweiligen Probe (Anzahl der Morphotypen im Verhältnis zur Gesamtzahl der identifizierten Typen, bezogen auf MD-II _{%P})

Mobil Delta - Probengebiet

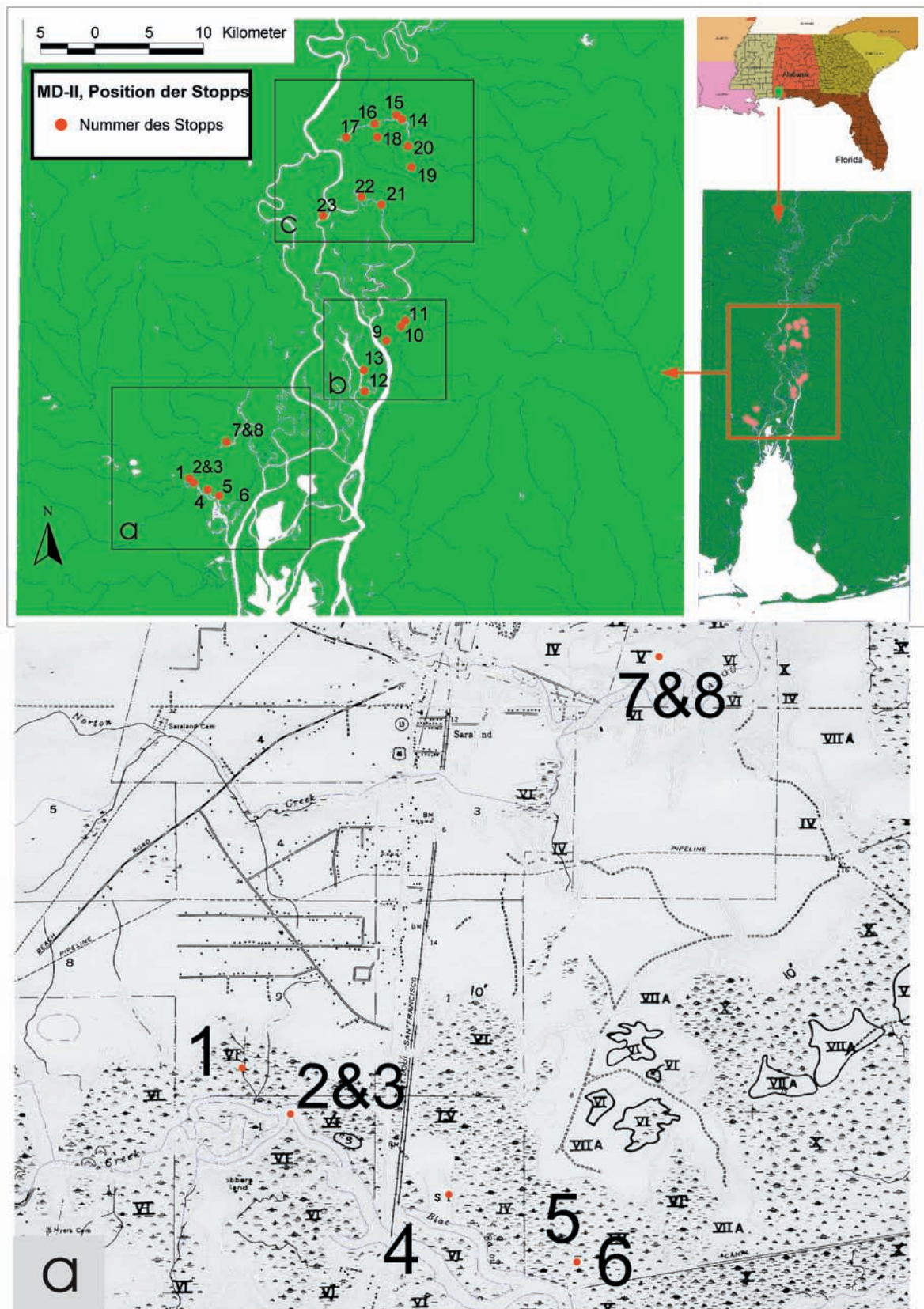
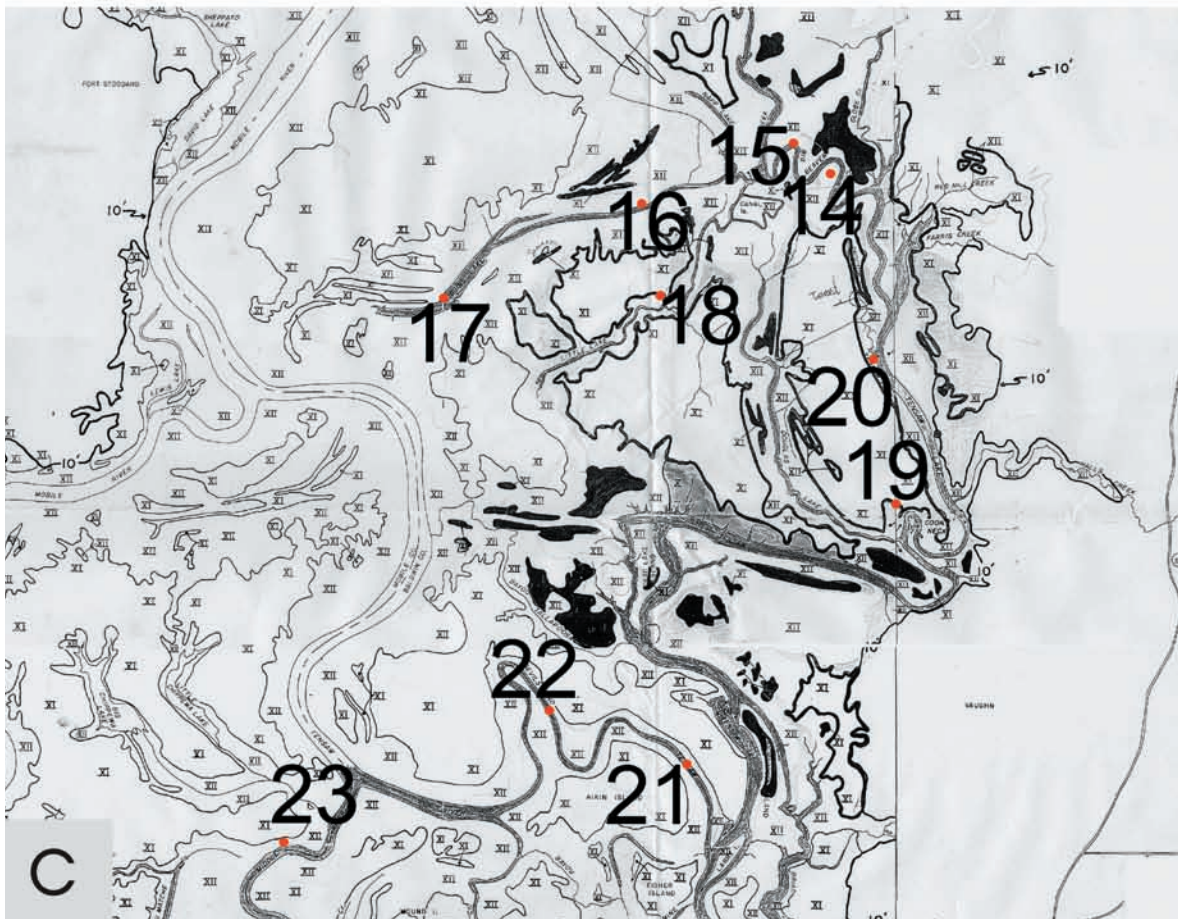


Abbildung 3-7: Untersuchungsgebiet im Mobile Delta und Lage der Stopps des MD-II; a-c zeigen Ausschnitte aus der oberen Karte. Die Ausschnitte b und c befinden sich auf Seite 25.



4 Untersuchungsmethoden

In diesem Kapitel sollen die verschiedenen Untersuchungsmethoden erklärt werden, die an den Proben und Datensätzen durchgeführt werden.

4.1 Aufbereitung

Nach einer Standardaufbereitung der Proben aus dem Mobile Delta nach Kaiser & Ashraf (1974) erfolgt eine Entkalkung mit HCl. Das in den Proben enthaltene Silikat wird mit 40%iger Flusssäure herausgelöst, und die Proben werden anschließend mit destilliertem Wasser neutralisiert. Um den hohen Anteil an organischem Material zu oxidieren, werden die Proben abschließend noch mit 60%iger Salpetersäure behandelt. Teilweise werden die Proben abschließend mit KCl behandelt. Zusätzlich werden den Proben MD-11 *Lycopodium*-Sporen als Markersporen beigegeben, um den absoluten Gehalt an Pollen pro mg Sediment zu berechnen (Stockmarr 1971). Die Tabletten mit den *Lycopodium*-Markersporen stammen aus Batch 938934 der Universität Lund und enthalten 10.679 *Lycopodium*-Sporen pro Tablette (Standardabweichung: ± 953). Als Siebmaschenweite ist 10 μ m verwendet worden. Die absoluten Pollenkonzentration wird nach folgender Formel berechnet (vgl. Benninghoff 1962; Maher 1981):

$$\text{Absolute Pollenkonzentration} = (P_{\text{gez}} \times L_{\text{zug}}) / (v_{\text{sed}} \times L_{\text{gez}})$$

mit:

- P_{gez} : Anzahl der gezählten Palynomorphen
- L_{zug} : Anzahl der zugegebenen *Lycopodium*-Sporen
- v_{sed} : Trockengewicht der eingesetzten Probenmenge
- L_{gez} : Anzahl der in der Probe gezählten *Lycopodium*-Sporen

Die Einbettung der Proben erfolgt in dem Kunstharz Entellan® (Merck KGaA, Darmstadt).

Als Bestimmungsliteratur wurde verwendet:

- Bestimmungsliteratur aus der untersuchten Region:
Lieux (1980a; 1980b; 1982; 1983); Lieux & Godfrey (1982); Willard et al. (2004)
- Sonstige Pollenatlanten:
Erdtman (1986); Faegri (1993); Kapp (1969); Reille (1995; 1998; 1999a; 1999b); Roubik & Patino (2005); Weng et al. (2005)

Es werden nur diejenigen Palynomorphen eindeutigen Palynomorphen-Typen zugeordnet, für die Pflanzen-Taxa für das Gebiet nachgewiesen sind. Alle weiteren unterscheidbaren Morpho-Taxa sind über eine Nummer (z.B. Spec004) erfasst.

4.2 Leaf Area Index

Der Leaf area index (LAI) ist definiert als die halbseitige grüne Blattfläche je Grundfläche bzw. bei Nadelhölzern als die projizierte Nadelfläche je Grundfläche (Abb. 4-1). Der LAI variiert zwischen 0 bei pflanzenfreien Flächen und größer 10 in den mehrstöckigen Regenwäldern (Abb. 4-2).

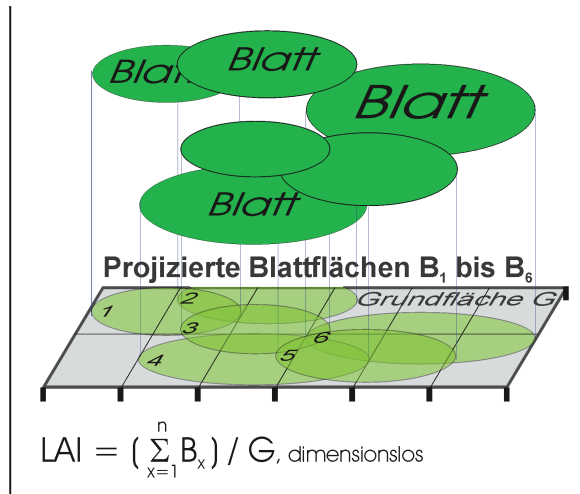


Abbildung 4-1: Definition des LAI

In dieser Studie werden zwei Geräte des Typs LAI2000® der Firma LI-COR™ Environmental (4421 Superior Street, P.O. Box 4425, Lincoln, Nebraska USA 68504-0425, <http://www.licor.com>) verwendet. In Anlage 12 sind die beiden Kalibrierungszertifikate aufgeführt. Es handelt sich um zwei portable Lichtsensor-Systeme, die diffuses Licht im Wellenlängenbereich zwischen 320 und 490nm messen. Über fünf konzentrisch angeordnete Silikonringe wird die Strahlung aus fünf unterschiedlichen Himmelsbereichen gemessen. Der mittlere Einstrahlungswinkel der fünf Himmelsbereiche steht in einem Winkel von

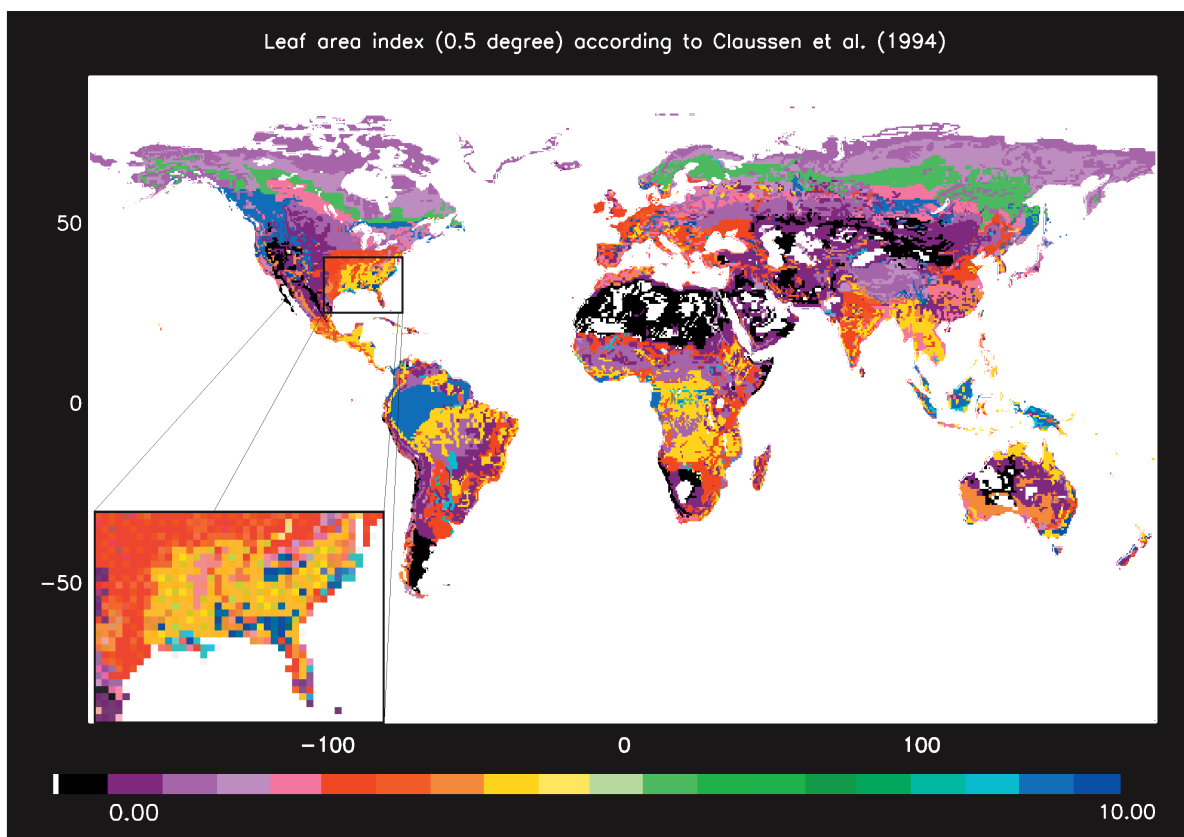


Abbildung 4-2: Globale Verteilung des LAI (nach Claussen et al. 1994)

7°, 23°, 38°, 53° und 68° zum Zenit (LI-COR 1992; Welles & Norman 1991; Abb. 4-3). Um eine ungestörte Referenzstrahlung zu erhalten, werden die beiden horizontnahen Himmelsbereiche bei den Berechnungen nicht berücksichtigt. Dadurch wird vermieden, dass die Vegetation des gegenüberliegenden Flussufers in die Referenzmessung einfließt. Zudem wird nur mit einem Öffnungswinkel von 45° gemessen, um die Uferböschung von den Messungen auszuschließen. Außerdem werden beide Sensoren in die gleiche Orientierung eingemessen (Abb. 4-4).

Eines der beiden Geräte misst die Referenzstrahlung am beschatteten Flussufer und das zweite die diffuse Strahlung im Waldbestand (Abb. 4-4). Aus dem Verhältnis der Messreihen zueinander errechnet die Software C2000® und FV2000® der Firma LI-CORE™ Environmental die relative Lichtdurchlässigkeit des Waldbestandes je Himmelsbereich. Aus den Werten der gemittelten ‚gap fraction‘ wird dann der LAI abgeschätzt. Dabei wird angenommen, dass die Blätter innerhalb der Baumkrone gleichverteilt sind. Weiterführende Erläuterungen können Chen et al. (1997) oder dem Kapitel 7 des Handbuches zum LAI2000® (LI-COR 1992) entnommen werden. Da die holzigen Teile der Vegetation in die Messungen einfließen, wird anstatt des LAI genau genommen der Plant area index (PAI) berechnet. Da der LAI annähernd linear vom PAI abhängt und der PAI während der Vegetationszeit nur unwesentlich größer als der LAI ist (Dufrene & Breda 1995), wird der LAI in dieser Arbeit dem PAI gleichgesetzt, und es ist im weiteren Verlauf nur vom LAI die Rede.

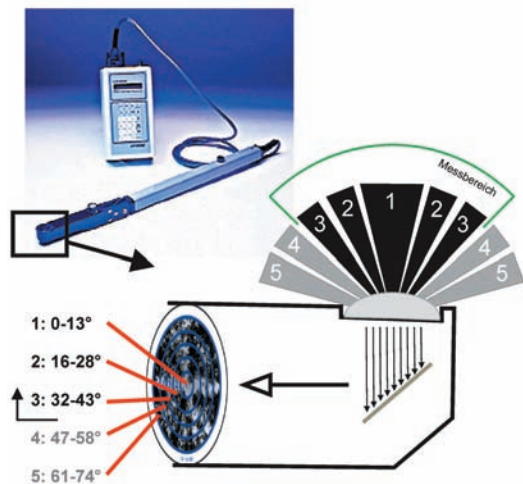


Abbildung 4-3: LAI2000® der Firma LI-COR™

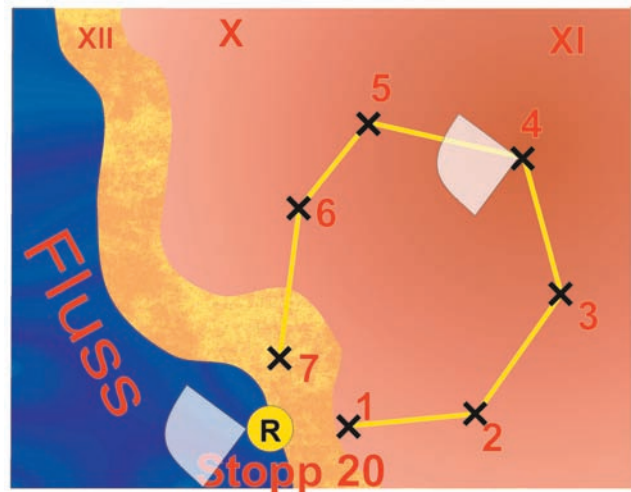


Abbildung 4-4: Versuchsaufbau der Feldkampagne MD-II im Mobile Delta. R: Referenzpunkt. In der Abbildung ist die LAI-Messung am Beispiel des Probenpunktes 20-4 dargestellt. Weitere Erläuterungen siehe Text.

4.3 Vegetationsanalyse mit Hilfe multivariater Statistik

Sowohl die Diskriminanz-, Cluster- und Faktorenanalysen als auch der t-Test und die Berechnungen zur Regression werden mit SPSS® (Version 11.5.1 der SPSS® Inc., 1989-2002) durchgeführt. Die Detrended Correspondence Analysis (DCA), Principal Components Analysis (PCA), Canonical Correspondence Analysis (CCA) und Redundancy Analysis (RDA) werden mit Hilfe des Programmpaketes CANOCO® (Version 4.02, C.J.F. ter Braak & P. Smilauer, Centre for Biometry Wageningen, Niederland, 1997-1999) erstellt.

Im Folgenden sind die wichtigsten hier verwendeten Methoden aufgelistet und kurz beschrieben. Die Tabelle 4-2, die an das Kapitel 4.4 anschließt, zeigt, an welchen Datensätzen welche Methode angewendet wird.

4.3.1 Kanonische Diskriminanzanalyse

Eine Diskriminanzanalyse erstellt auf Grund einer bekannten Gruppenzugehörigkeit ein Vorhersagemodell für eine Gruppe. Dies erfolgt über lineare Kombinationen von Variablen (SPSS Inc. 2002). Als Ergebnis erhält man ein Set voneinander unabhängiger Diskriminanzfunktionen, welche die einzelnen bekannten Fälle möglichst gut den vorgegebenen Gruppen zuordnen. Dieses Vorhersagemodell kann dazu verwendet werden, einen unbekanntem Fall einer dieser Gruppen zuzuordnen. In Zusammenhang mit dieser Arbeit wird die Diskriminanzanalyse nur verwendet, um zu prüfen, ob es mathematisch möglich ist, die Probenpunkte so anzuordnen, dass die Standorte mit gleicher Vegetation möglichst nahe beieinander und die Gruppen verschiedener Vegetationseinheiten weit auseinander liegen (Abb. 4-5). Es wird also geprüft, ob sich die Vegetation des umgebenden Standortes durch die Palynomorphen im Boden abbildet.

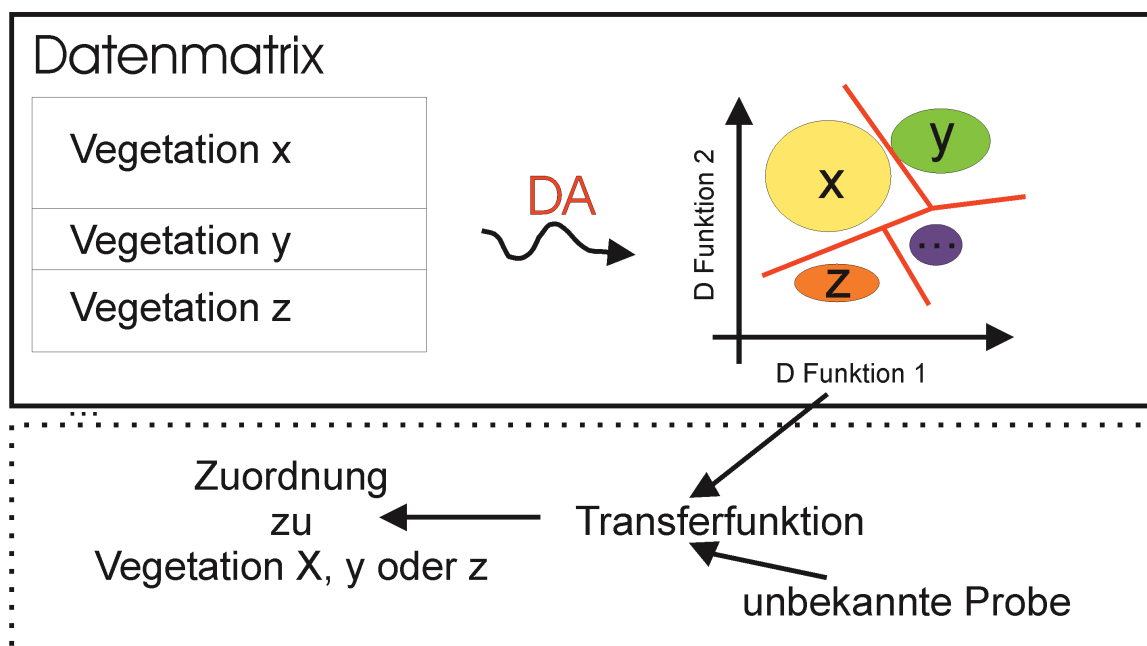


Abbildung 4-5: Funktionsprinzip Diskriminanzanalyse. Der gestrichelt umfasste Bereich wird nicht angewendet. Siehe auch Zusammenfassung.

4.3.2 Clusteranalyse

A) Clusteranalyse über die Probenpunkte

Die Clusteranalyse im Allgemeinen unterteilt die zu untersuchenden Fälle (in diesem Fall die Probenpunkte) in Cluster, so dass die Probenpunkte innerhalb eines Clusters eine möglichst große Ähnlichkeit aufweisen und die Cluster zueinander möglichst verschieden sind (Brosius 1998; Jongman et al. 1995). In dieser Arbeit wird untersucht, ob die Clusteranalyse räumlich nahe beieinander stehende Vegetationseinheiten auf Grund der Palynomorphengehalte auflösen kann.

B) Clusteranalyse mit vorgeschalteter Korrelationsanalyse der Probenpunkte

Eine ähnliche Methode, um vergleichbare Standorte zu gruppieren, ist die Korrelationsanalyse mit anschließender Clusteranalyse. Bei einer Korrelationsanalyse wird durch eine lineare Kombination der verschiedenen Variablen (hier Palynomorphen) eine einzige Maßzahl zwischen -1 und +1 für jedes Probenpaar errechnet. +/-1 steht dabei für einen hohen positiven/negativen Zusammenhang, eine 0 bedeutet keine Korrelation der beiden Probenpunkte (Brosius 1998). Dadurch werden zuerst die Ähnlichkeiten bzw. Unähnlichkeiten zwischen den einzelnen Proben errechnet. Um diese entstandene Matrix besser darstellen zu können, wird anschließend eine Clusteranalyse durchgeführt (Abb. 4-6).

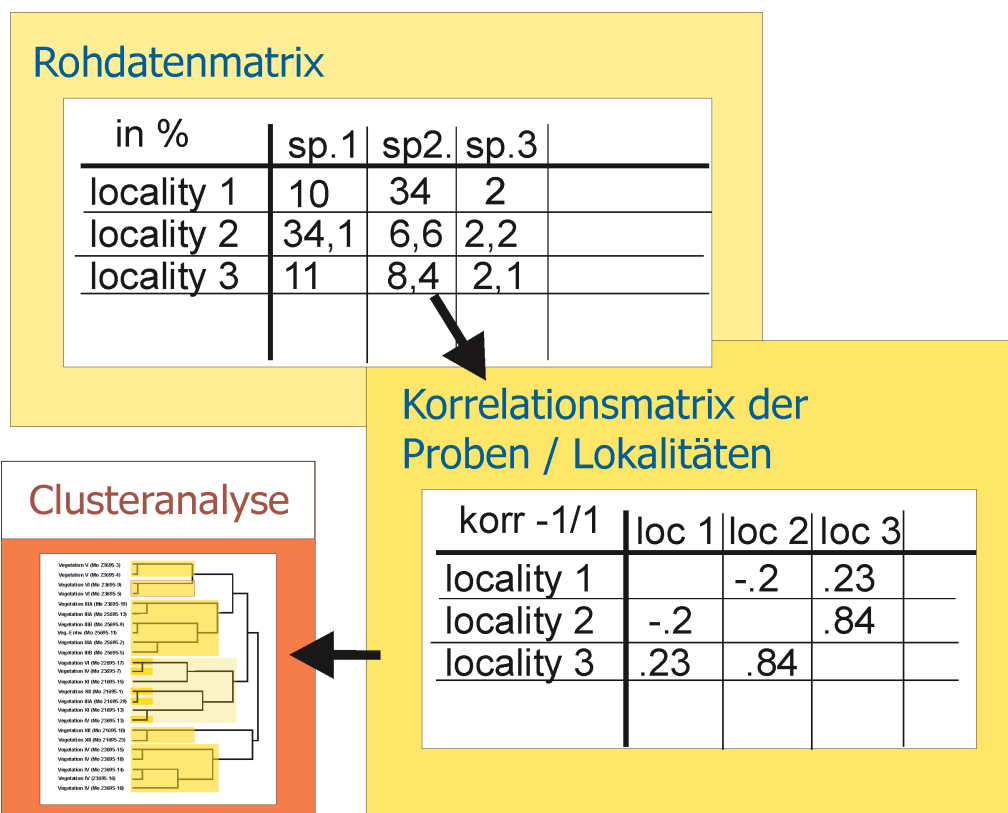


Abbildung 4-6: Methodik der Clusteranalyse mit vorgeschalteter Korrelationsanalyse.

4.3.3 Ordinationsverfahren I: Faktorenanalyse

Die Faktorenanalyse reduziert die Anzahl der Variablen auf neue, aussagekräftigere Variablen, Faktoren genannt. Als Ergebnis erhält man Faktorwerte und Faktorladungen. Die Faktorwerte, die den Variablen zugeordnet sind, kennzeichnen den Einfluss der einzelnen Variable auf den jeweiligen Faktor. Werte über 0,4 gelten als signifikant (Brosius 1998; Bruch 1998). Die Faktorladungen sind die aus der Analyse errechneten Werte der neuen Variablen, also der Faktoren. Die in dieser Arbeit verwendete Methode ist die Hauptkomponentenanalyse an einer Korrelationsmatrix. Um die Interpretation zu erleichtern, ist die Matrix der Faktorladungen mittels der Varimax-Methode rotiert. Dabei dreht man die Achsen (= Faktoren) so, dass die Anzahl von Variablen mit hohen Faktorladungen minimiert wird. Das hat zur Folge, dass die in das neue Koordinatensystem geplotteten Fälle nahe bei den Achsen stehen und damit den Faktoren besser zugeordnet werden können (Brosius 1998).

Im R-Modus wendet man eine Faktorenanalyse auf die normale Datenmatrix an, in der die Palynomorphen die Variablen darstellen (Abb. 4-7). Dabei werden die Palynomorphen auf Faktoren reduziert. Aus den Faktorwerten lässt sich ableiten, welchen Einfluss die jeweilige Palynomorphe auf den Faktor hat. Setzt man voraus, dass die Zusammensetzung der Palynomorphenvergesellschaftungen mit der umgebenden Vegetation gekoppelt ist, sollten sich aus den wichtigsten Palynomorphen je Faktor die verschiedenen Vegetationseinheiten ableiten lassen. Anhand der Faktorladungen kann dann der Einfluss des jeweiligen Faktors auf den Standort abgelesen werden. Im Idealfall repräsentieren die Faktoren Vegetationseinheiten oder übergeordnete ökologische Systeme. Die vegetationskundlich vergleichbaren Standorte sollten damit ähnliche Faktorladungen aufweisen.

Es ist auch möglich, die Faktorenanalyse an der transponierten Datenmatrix durchzuführen (dem sogenannten Q-Modus). In diesem Fall stellen die Probenpunkte die Variablen dar und

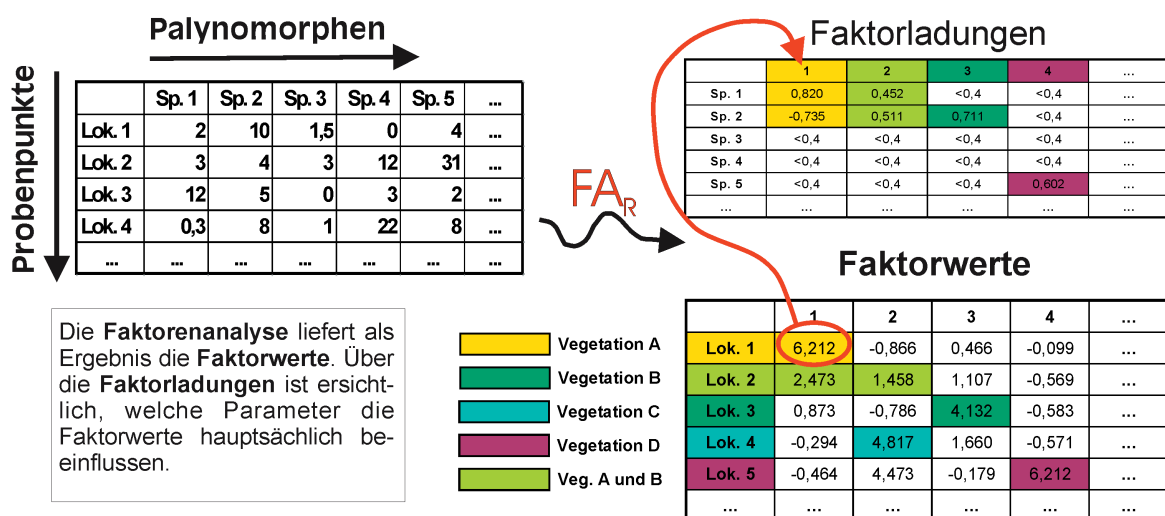


Abbildung 4-7: Prinzip der Faktorenanalyse am Beispiel des R-Modus. Weitere Erläuterungen siehe Text.

die Palynomorphen die Fälle. Aus den Faktorwerten lassen sich die vergleichbaren Standorte ablesen. Die Faktorladung zeigt auf, welche Palynomorphen bei welcher Standort-Gruppe bestimmend sind. Die Faktorladungen repräsentieren somit die vegetationskundliche Zusammensetzung der Standort-Gruppen.

Je nach dem Verhältnis von Probenanzahl zu Anzahl der Palynomorphen-Typen funktioniert der Q- oder der R-Modus besser (ter Braak 1995). Bei einer eindeutigen Zuordnung liefern R- und Q-Modi vergleichbare Ergebnisse. Für die im folgenden Kapitel 4.3.4 dargestellten verwandten Methoden konnten Digby & Kempton (1987) und ter Braak (1995) aufzeigen, dass im R- und Q-Modus nahezu identische Ergebnisse erzielt werden.

4.3.4 Ordinationsverfahren II: Korrespondenzanalyse, Komponentenanalyse und Redundanzanalyse

Vom Prinzip her ist das Ziel der in diesem Kapitel aufgeführten Methoden vergleichbar mit dem der Faktorenanalyse (Kapitel 4.3.3). Die Faktorenanalyse untersucht die Korrelationen zwischen den Variablen und errechnet die hinter den Variablen vermuteten verborgenen Faktoren (Dimensionsreduktion). Dagegen beziehen die im Folgenden dargestellten Verfahren die größtmögliche Varianz mit ein (<http://ordination.okstate.edu/>; Jongman et al. 1995; Leps & Smilauer 2003; ter Braak & Smilauer 1998). In Lechterbeck (2001) wird die nicht eindeutige Terminologie der nahe verwandten Verfahren diskutiert. Bei diesen Ordinationsverfahren kann man neben den Variablen auch Umweltparameter und Kovariable angeben. Die Variablen repräsentieren bei ökologischen Fragestellungen in der Regel die am Standort vorkommenden Taxa. Umweltparameter sind z.B. ein chemischer Gradient wie der Salzgehalt in einem Transekt am Meeresrand oder die Konzentration eines Schadstoffes in anthropogen beeinflussten Gebieten.

Je nach Fragestellung und der Beschaffenheit der Daten müssen andere Methoden verwendet werden. Tabelle 4-1 zeigt die wichtigsten Unterschiede zwischen den für diese Untersuchung in Frage kommenden Verfahren.

Bei einem Vorgehen nach einer ‚direct gradient analysis‘-Methode wird die Varianz der Variablen über die angegebenen Umweltparameter erklärt. Die Fragestellung ähnelt damit der einer kanonischen Diskriminanzanalyse (Kapitel 4.3.1). Bei einer ‚indirect gradient analysis‘-Methode werden die Umweltparameter nicht in die Erklärung der Varianz einbezogen. Man errechnet also zuerst die Ordinationsachsen über die Varianz innerhalb der Taxa. Dies geschieht durch eine Drehung der n-dimensionalen Matrix im Raum, bis die Variablen sich möglichst gut den Achsen zuordnen lassen. Falls Umweltparameter vorhanden sind, werden in einem weiteren Schritt deren Ordinationswerte analog den Variablen berechnet. Es kann dadurch gezeigt werden, ob einer der Umweltparameter mit der Varianz der Variablen korreliert. Bei den Methoden nach der direct gradient analysis wird hingegen vorausgesetzt, dass der oder die Umweltparameter die Artzusammensetzung beeinflussen.

	Lineare Kombination bei linear verteilten Variablen	Gewichteter Durchschnitt bei unimodal verteilten Variablen
unconstrained = indirect gradient analysis "Ohne Umweltparameter"	PCA (Principal Component Analysis)	CA (Correspondence Analysis) DCA (Detrended Correspondence Analysis)
constrained = direct gradient analysis "Mit Umweltparametern"	RDA (Redundancy Analysis)	CCA (Canonical Correspondence Analysis) DCCA (Detrended Canonical Correspondence Analysis)

Tabelle 4-1: Übersicht über verschiedene Ordinationsmethoden. Hervorgehoben sind die in dieser Untersuchung verwendeten Methoden. Weitere Anmerkungen siehe Text. Tabelle nach Leps & Smilauer (2003).

Neben den Umweltparametern kann man sogenannte Kovariable definieren. Kovariable sind Umweltparameter, deren Effekt man vor der Ordination herausrechnen möchte. Ein Beispiel hierfür wäre zum Beispiel die Untersuchung von Fettwiesen in den Alpen in Hinblick auf den Einfluss verschiedener Managementmethoden auf die Artenzusammensetzung. Die Höhe ist in diesem Fall als Kovariable zu definieren, um den Einfluss der Höhenlage auf die Pflanzengesellschaften herauszufiltern.

Detrended-Methoden (DCA und DCCA) versuchen den sogenannten arch-effect zu entfernen und entzerren die in der Korrespondenzanalyse komprimierten Enden. Da in den hier untersuchten Daten dieser Effekt nicht auftritt, wird für genauere Informationen auf Gauch (1982), Kent & Coker (1992) und Pielou (1984) verwiesen.

Ob die Variablen linear oder unimodal verteilt sind, kann an der maximalen Gradientenlänge abgelesen werden. CANOCO berechnet diese bei der DCA. Daher führt man zunächst eine DCA durch. Wenn die maximale Gradientenlänge >4 ist, sollte eine der Methoden mit gewichtetem Durchschnitt verwendet werden. In Frage kommen also die CA, DCA, CCA oder DCCA (Tab. 4-1). Falls die Länge <3 ist, sind Methoden, die lineare Kombinationen berücksichtigen, besser geeignet. Das sind die PCA oder die RDA (Tab. 4-1). Liegt die Gradientenlänge zwischen 3 und 4, sind alle Methoden möglich (Leps & Smilauer 2003, ab Seite 50). Die Gradientenlänge ist ein Maß für die beta-Diversität (species turnover). Eine hohe beta-Diversität deutet auf eine große Heterogenität der Proben hin. Da bei den hier untersuchten Datensätzen, mit Ausnahme des Datensatzes FD , die maximale Länge der Gradienten 2 ist, wird vor allem die RDA und PCA verwendet. Zunächst sollte man davon ausgehen, dass Arten immer unimodal verteilt sind (Abb. 4-8a). Das trifft zu, wenn der gesamte Lebensbereich durch die untersuchten Standorte abgedeckt ist. Wenn man

jedoch nur einen kleinen Ausschnitt betrachtet, erhält man eine scheinbar lineare Verteilung (Abb. 4-8b). Dies kann über die beta-Diversität indirekt abgeschätzt werden. Bei einer hohen Homogenität der Artenzusammensetzung und einer daraus resultierenden geringen beta-Diversität werden vermutlich viele der vorkommenden Arten nicht in ihrer gesamten ökologischen Breite erfasst.

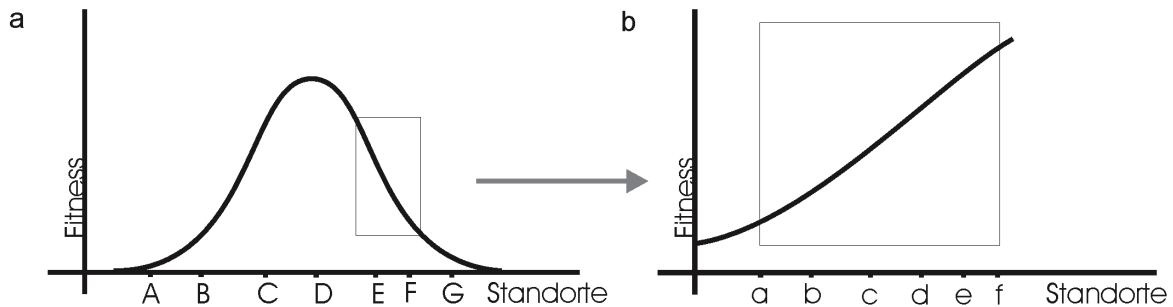


Abbildung 4-8: Artenverteilung a: unimodal, b: scheinbar linear (Ausschnitt aus a).

4.4 Klimaanalyse mit Hilfe des Koexistenz-Ansatzes

Der Koexistenz-Ansatz wurde von Mosbrugger & Utescher (1997) entwickelt, um tertiäre Floren zur Quantifizierung von Umwelt- bzw. Klimaparameter zu verwenden. Ein Problem bei der Analyse fossiler Floren ist die Unvollständigkeit der Daten. Eine komplette „Vegetationsaufnahme“ ist deswegen nur in Ausnahmefällen möglich. Auch treten taphonomische Effekte wie sekundärer Transport oder Umlagerungen auf. Deswegen wurde nach einer Methode gesucht, durch die man möglichst viele klimatologische Informationen erhält. Im ersten Schritt werden den fossilen Taxa nächste lebende Verwandte (NLR = „nearest living relatives“) zugeordnet. Man geht davon aus, dass fossile Taxa ähnliche Ansprüche wie ihre NLR haben. Bei den fossilen Taxa kann es sich sowohl um Makro- als auch um Mikroreste handeln. Auf Grund der heutigen Verbreitungsgrenzen werden von diesen NLR die Minima- und Maxima-Werte der jeweiligen Klimaparameter bestimmt. Der zweite Schritt ähnelt dem indicator species-Ansatz (vergleiche Birks 1981 und Kap. 2). Dabei werden für jeden Parameter die Existenzbereiche der einzelnen NLR übereinandergelegt, die resultierende Schnittmenge ergibt dann das Koexistenzintervall. Das Paläoklima liegt innerhalb der ermittelten Koexistenzintervalle (Abb. 4-9).

Die Klimaanalysen werden mit Hilfe des in der Arbeitsgruppe Mosbrugger entwickelten Programmpaketes ClimStat v1.00 (1998-1999) durchgeführt. Die der Auswertung zugrunde liegenden Daten (Stand 2004) stammen aus der Palaeoflora-Databse (http://www.geologie.uni-bonn.de/Palaeoflora/Palaeoflora_home.htm). Im Augenblick erfasst die Datenbank ungefähr 3.600 tertiäre Pflanzentaxa mit Informationen zu ihren NLR und deren Klimaparametern.

Zu Fehlinterpretationen können führen:

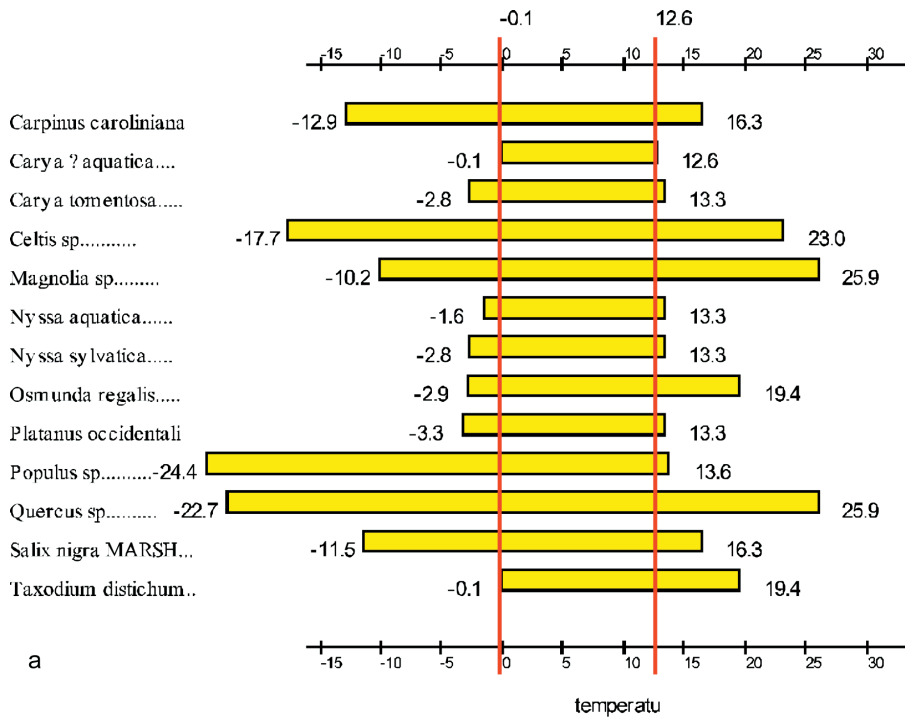
1. Falsch zugeordnete NLR (entweder auf Grund einer Falschbestimmung in der fossilen Probe oder durch eine falsche Zuordnung in der Datenbank)
2. Falsch erhobene bzw. aus der Literatur ermittelte Klimawerte
3. Evolutionäre Änderungen der NLR, die veränderte Umwelthanpassungen zur Folge haben

Solche Fehler können zu zwei unterschiedlichen Intervallen führen und dadurch erkannt werden. In Abbildung 4-9b schließen sich zum Beispiel die Intervalle von *Ilex cassine* und *Nuphar luteum* aus (grüne Pfeile).

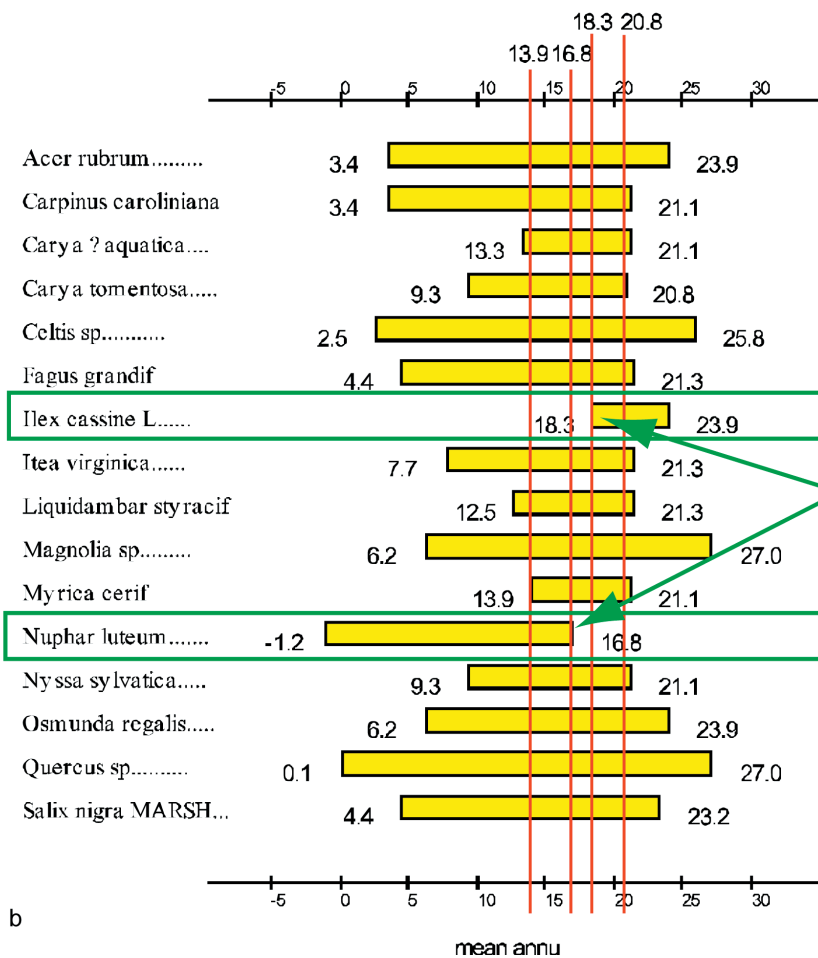
Abschließend sind in Tabelle 4-2 die an den verschiedenen Datensätzen angewendeten Methoden aufgelistet.

	DA	C _A	C _B	FA	DCA	PCA	RDA	CA	CCA
FD	x	x	x	x	x	x		x	x
MD-I	x	x	x						
MD-II _{%P}	x	x	x	x	x	x			
MD-II _{aP}	x	x	x		x	x			
MD-II _{0-1P}		x							
zMD-II _{%P}	x	x	x	x	x	x	x		
zMD-II _{aP}	x	x	x		x	x			

Tabelle 4-2: Datensätze und verwendete Methoden im Überblick. DA: Diskriminanzanalyse, C_A: Clusteranalyse an Probenpunkten, C_B: Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix der Probenpunkte, FA: Faktorenanalyse, DCA: Detrended Correspondence Analysis, PCA: Principal Component Analysis, RDA: Redundancy Analysis, CA: Correspondence Analysis, CCA: Canonical Correspondence Analysis.



a



b

Abbildung 4-9: Koexistenzansatz: Beispiele aus Datensatz. a) Idealfall, b) Zwei Intervalle, die auf einen Fehler hindeuten (siehe Erläuterungen im Text).

5 Vergleich der Pollenspektren mit der umgebenden Vegetation

5.1 Datensatz FD

Diskriminanzanalyse

In Abb. 5-1 ist das Streudiagramm aller Vegetationsgruppen dargestellt. Die Probenpunkte einer Vegetationseinheit sind durch gleiche Farben gekennzeichnet. Zusätzlich sind in gelb noch die Gruppenzentroiden eingetragen. Auf den ersten Blick lässt sich erkennen, dass sich die einzelnen Vegetationseinheiten sehr gut auftrennen. Hingewiesen werden soll auch auf die Skala. Der Abstand zwischen der Gruppe der Standorte im brackish marsh und der in den cypress hammocks beträgt bei der Funktion 1 fast 140. Bei der Funktion 2 beträgt der maximale Abstand zwischen zwei Gruppenzentroiden fast 100. Auch kann die Anordnung der Gruppen in dem neu geschaffenen Diskriminanzraum der ersten beiden Funktionen ökologisch interpretiert werden. Die drei stärker von Wasser beeinflussten Einheiten (mangrove environment, fresh-water marsh und brackish marsh) stehen dichter beieinander, und die

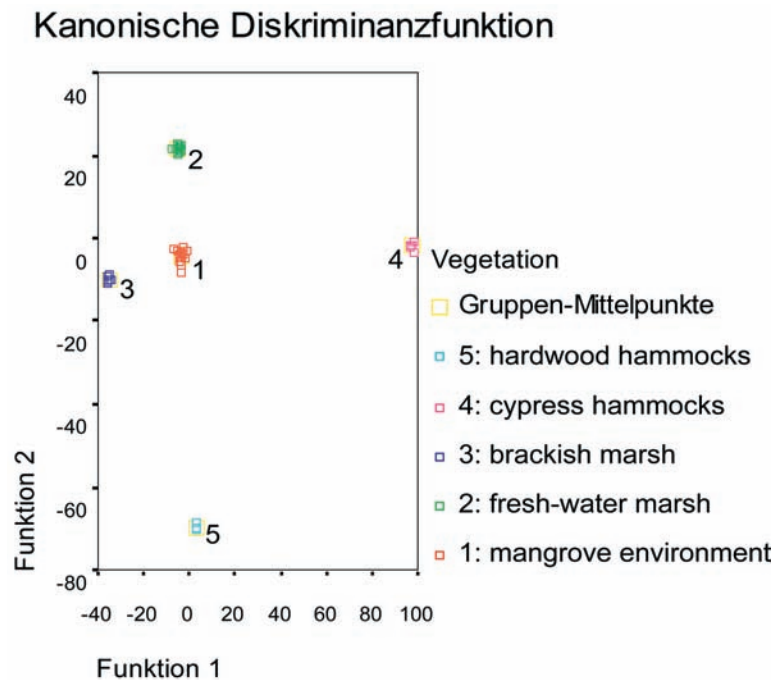


Abbildung 5-1: Streudiagramm aller Gruppen der Diskriminanzanalyse am FD. Die x-Achse stellt die erste und die y-Achse die zweite Diskriminanzfunktion dar.

trockeneren Standorte cypress hammocks und hardwood hammocks sind von diesen besser abgetrennt. Auch wenn beide Vegetationseinheiten vom Namen her verwandt klingen, sind sie doch sowohl ökologisch als auch von der Artenzusammensetzung her vollständig unterschiedlich (vgl. Kap. 3.1.1). Die Zuordnung zu den verschiedenen Achsen ist deswegen gerechtfertigt. Allerdings können aus den ersten beiden Diskriminanzfunktionen keine ökologischen Parameter wie zum Beispiel der Salzgehalt oder die Überflutungsdauer abgeleitet werden.

Clusteranalyse an den Probenpunkten

Die Auswertung der direkt an den Probenpunkten durchgeführten Clusteranalyse bestätigt nur teilweise das erwartete Ergebnis, dass die Vegetationseinheiten eineindeutig aufgetrennt werden (Abb. 5-2a und b). Das mangrove environment ist in den beiden besten Analysen bis auf eine Ausnahme (Probe 64-33) als ein deutliches Cluster abgetrennt. In diesen beiden Analysen findet man zudem in dem Cluster des mangrove environment zusätzlich den

Probenpunkt 64-11, der dem brackish marsh zuzuordnen ist. Auch der brackish marsh bleibt in den meisten Fällen als ein Cluster erhalten. Der fresh-water marsh dagegen trennt sich in fast allen Analysen in zwei Teile auf. Das bedeutet, dass der fresh-water marsh und der brackish marsh zu einem großen marsh-Cluster zusammenfallen. Die cypress hammocks bilden meistens einen eigenständigen Cluster, der jedoch nur drei bzw. vier der fünf Probenpunkte umfasst. Von den drei Probenpunkten der hardwood hammocks trennt sich sogar nur ein Probenpunkt, Nummer 62-35, als stabiler eigenständiger „Cluster“ ab. Die anderen beiden Standorte clustern innerhalb der marsh-Gruppe. Im besten Fall ist eine Auflösung von 90% möglich.

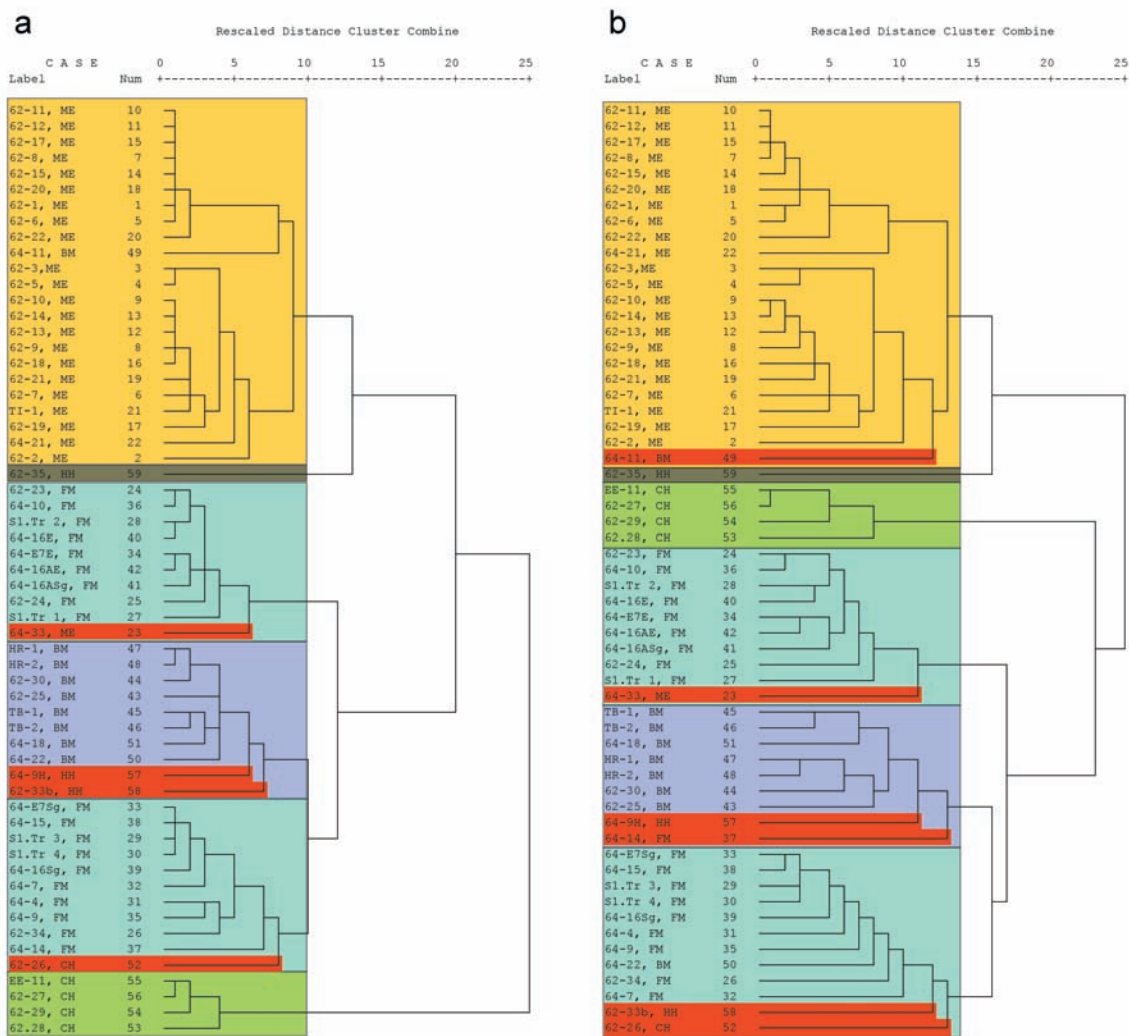


Abbildung 5-2: Ergebnis der Clusteranalyse am FD . a) Methode: Linkage innerhalb der Gruppen mit dem Intervallmaß der quadrierten euklidischen Distanz; b) Methode: Linkage innerhalb der Gruppen mit dem Intervallmaß der euklidischen Distanz. Die Farben stehen für die Vegetationseinheiten, und die Probenpunkte, die falsch zugeordnet werden, sind rot unterlegt.

Vergleicht man dieses Ergebnis jedoch mit der 100%igen Auftrennung durch die Diskriminanzanalyse (DA), lassen sich daraus zwei Schlussfolgerungen ziehen:

- Wie zu erwarten, können mit Hilfe der DA von den Palynomorphengehalten Rückschlüsse auf die Vegetation gezogen werden.
- Eine Auftrennung durch die Clusteranalyse führt nur bei 90% der Probenpunkten zum gewünschten Ergebnis, es spielen offensichtlich noch andere Faktoren eine Rolle. Diese anderen Faktoren haben also eine Auswirkung auf die Häufigkeiten der Palynomorphen.

Dieses Ergebnis stimmt mit den Beobachtungen von Riegel (1965) überein. Riegel hat in seiner 1965 erschienen Dissertation jedoch nur das Verhältnis einzelner Palynomorphen in Bezug auf die umgebende Vegetation sowie deren Häufigkeitsveränderung entlang eines Transektes untersucht.

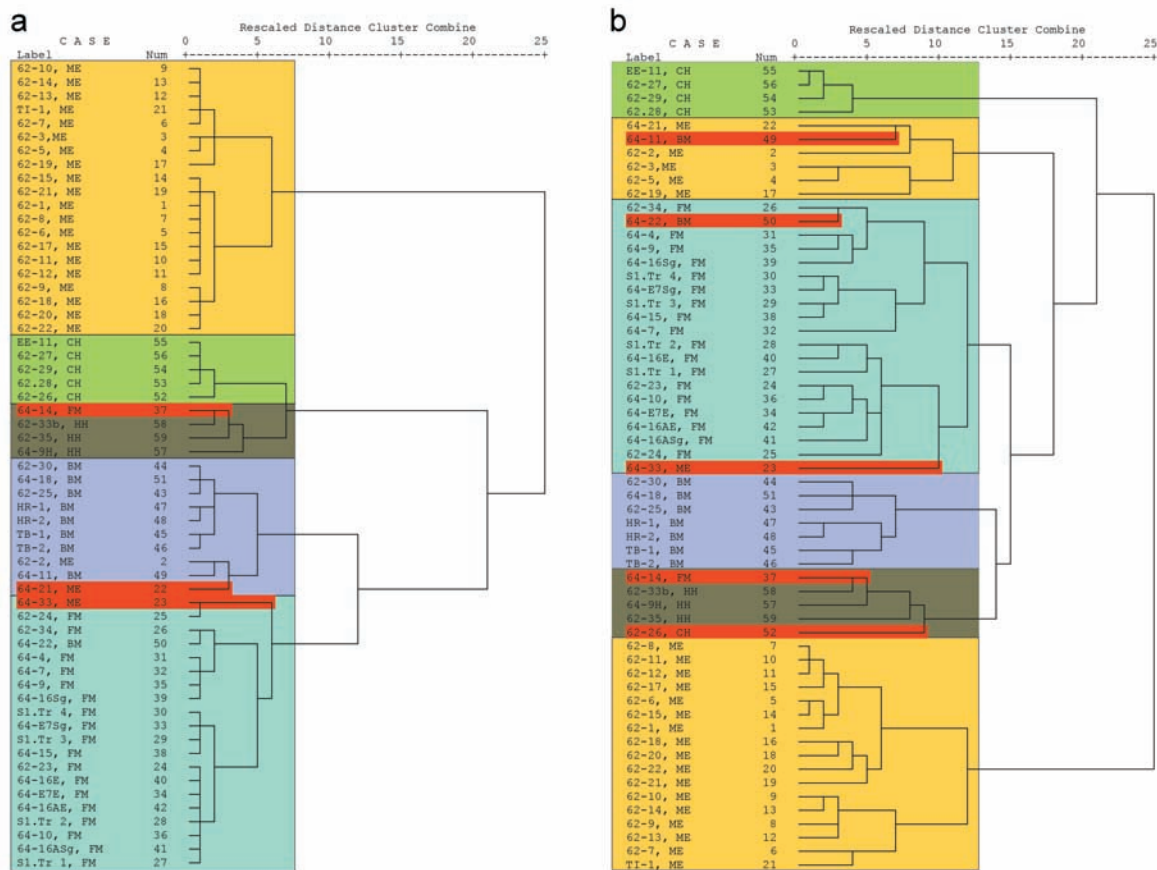


Abbildung 5-3: Ergebnis der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix des FD . a) Korrelationsmatrix nach Ähnlichkeiten mit Pearson als Maß; Clusteranalyse mit der Methode des entferntesten Nachbarn und dem Intervallmaß der quadrierten euklidischen Distanz. b) Korrelationsmatrix nach Unähnlichkeiten mit der quadrierten euklidischen Distanz als Maß; Clusteranalyse mit der Methode des entferntesten Nachbarn und dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat. Vergleiche weitere Anmerkungen zu Abb. 5-2.

Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix der Probenpunkte

Das Ergebnis der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix der Probenpunkte stimmt besser mit den Vegetationseinheiten überein als das Ergebnis der Clusteranalyse ohne die vorge-

schaltete Korrelationsanalyse (Abb. 5-3a). In diesem Fall können alle Vegetationseinheiten aufgetrennt werden. Nur vier Probenpunkte (drei aus dem mangrove environment und eine aus dem fresh-water marsh) sind dem falschen Cluster zugeordnet. Die Fehlerquote liegt bei 7%. Die beiden Cluster der cypress hammocks und hardwood hammocks liegen sehr nahe beieinander. Deswegen besteht die Gefahr, dass diese beiden Cluster als eine Vegetationseinheit angesehen werden. Die vorgeschaltete Korrelationsanalyse vermindert also den Einfluss anderer Faktoren, die bei der Bildung der Palynoflora eine Rolle spielen.

Das Hauptproblem bei der Clusteranalyse ist, dass man viele mögliche Lösungen erhält. Wie aber wählt man die richtige Lösung aus, ohne das Ergebnis zu kennen? Einige Bäume scheiden durch ihre Architektur aus. Betrachtet man jedoch ein anderes Dendrogramm der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix (Abb. 5-3b), so wird in diesem Fall das mangrove environment in zwei voneinander getrennte Cluster aufgeteilt. Um dieses Problem zu lösen, sind die Clusterzugehörigkeiten der durchgeführten Analysen (jeweils auf fünf Cluster bezogen) als neue Variable definiert worden. An dieser Matrix ist wiederum eine Clusteranalyse mit und eine Analyse ohne vorgeschalteter Korrelationsanalyse durchgeführt worden (Abb. 5-4). Dadurch sollte man die Gruppierungen von Probenpunkten, die häufig miteinander clustern, deutlicher erkennen können. Dies bestätigt sich jedoch nicht. Die Analysen zu diesem Versuch befinden sich auf der beigelegten Daten-CD. Damit man

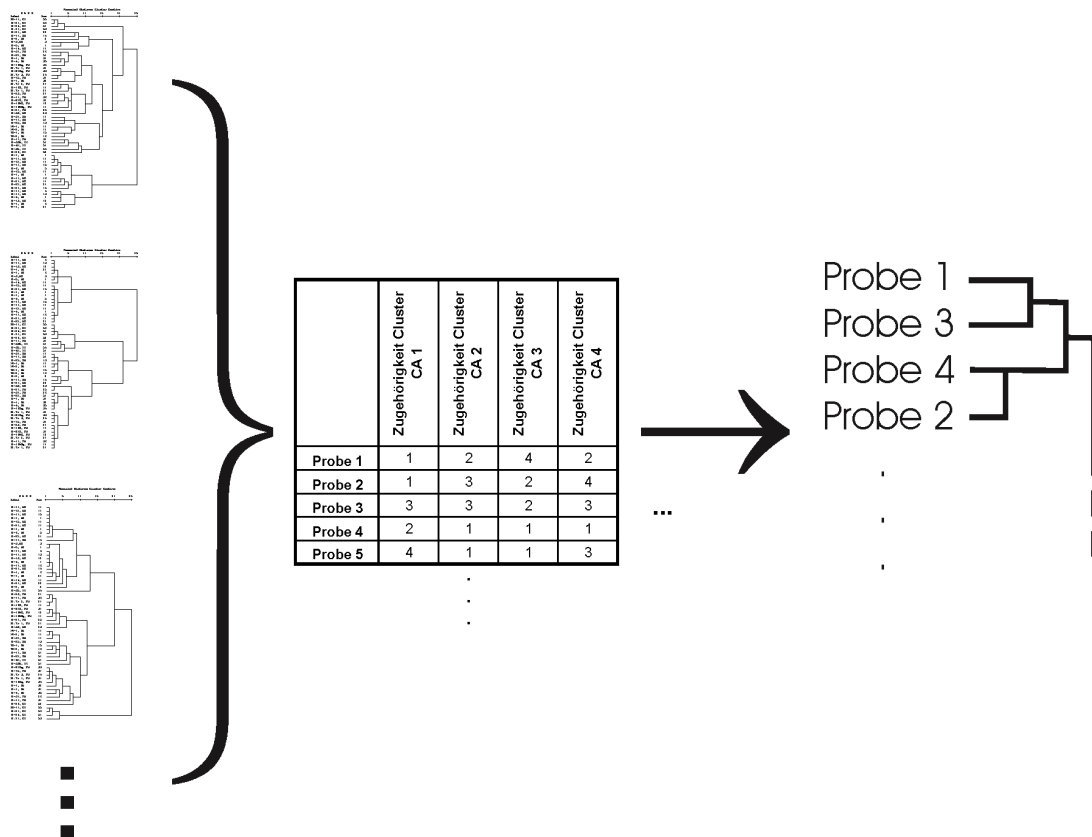


Abbildung 5-4: Clusteranalyse an Ergebnissen der verschiedenen Clusteranalysen. CA x steht für die x-te Clusteranalyse. Die Zahlen in der mittleren Tabelle geben die Clusterzugehörigkeit der jeweiligen Probe zur entsprechenden Clusteranalyse an.

die verschiedenen Lösungsmöglichkeiten einer Clusteranalyse besser interpretieren kann, sollten noch weiterführende Studien folgen.

Ordinationsverfahren I: Faktorenanalyse

Im R-Modus sowohl mit kompletter Matrix (FD) als auch mit reduzierter Matrix (rFD) in der die seltenen Formen ausgespart sind, kann durch die Faktorenanalyse keine gute Übereinstimmung der Vegetationseinheiten mit den Faktoren erkannt werden (Tab. 5-1a-d). In den Anlagen 13 und 14 sind die Faktorwerte und -ladungen im Detail aufgeführt. In Tabelle 5-1a und b werden die Faktorladungen zusammengefasst dargestellt. Für jede Vegetationseinheit ist die Anzahl der höchsten Faktorladungen je Faktor angegeben. Falls ein Faktor

a

Zusammenfassung: Faktorladungen (FD)

	Faktoren					
	1	2	3	4	5	6
bm	2	0	2	1	3	1
ch	0	0	0	4	0	1
fm	9	1	0	11 (-)	1 (-)	1
hh	0	1	0	2	0	0
me	18 (-)	0	2	2	2	2 (-)

b

Zusammenfassung: Faktorladungen (rFD)

	Faktoren					
	1	2	3	4	5	6
me (23)	8 (-)	0	3 (-)	0	2, 1(-)	3
fm (19)	14	1	1, 2(-)	1	3	0
bm (9)	0	1	5	0	1, 2(-)	2
ch (5)	0	1	0	0	1 (-)	3(-)
hh (3)	0	2	1 (-)	0	0	2 (-)

c

Datensatz FD

Faktorzusammensetzung (Faktorwerte)

1	Cyperaceae (0,712)	4	cf.Ovoidites (-0,477)
	Triporate T2 (0,710)		Rhabdadenia (0,644)
	Rhizophora (-0,676)		Pinus (-0,598)
	cf.Ovoidites (0,674)		Eugenia (0,542)
	Avicennia (-0,622)		Salix (0,480)
	Triporate T1 (0,535)		Nymphaea (-0,469)
	Sagittaria (0,513)		Brevicolpate (0,438)
	Utricularia (0,504)	5	Oth.Spores+Unid.
	Anacardiaceae (-0,441)		Rhus
	Tricolpate T1 (-0,437)		Caryophyllac
	Rapanea (0,420)		Fraxinus
2	Sapotaceae		Sphagnum
	Tricolp(or)ate Unid.		Polycolpate
	Tricolpate T3		Typha
	Polygonum Persic.		Ilex
	Vitis	6	Cephalanth.
	Ficus		Umbelliferae
	Oth.Spores+Unid.		Perprolate Tricol.
	Monocol.Oth		TricolporatT4
	Others&Unid.		
3	ReticulateTet		
	Ericaceae		
	Laguncularia		
	Osmunda		
	Conocarpus		

d

Datensatz rFD

Faktorzusammensetzung (Faktorwerte)

1	cf.Ovoidites	3	Typha
	Rhizophora		Triporate T2
	Pinus		Cyperaceae
	Utricularia		Fraxinus
	Nymphaea		Ilex
	Avicennia		Triporate T1
	Anacardiaceae		Tripora.Other
	Tricolpate T1		Quercus
	Monocol.Oth	4	Cephalanth.
	Cyperaceae		Umbelliferae
	Sagittaria		TricolporatT4
	Conocarpus		Perprolate Tricol.
2	Sapotaceae	5	Granular Inap
	Tricolp(or)ate Unid.		Sagittaria
	Polygonum Persic.		Morus
	Vitis		Amaranthac.
	Ficus		Gramineae
	Monocol.Oth	6	Osmunda
	Oth.Spores+Unid.		Laguncularia
	Others&Unid.		Conocarpus
			Salix
			Monocol.T3

Tabelle 5-1: Faktorenanalyse im R-Modus an FD und rFD. Zusammenfassung der Faktorladungen des Datensatzes a) FD und b) rFD; Angabe der wichtigsten Palynomorphen je Faktor für c) FD und d) rFD. me: mangrove environment, fm: fresh-water marsh, bm: brackish marsh, ch: cypress hammocks, hh: hardwood hammocks. Weitere Erläuterungen siehe Text.

durch negative Faktorladungen charakterisiert ist, steht ein Minus in einer Klammer hinter der Anzahl der Fälle. Zu erkennen ist, dass die Faktoren keine einfache Beziehung zu den Vegetationseinheiten aufweisen (Tab. 5-1a, b). Vor allem in der Tabelle 5-1b fällt auf, dass ein Faktor sowohl negativ als auch positiv mit einer Vegetationseinheit verknüpft ist. Das darf nicht der Fall sein, wenn die Faktoren Vegetationseinheiten repräsentieren. Der Theorie nach sollte die Faktorenanalyse an dem reduzierten Datensatz bessere Ergebnisse liefern (Bruch 1998). Dies trifft hier nicht zu. Die Ergebnisse des FD sind besser zu interpretieren als die des $\pm FD$. Im Folgenden wird deswegen nur auf die Ergebnisse des FD eingegangen (Tab. 5-1a, c). Versucht man nun, die Faktoren vegetationskundlich zu deuten, muss man die zugehörigen Faktorwerte betrachten (Tab. 5-1c). Den Faktorladungen nach lässt sich der Faktor 1 vor allem mit dem mangrove environment in Verbindung bringen (negativer Zusammenhang). Das stimmt damit überein, dass die Faktorladung unter anderem durch *Avicennia* und *Rhizophora* bestimmt wird (mit negativen Faktorwerten; Tab. 5-1c). Dass dieser Faktor durch die in dem fresh-water marsh verbreiteten Arten *Sagittaria* und *Utricularia* positiv beeinflusst wird, passt mit dem positiven Vorzeichen der Ladungen zusammen (Tab. 5-1a). Die Proben aus dem fresh-water marsh haben also positive Ladungen, die aus dem mangrove environment dagegen negative. Die negative Ladungen des Faktors 4 der Proben des fresh-water marsh stimmen nicht mit den zugehörigen Palynomorphen überein. Sowohl *Salix* als auch *Nymphaea* stellen Arten dar, die in dem fresh-water marsh zu erwarten sind. *Salix* sollte also wie *Nymphaea* einen negativen Faktorwert aufweisen (Tab. 5-1c). Auf diese Art könnte man nun alle Faktoren interpretieren. Allerdings hat bereits diese kurze Betrachtung gezeigt, dass eine verlässliche vegetationskundliche Interpretation der Faktoren nur schwer möglich ist.

Im Q-Modus hingegen ist bei den Faktorwerten eine bessere Korrelation erkennbar (Tab. 5-2, Anl. 15). Der Faktor 1 ist mit dem mangrove environment korrelierbar. Der fresh-water marsh wird sowohl nur durch den Faktor 2 gebildet, als auch durch eine Kombination von Faktor 2 und 3. Das stimmt mit den Ergebnissen der Clusteranalyse an den Probenpunkte (C_A) überein, in denen der fresh-water marsh oft in zwei Cluster unterteilt wird (s.o.). Alle Probenpunkte, die nur durch den Faktor 2 charakterisiert werden, fallen bei der C_A in einen Cluster (Abb. 5-2a) und stehen näher bei dem Cluster des brackish marsh. Die durch

Anzahl Faktorwerte >0,4 je Faktor

	1	2	3	4	5	6
me	22	1	4	0	0	0
bm	3	3	1	8	0	1
fm	0	17	11	1	0	1
ch	0	0	0	0	5	0
hh	0	0	0	1	0	2

Tabelle 5-2: Zusammenfassung der Faktorwerte der Faktorenanalyse im Q-Modus am Datensatz FD . Weitere Erläuterungen siehe Text. Abkürzungen vergleiche Tab. 5-1.

den Faktor 2 und 3 charakterisierten Probenpunkte stimmen bis auf zwei mit denjenigen überein, die bei der C_A einen eigenen Cluster bilden. Die beiden Probenpunkte 64-15 und S1.Tr3, die nach der C_A nicht durch den Faktor 2 beeinflusst sein sollten, zeigen Faktorladungen, die nur wenig über dem Schwellenwert von 0,4 liegen. Der brackish marsh wird durch den

Faktor 4 gesteuert. Faktor 5 kontrolliert die cypress hammocks und Faktor 6 die hardwood hammocks. Damit ist eine Korrelation zwischen den Faktorwerten und den Vegetationseinheiten gegeben. Nur fünf der 59 Probenpunkte (12%) lassen sich nicht zuordnen (siehe grau unterlegte Zeilen in Anlage 15).

Die Faktorladungen zeigen an, welche Taxa durch die oben beschriebenen Faktorwerte besonders beeinflusst werden. Dazu sind in Tabelle 5-3 die für die jeweiligen Vegetationseinheiten relevanten Faktoren und deren Palynomorphen-Typen aufgelistet, die für den jeweiligen Faktor die höchste Ladung besitzen. Die komplette Tabelle der Faktorladungen kann der Anlage 15 entnommen werden. In der Tabelle 5-3 sind diejenigen Palynomorphen-Typen grau unterlegt, die nach Riegel (1965) in den entsprechenden Vegetationseinheiten vorkommen. Das Ergebnis stimmt mit der floristischen Charakterisierung (vergleiche Kap. 3.1.1) überein: Die Mangrove *Avicennia*, die auf den Bereich der Mangrovenwälder beschränkt ist, ist palynologisch auch nur an Probenpunkten der Mangrovenwäldern stärker anzutreffen. Die salztolerantere *Rhizophora* wird, wenn auch mit einer geringeren Faktorladung, durch den brackish marsh erklärt. Die Gattungen *Sagittaria* und *Nymphaea* sind charakteristisch

für den fresh-water marsh, dies zeigt sich auch bei den Faktorladungen. Diese beiden Gattungen erklären nur die Faktoren des fresh-water marsh, nicht jedoch den Faktor des brackish marsh. Dies trifft auch auf den Faktor 5 zu, der vor allem durch *Taxodium* gekennzeichnet ist. Er repräsentiert die Standorte der cypress hammocks, in denen *Taxodium* hauptsächlich verbreitet ist. Das signifikante Auftreten von *Pinus*-Pollen in den Proben der fresh-water marsh-Vergesellschaftungen lässt sich vermutlich auf den Transport über die Flüsse zurückführen, da die Kiefernwälder in dem erhöhten Hinterland wachsen, welches in die Everglades entwässert. Der Transport über die Luft spielt eine untergeordnete Rolle, da in diesem Fall *Pinus* auch in den anderen Faktoren mit einer höheren Faktorladung vertreten sein müsste.

	Palynomorphen-Typ (Faktorladung)
Mangrove Environment (Faktor 1)	<i>Rhizophora</i> (7,656) <i>Pinus</i> (1,277) Chenopodiaceae (0,526) <i>Avicennia</i> (0,496)
Brackish Marsh (Faktor 4)	Tripor2 (6,268) <i>Conocarpus</i> (2,515) Cyperaceae (2,339) Polypodiaceae (1,221) Chenopodiaceae (0,956) Compositae (0,878) <i>Osmunda</i> (0,846) <i>Rhizophora</i> (0,600) <i>Typha</i> (0,579)
Fresh-Water Marsh (Faktor 2 und 3)	<i>Pinus</i> (6,894) Ovoidites (2,374) Triporat (1,395) Cyperaceae (1,102) <i>Sagittaria</i> (0,995) <i>Nymphaea</i> (0,900) Chenopodiaceae (7,639) <i>Batis</i> (1,183) Nymphaeaceae (0,851)
Cypress Hammocks (Faktor 5)	<i>Taxodium</i> (7,861) Compositae (0,508)
Hardwood Hammocks (Faktor 6)	Polypodiaceae (6,167) <i>Cephalanthus</i> (2,491)

Tabelle 5-3: Faktorladungen der Faktorenanalyse im Q-Modus am FD. Die kompletten Daten sind der Anlage 15 zu entnehmen.

Ordinationsverfahren II: DCA

Im Gegensatz zu den anderen Datensätzen ist die durch die DCA errechnete beta-Diversität größer als drei (vgl. Kap. 4.3, S. 29). Somit können alle Methoden verwendet werden. An dem Datensatz ist eine DCA, PCA, CA und CCA durchgeführt worden. Das beste Ergebnis liefert die DCA (Abb. 5-5). In dieser Abbildung ist ein Triplot dargestellt. Die Palynomorphen (grün) und die Probenpunkte (braun) sind über Symbole dargestellt. Die tatsächlichen Vegetationseinheiten werden als sogenannte ‚dummy‘-Variable definiert und sind mit roten Pfeilen eingezeichnet. Dabei wird jedem Vegetationstyp eine Variable zugeordnet. Als Werte sind nur

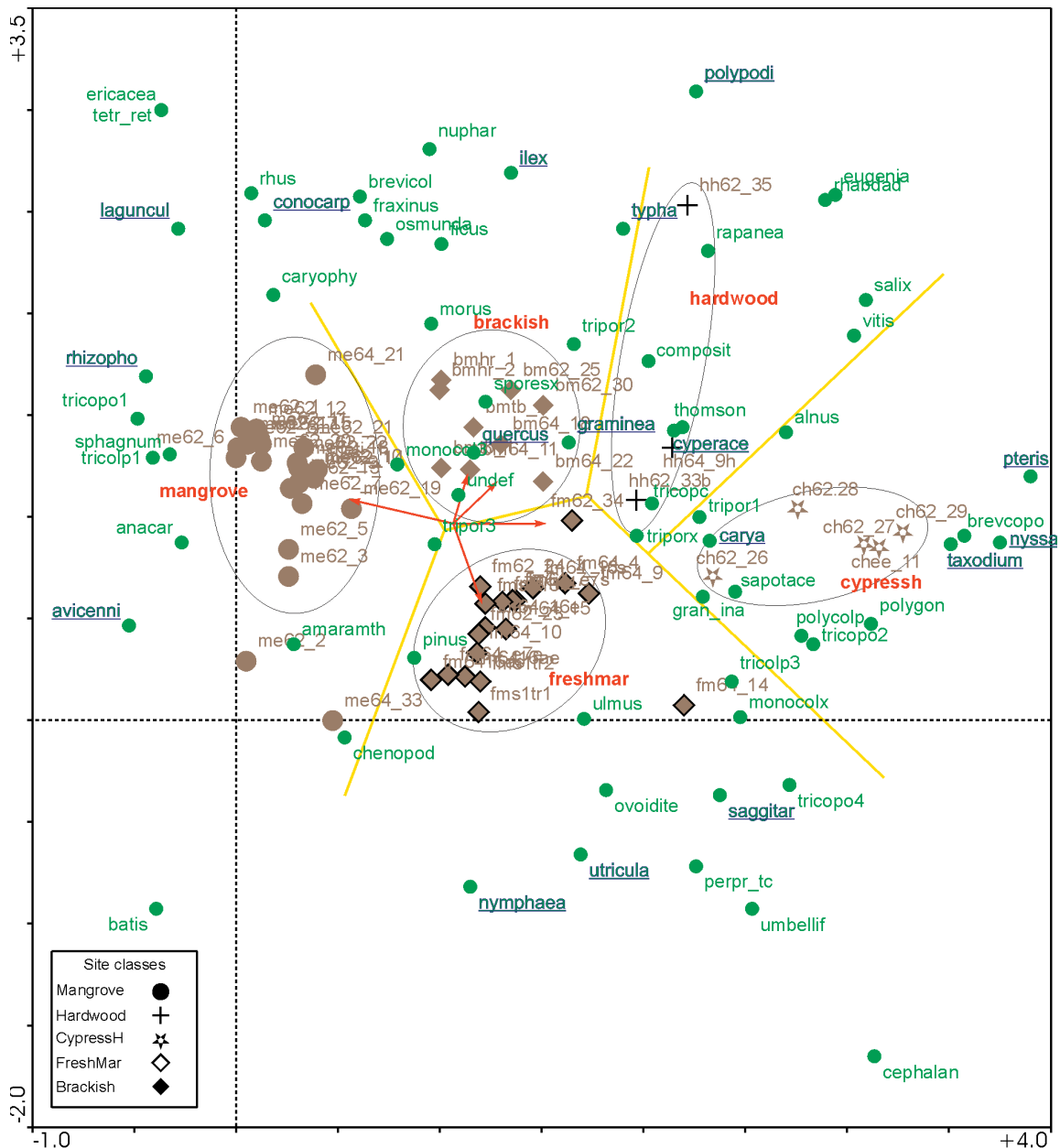


Abb. 5-5: Ergebnis der DCA am F_D . Palynomorphen sind durch grüne Punkte, Probenpunkte durch braune Symbole, und Vegetationseinheiten durch rote Richtungspfeile gekennzeichnet. Die Hauptcluster der Standorte mit vergleichbarer Vegetation sind von einem Kreis umgeben, mit gelben Linien sind mögliche Territorialgrenzen eingetragen. Die Taxa, die gut zur in der Nähe liegenden Vegetationseinheit passen, sind unterstrichen und blau hervorgehoben.

null oder eins möglich. Jeder Probenpunkt hat somit genau eine Variable mit dem Wert eins. Diese Variablen werden wie Umweltparameter behandelt.

Es ist möglich, die fünf Vegetationseinheiten eindeutig zu unterscheiden (siehe eingezeichnete Kreise in Abb. 5-5). Die Probenpunkte 64-2, 64-33 (mangrove environment), 64-14 und 62-34 (fresh-water marsh) kann man nur schwer einem Cluster zuordnen. Es lassen sich jedoch Territorialgrenzen zwischen den Vegetationseinheiten ziehen, die sich nicht überlappen (gelbe Linien in Abb. 5-5).

In einer DCA mit einer beta-Diversität größer zwei (vgl. Kap. 4.3.4, S. 32) können Abstände zwischen Variablen und Fällen, also zwischen den Palynomorphen-Typen und den Probenpunkten, folgendermaßen interpretiert werden: Je näher ein Taxa an einem Probenpunkt steht, desto wahrscheinlicher ist es, dass er in dieser Probe auftaucht (Leps & Smilauer 2003, S. 160). Auch hier können ähnliche Zuordnungen wie bei der Faktorenanalyse festgestellt werden (siehe die unterstrichenen Taxa in Abb. 5-5 im Vergleich zu Tab. 5-3). Für eine genauere Interpretation sind zusätzliche Informationen über die einzelnen Probenpunkte notwendig.

Fazit

- Die Diskriminanzanalyse (DA) grenzt die Vegetationseinheiten mit Hilfe der palynologischen Zählraten sehr gut voneinander ab.
- Die Clusteranalyse (CA) führt ebenfalls zu guten Ergebnissen, die durch eine vorgeschaltete Korrelationsanalyse noch verbessert werden.
- Die Faktorenanalyse im R-Modus ist schwer zu interpretieren. Auch unter Ausschluss der seltenen Formen erhält man kein besseres Ergebnis.
- Die Faktorenanalyse im Q-Modus kann dagegen vegetationskundlich interpretiert werden. Die Zweiteilung des fresh-water marsh, die in der CA auftritt, kann Faktoren zugeordnet werden.
- Die Palynoflora der Everglades unterscheidet sich durch eine höhere beta-Diversität von der Palynoflora des Mobile Deltas.
- Durch die DCA erhält man eine vollständige Auftrennung in Vegetationseinheiten.
- Die Anordnung der einzelnen Arten im triplot der DCA lässt eine ökologische Interpretation zu.

5.2 Datensatz MD-I

Diskriminanzanalyse

Auch beim Datensatz MD-I ist es mit der Diskriminanzanalyse möglich, alle Probenpunkte der richtigen Gruppe eineindeutig zuzuordnen (Abb. 5-6). Im Gegensatz zum Ergebnis aus

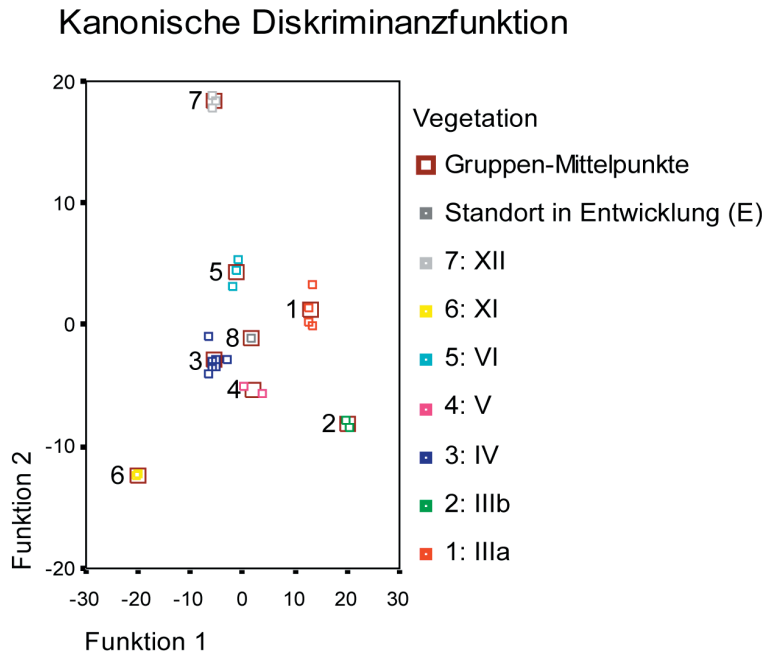


Abbildung 5-6: Streudiagramm aller Gruppen der Diskriminanzanalyse am MD-I.

den Everglades liegen die Gruppenmittelpunkte jedoch deutlich näher beieinander. Der maximale Abstand zwischen zwei Gruppenmittelpunkten beträgt nur ungefähr 40. Dies liegt vermutlich an der geringeren Anzahl der verwendeten Palynomorphen-Taxa (41 im Vergleich zu 74 bei den Proben aus den Everglades) in Verbindung mit einer größeren Anzahl von Vegetationseinheiten (8 statt 5). Auch können die beiden ersten Diskriminanzfunktionen nicht eindeutig ökologischen Parametern (wie z.B. Überflutungsdauer, Salzgehalt oder Vegetation) zugeordnet werden (Abb. 5-6).

Clusteranalyse direkt an den Probenpunkten

Zwei der drei Probenpunkte von Standorten der Vegetationseinheit XII (natural levee) werden deutlich von den restlichen Probenpunkten abgetrennt (Abb. 5-7a und b). Fünf der sieben Probenpunkten der Vegetation IV (moist pine forest) bilden in allen Analysen ein Cluster. Die beiden anderen Proben stammen von Standorten, in denen Pinus nur untergeordnet vertreten ist. Im Gelände sind die beiden Probenpunkte eher der Vegetationseinheit X (alluvial swamp) zuzuordnen, nach Stout et al. (1982) gehören sie jedoch zu der Vegetationseinheit IV. Eine Gruppe aus zwei Probenpunkten des Vegetationstyp V (moist pine savannah) und eine Probe der Vegetationseinheit VI (bay forest) bilden ebenfalls einen stabilen Cluster.

Alle restlichen Proben fallen in einen großen Cluster, der, je nach Verfahren, besser oder schlechter die natürlichen Begebenheiten widerspiegelt (Schnitt 1 in Abb. 5-7a, Abb. 5-7b). Beim besten Baum (Abb. 5-7a) lässt sich der große Misch-Cluster je nach der verwendeten Distanz in zwei oder vier Cluster unterteilen (Abb. 5-7a, Schnitt 2 bzw. 3). Durch den Schnitt 2 entstehen zwei Cluster, von denen einer durch die Vegetationseinheiten IIIa+b und der andere durch die Vegetationseinheit XI (deep alluvial swamp) geprägt ist. Bei der Variante 3 zerfällt das marsh-Cluster wiederum in zwei Cluster. In dem einen Cluster dominiert eher der Vegetationstyp IIIa, in dem anderen der Vegetationstyp IIIb.

Wie zu erwarten lassen sich die Vegetationseinheiten IIIa und IIIb nur schlecht auflösen. Auch im Gelände fällt es schwer, die beiden Vegetationseinheiten, die sich nur durch die Höhe des Grundwasserstandes unterscheiden, eindeutig voneinander zu trennen. Die Zuordnung eines Probenpunktes zu einer der beiden Vegetationseinheiten wird deshalb dem Kartenwerk von Stout et al. (1982) entnommen.

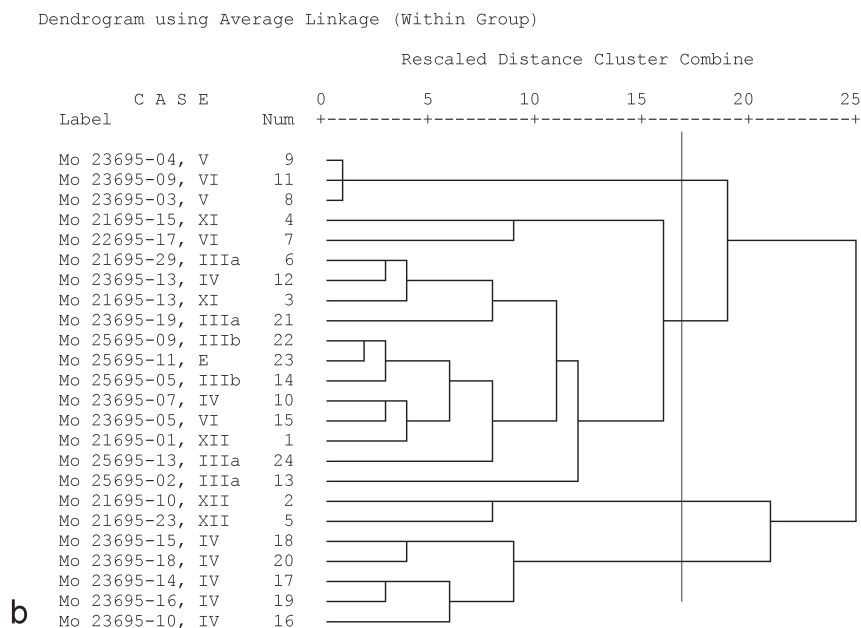
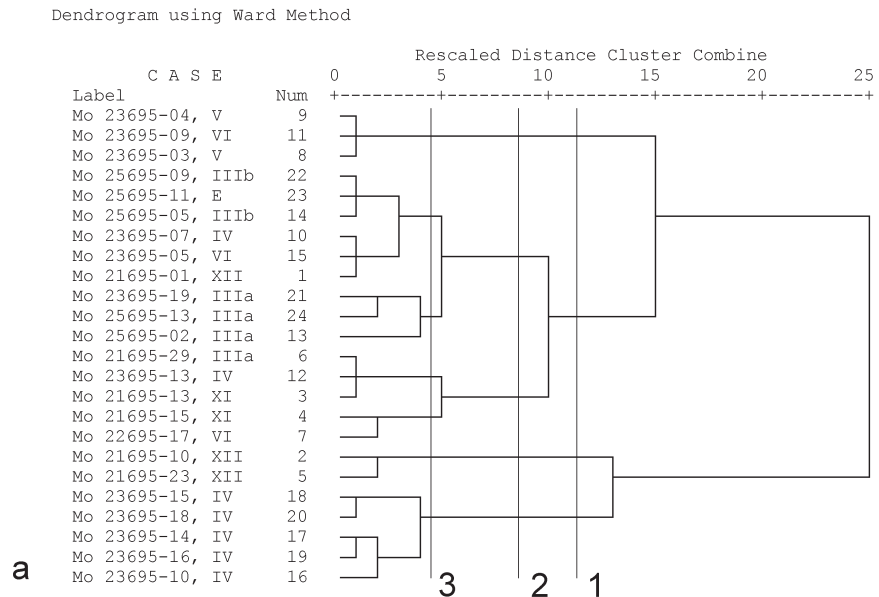


Abbildung 5-7: Ergebnis der Clusteranalyse an dem MD-I. a) Methode: Ward mit dem Intervallmaß der quadrierten euklidischen Distanz. b) Methode: Linkage innerhalb der Gruppen mit dem Intervallmaß der quadrierten euklidischen Distanz. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix der Probenpunkte

Eine vorgeschaltete Korrelationsanalyse verbessert die Auftrennung der Probenpunkte nur unwesentlich (Abb. 5-8). Nur die Probenpunkte der fresh-water marsh Gesellschaften (Vegetationseinheiten IIIa und b) clustern mehrheitlich zusammen (Abb. 5-8a). Dieses Ergebnis bestätigt sich jedoch nicht bei allen durchgeführten Cluster-Methoden (Beispiel siehe

Abb. 5-8b). Auch die fünf Probenpunkte der Vegetationseinheit IV und die beiden der Vegetationseinheit XII bilden wieder zusammen eine Gruppe. Die restlichen Proben lassen sich nicht besser auftrennen.

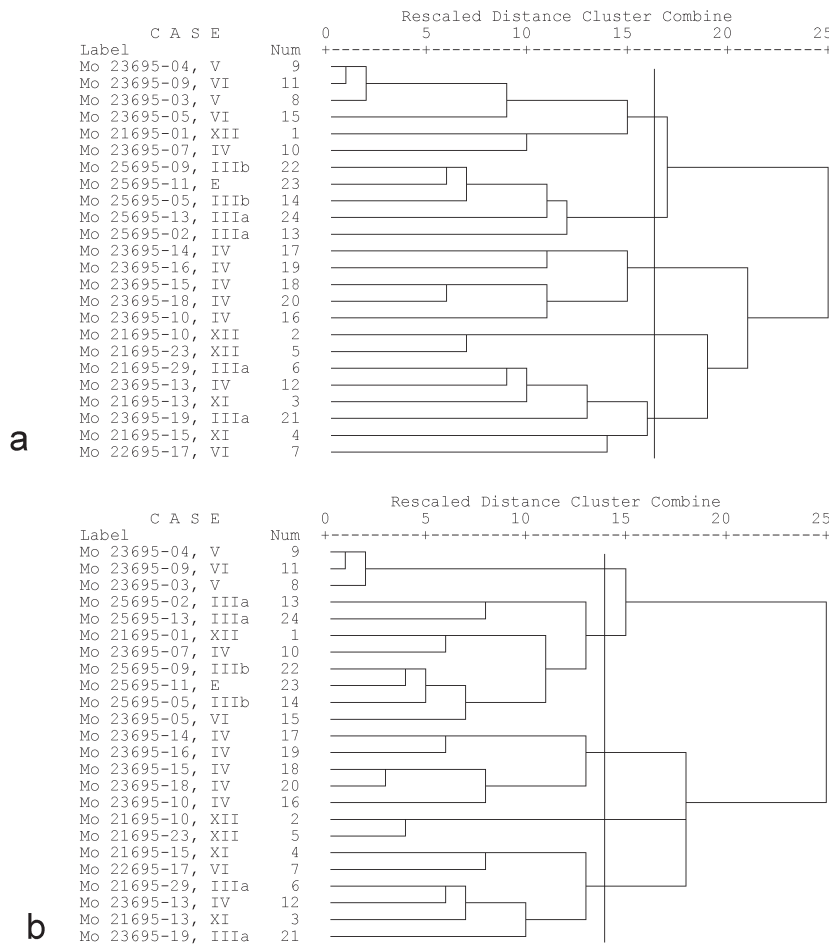


Abbildung 5-8: Ergebnis der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix des MD-I. Die Korrelationsanalyse wird nach der Methode der Unähnlichkeiten mit dem Maß der quadrierten euklidischen Distanz durchgeführt. a) Cluster-Methode: Linkage innerhalb der Gruppen mit dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat. b) Methode: Entferntester Nachbar mit dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Fazit

- Die Diskriminanzanalyse trennt die Vegetationseinheiten des Mobile Delta sehr gut auf.
- Im Gegensatz zu den Ergebnissen aus den Everglades verbessert eine vor die Clusteranalyse geschaltete Korrelationsanalyse die Auftrennung in verschiedene Vegetationen nicht entscheidend.
- Durch die Clusteranalyse werden die Vegetationseinheiten abgebildet. Dabei ist die Fehlerquote jedoch höher als bei dem FD.

5.3 Datensatz MD-II, Pollen

In diesem Kapitel sollen die Ergebnisse der sechs verschiedenen Datensätze nach Methoden sortiert aufgeführt werden. Bei den sechs Datensätzen handelt es sich wie bereits in Kapitel 3 beschrieben um:

- MD-II_{%P} Datensatz in Prozent, Unterscheidung aller Morphotypen
- MD-II_{aP} Datensatz mit absoluten Palynomorphengehalten pro mg Sediment, Unterscheidung aller Morphotypen
- MD-II_{0-1P} Anwesend-Abwesend-Datensatz, Unterscheidung aller Morphotypen
- zMD-II_{%P} Datensatz in Prozent, zusammengefasste Morphotypen
- zMD-II_{aP} Datensatz mit absoluten Palynomorphengehalten pro mg Sediment, zusammengefasste Morphotypen
- r zMD-II_{%P} reduzierter, zusammengefasster Datensatz in Prozent ohne die seltenen Formen, die in weniger als 5% der Proben nachgewiesen sind

Zuerst soll auf die absoluten Palynomorphengehalte eingegangen werden. Der mittlere absolute Gehalt an Palynomorphen je mg Sediment ist charakteristisch für die einzelnen Vegetationseinheiten (Tab. 5-4). Allerdings muss hier die sehr hohe Standardabweichung beachtet werden. Betrachtet man das Ergebnis des t-Tests (Tab. 5-5), zeigt sich, dass sich vor allem die Vegetationseinheit XII signifikant von den anderen Vegetationseinheiten unterscheidet. Auch der Mittelwert der Vegetationseinheiten IV, V und VI unterscheidet sich höchst signifikant von dem Mittelwert der Vegetationen X, XI und XII. Diese Statistiken sagen aber noch nichts darüber aus, ob die Schwankungen ein räumliches Muster aufweisen. Falls die Schwankungen regional geprägt sind, sollten nahe beieinander liegende Probenpunkte ähnliche absolute Gehalte aufweisen. Als Beispiel sei hier der Stopp 5 im moist pine forest genannt. Dessen absolute Palynomorphengehalte schwanken zwischen 71 und 286 Palynomorphen pro mg Sediment (vgl. Anl. 6). Damit haben die lokalen Faktoren (Größenordnung Meter bis Zehnermeter) innerhalb der einzelnen Vegetationseinheiten einen großen Einfluss auf die Palynomorphengehalte. Nach Stout et al. (1982) ist die Anzahl und Dauer

Vegetation	Ø-ΣP / mg	N	Standardabweichung
IV	213,00	8	157,73
V	183,86	5	118,47
VI	149,66	12	85,35
X	103,06	14	51,69
XI	75,62	21	37,43
XII	30,13	18	24,14

Tabelle 5-4: Durchschnittliche absolute Pollensumme je Vegetationseinheit (MD-II_{aP}).

t-Test						1	X, XI, XII
	IV					IV, V, VI	ja (0,000)
V	nein (0,731)	V					
VI	nein (0,258)	nein (0,511)	VI				
X	nein* (0,093)	nein* (0,206)	nein (0,100)	X			
XI	ja (0,044)	nein* (0,110)	ja (0,013)	nein (0,077)	XI		
XII	ja (0,013)	ja (0,044)	ja (0,000)	ja (0,000)	ja (0,000)		

Tabelle 5-5: Signifikanz der Mittelwerte (t-Test). Mit einem * gekennzeichnete Werte wären unter der Annahme gleicher Varianzen signifikant. Da der Levene-Test auf Varianzgleichheit jedoch nicht signifikant ausfällt, ist oben die Signifikanz bei ungleichen Varianzen angegeben.

der Überflutungen ein entscheidender Randparameter der jeweiligen Vegetationseinheit. Für die Palynoflora müssen jedoch noch weitere Parameter berücksichtigt werden. Entscheidende Faktoren sind auch die kleinräumigen Sedimentationsabläufe. Dennoch bleibt der Einfluss der lokalen Vegetation auf die Palynoflora erhalten, wie im weiteren Verlauf der Arbeit gezeigt wird. Daraus kann geschlossen werden, dass eine Umlagerung und der Ferntransport von Palynomorphen eine untergeordnete Rolle spielen.

Wie auch bei den beiden bisher vorgestellten Datensätzen werden nun die Ergebnisse nach Methoden sortiert aufgeführt. Innerhalb der Methoden wird auf die Unterschiede bei der Datenaufbereitung hingewiesen (vergleiche auch Tab. 4-2).

Diskriminanzanalyse

Zwischen den einzelnen Datenaufbereitungen lassen sich deutliche Unterschiede erkennen. Deswegen sind in Abb. 5-9 die Streudiagramme der fünf verschiedenen Datenaufbereitungen dargestellt. Die beiden prozentualen Datensätze sind am besten zu interpretieren (Abb. 5-9a und b). Im Streudiagramm des $MD-II_{\%P}$ (Abb. 5-9a) lassen sich die einzelnen Gruppen gut voneinander unterscheiden, und die Abweichung zu den jeweiligen Zentroiden sind relativ gering. Im Gegensatz dazu ist die Auftrennung der Gruppen bei der zusammengefassten Version (Abb. 5-9b) zum einen deutlicher, zum anderen aber auch schlechter ausgeprägt. Vor allem die Standorte der Vegetationseinheiten IV und V sind sehr isoliert, wohingegen sich die Proben der Vegetationseinheiten X und XII nicht eindeutig voneinander trennen lassen.

¹ Statistiken zu den Vegetationsgruppen IV, V, VI bzw. X, XI, XII

tP/mg	Vegetation	N	Mittelwert	Standardabweichung	Standardfehler des Mittelwertes
	X, XI, XII	53	67,4198	47,40995	6,51226
	IV, V, VI	25	176,7686	117,25667	23,45133

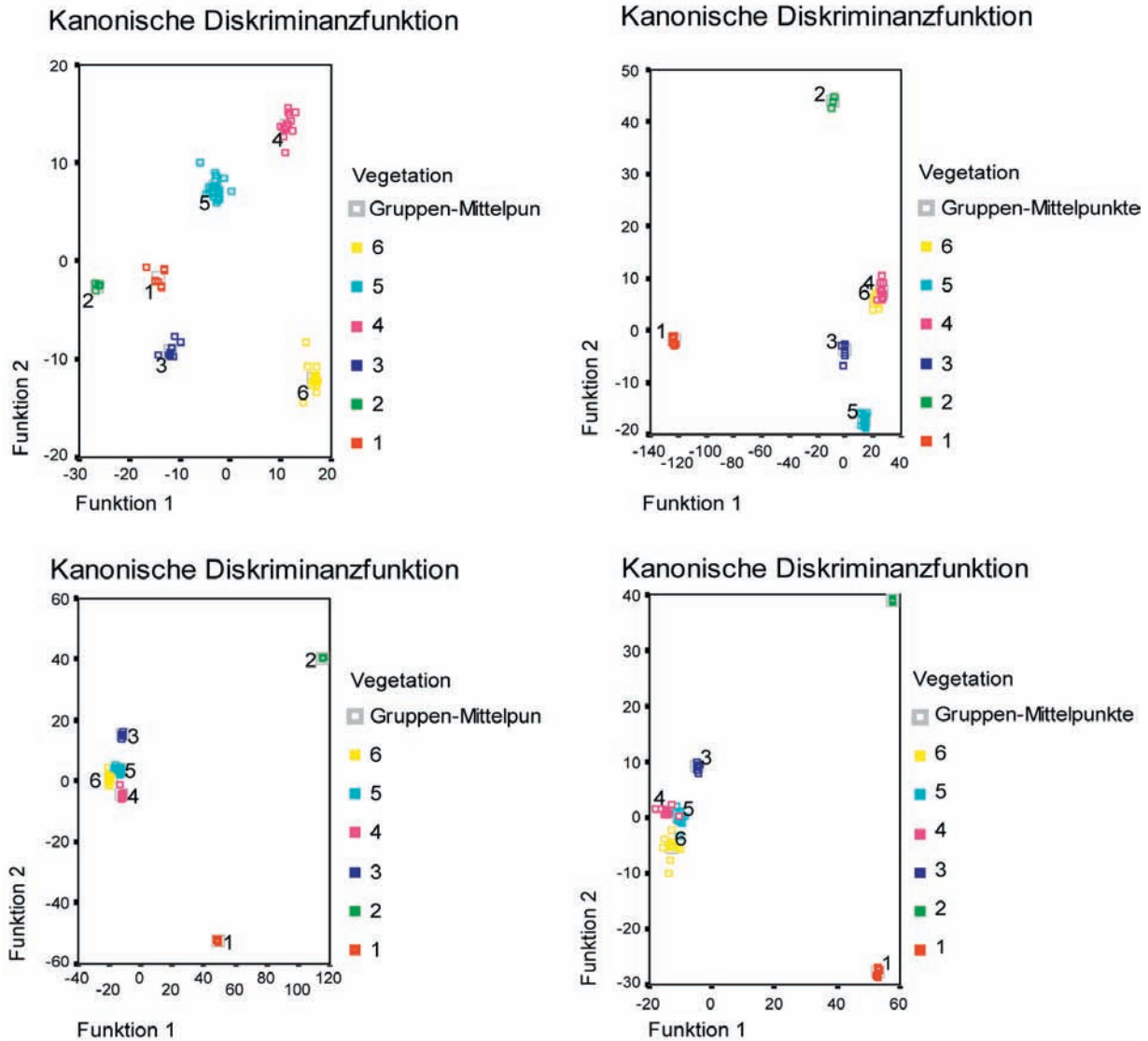


Abbildung 5-9: Streudiagramm aller Gruppen für die Diskriminanzanalyse an a) MD-II_{sp}, b) zMD-II_{sp}, c) MD-II_{ap}, d) zMD-II_{ap}. Die Gruppennummern sind: 1: moist pine forest, 2: moist pine savannah, 3: bay forest, 4: alluvial swamp, 5: deep alluvial swamp, 6: natural levee.

Ähnliches gilt auch für die beiden Varianten der absoluten Palynomorphenmengen (Abb. 5-9c und d). Wieder liegen die beiden Gruppen der Vegetationseinheiten IV und V isoliert im Diskriminanzraum und die restlichen Gruppen clustern mehr oder weniger eng zusammen und überschneiden sich sogar teilweise. Dieses Ergebnis zeigt sich auch in allen weiteren Analysen. Da normalerweise die absoluten Zählraten die Überrepräsentation von selteneren Taxa korrigieren, ist dieses Ergebnis überraschend². Der Grund dafür könnte der Einfluss der Sedimentation sein, der sich in der großen Schwankungsamplitude der absoluten Pollensummen je Stopp schließen lässt (s.o.).

² In einer Probe X entsprechen 20 Pollenkörner von Taxa A 5%, in einer anderen Probe Y, in der zum Beispiel sehr wenig *Pinus* enthalten ist, 10%, obwohl nur 15 Pollenkörner enthalten sind. Die wichtige Information ist in diesem Fall das geringere Vorkommen von *Pinus*. Gleichzeitig werden aber dadurch die selteneren Taxa bei der Prozentbildung überbewertet. Das kann zur Folge haben, dass ein tatsächlicher Rückgang der Absolutwerte ein relativer Anstieg bedeutet.

Clusteranalyse direkt an den Probenpunkten

Wie auch in der Diskriminanzanalyse stimmen die Ergebnisse an $MD-II_{\%P}$ am besten mit der tatsächlichen Vegetationsverteilung überein (Abb. 5-10a). Der beste Baum lässt sich in vier große Cluster unterteilen, von denen einer die Vegetationseinheit XII, der zweite XI, der dritte X und der vierte die Probenpunkte der Vegetationseinheiten IV, V und VI umfasst. Die Auftrennung erfolgt nicht uneindeutig, es werden aber nur wenige Probenpunkte falsch zugeordnet. Nur ein Probenpunkt aus dem natural levee (XII) clustert separat. Die Fehlerquote beträgt etwa 15%. Auch die Zusammenfassung einzelner Palynomorphen-Typen bringt keine Verbesserung ($zMD-II_{\%P}$, Abb. 5-10b).

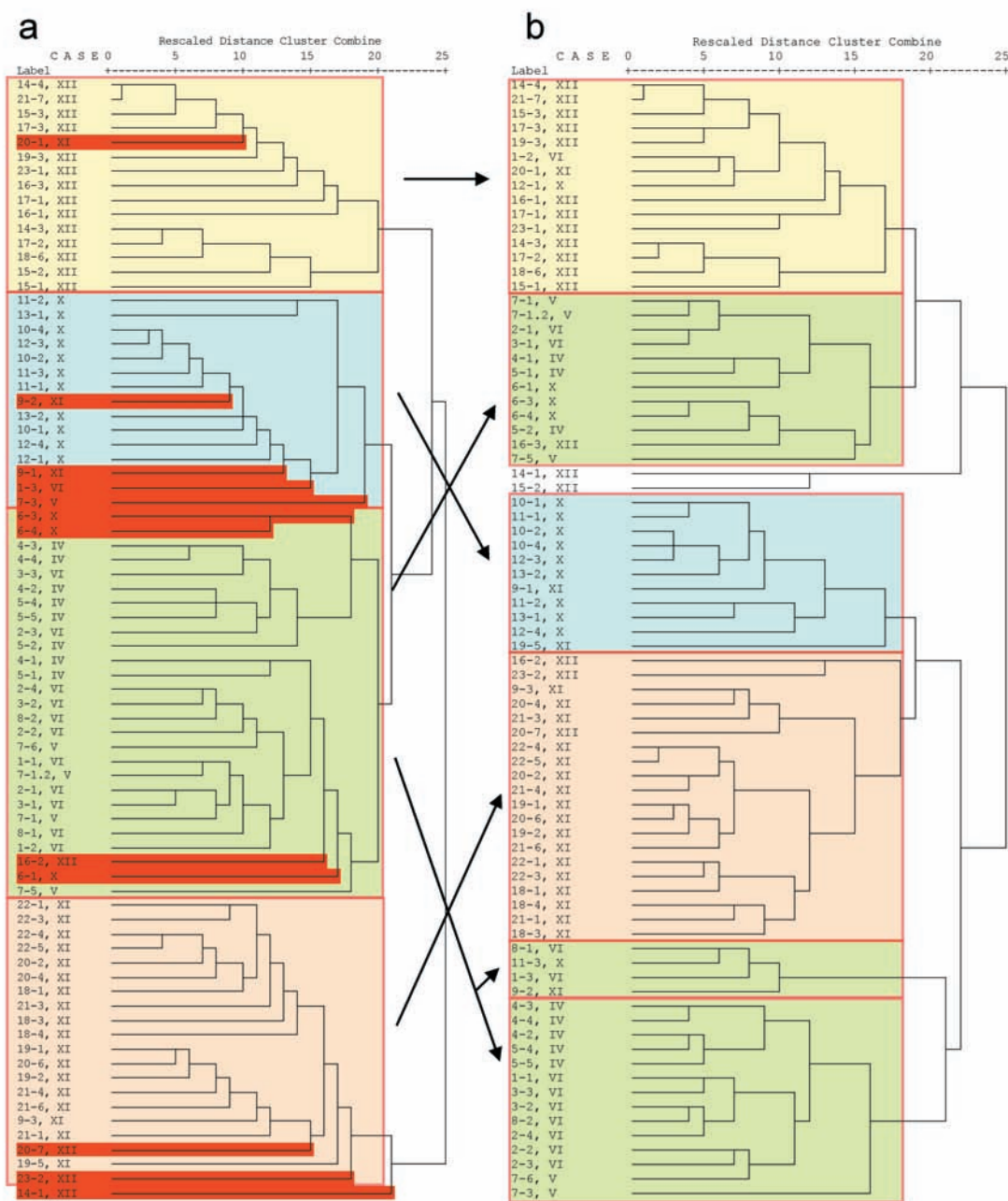


Abbildung 5-10: Ergebnis der Clusteranalyse an den verschiedenen Datensätzen des $MD-II_{\%P}$. a) $MD-II_{\%P}$; Methode: Linkage innerhalb der Gruppen mit dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat. b) $zMD-II_{\%P}$; Methode: Entferntester Nachbar mit dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat.

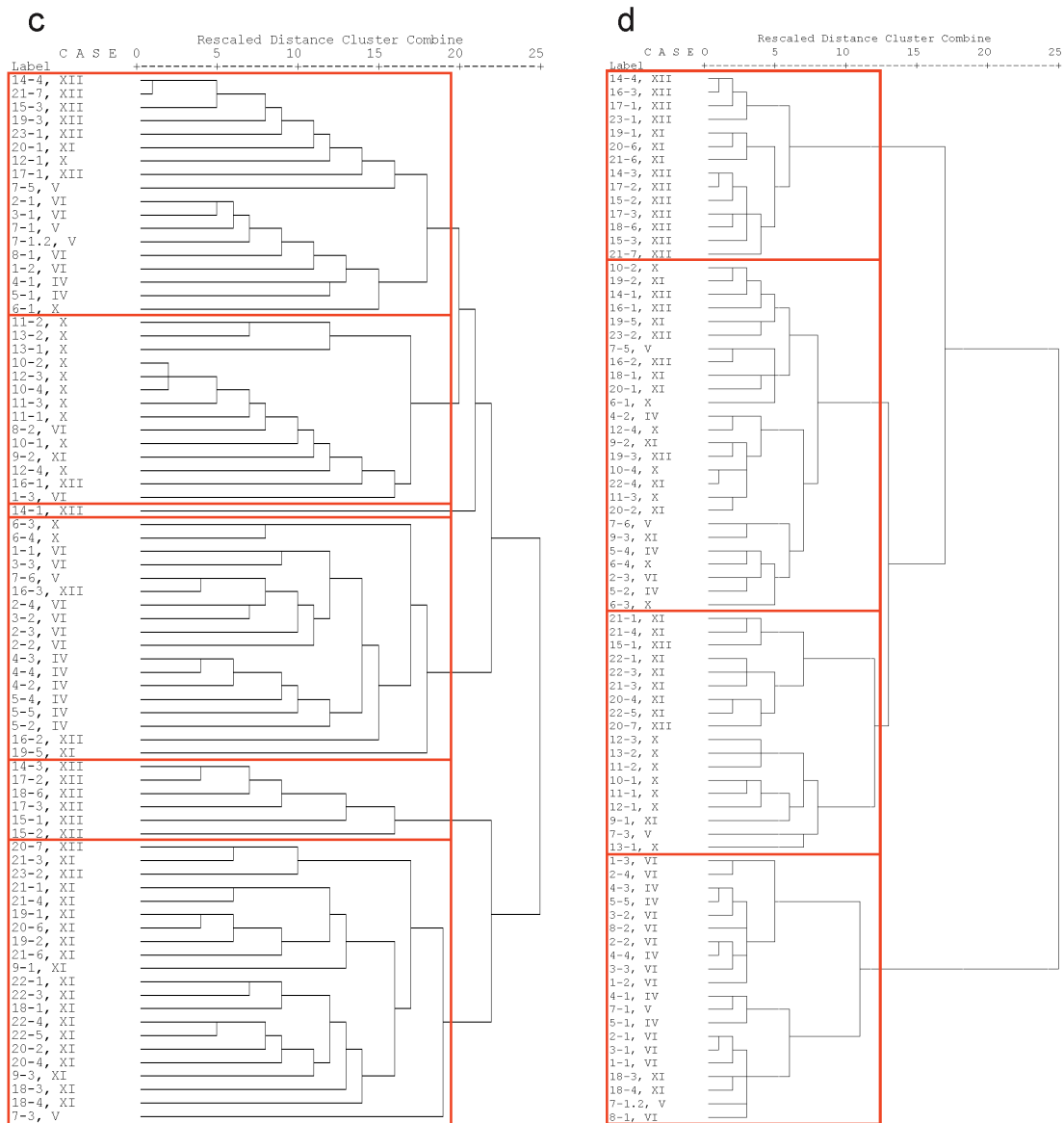


Abbildung 5-10, Fortsetzung: Ergebnis der Clusteranalyse an den verschiedenen Datensätzen des MD-II_P. c) MD-II_{aP}; Methode: Linkage innerhalb der Gruppen mit dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat. d) MD-II_{0-1P}; Methode: Ward mit dem Intervallmaß der quadrierten euklidischen Distanz.

Im Vergleich zu den Ergebnissen der Clusteranalyse an den prozentualen Zählwerten sind die entstandenen Gruppen der Clusteranalyse an MD-II_{aP} weniger einheitlich (Abb. 5-10c). Nur die Vegetationseinheiten X und XI werden mehrheitlich abgebildet. Die *Pinus*-dominierten Standorte IV, V und VI gruppieren sich zumindest teilweise in einem Cluster. Übrig bleibt ein kleiner Cluster mit weniger als der Hälfte der Standorte des natural levee und ein größerer Mischcluster, in dem sich alle übrigen Probenpunkte gruppieren (Abb. 5-10c). Das Ergebnis der Analyse anhand des MD-II_{0-1P} (Abb. 5-10d) stimmt noch weniger mit den Vegetationseinheiten überein. Beim besten Baum lassen sich nur vier sinnvolle Gruppen bilden, die alle mehrere Vegetationseinheiten beinhalten. Somit ist keine der Gruppen charakteristisch für

einen bestimmten Vegetationstyp. Die Fehlerquote beträgt mindestens 50%. Dies bestätigt, dass die Häufigkeiten der einzelnen (Morpho-)Taxa für die Zuordnung zu einer Vegetationseinheit wichtig sind.

Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix der Probenpunkte

Die vorgeschaltete Korrelationsanalyse führt an keinem dieser Datensätze zu einem aussagekräftigeren Ergebnis. In Abbildung 5-11a ist der beste Baum für MD-II_{§P} abgebildet. Zwar kann einer der Cluster der Vegetationseinheit XI zugeordnet werden, allerdings clustern ein Drittel der Probenpunkte der Vegetationseinheit XI ausserhalb dieses Clusters. Die anderen vier gebildeten Cluster lassen zwar Tendenzen zu einzelnen Vegetationstypen erkennen, sind aber für eine Auftrennung der Daten nur bedingt zu gebrauchen. Durch die

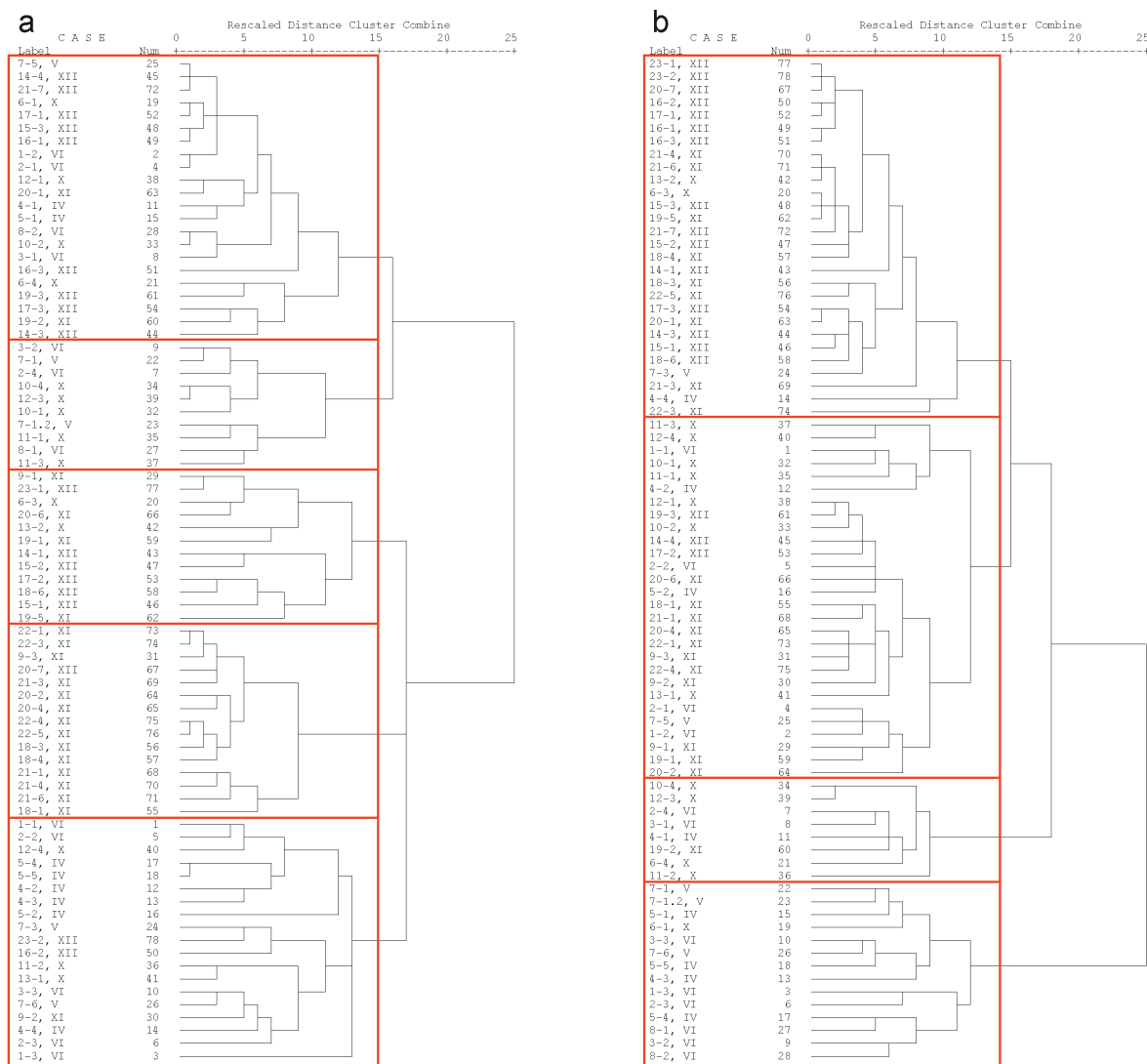


Abbildung 5-11: Ergebnis der Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix verschiedener Datensätze des MD-II_P. a) MD-II_{§P}; Korrelationsanalyse nach Unähnlichkeiten mit der quadrierten euklidischen Distanz als Maß; Methode der Clusteranalyse: Linkage zwischen den Gruppen mit dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat. b) MD-II_{aP}; Korrelationsanalyse nach Ähnlichkeiten mit Pearson als Maß; Methode der Clusteranalyse: Linkage innerhalb der Gruppen mit dem Häufigkeitsmaß Phi-Quadrat.

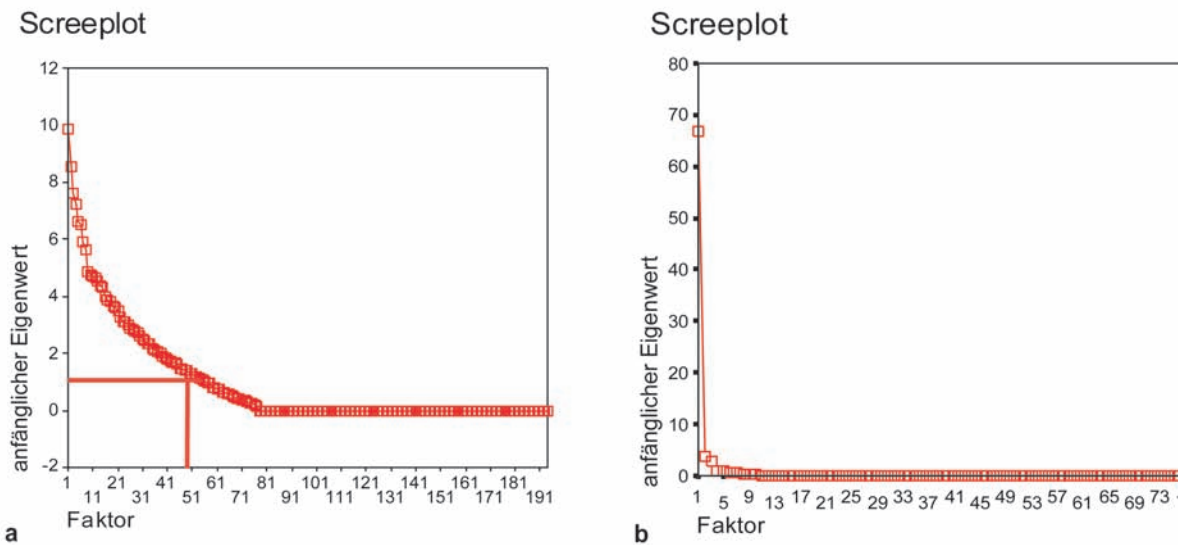


Abbildung 5-12: Screenplot aus der Faktorenanalyse am MD-II_{SP} im a) R-Modus b) Q-Modus.

Clusteranalyse an der Korrelationsmatrix der absoluten Palynomorphengehalte lassen sich die Vegetationseinheiten nicht auftrennen. Hier ist es nur tendenziell möglich, die *Pinus*-dominierten Standorte von den übrigen zu trennen (Abb. 5-11b).

Ordinationsverfahren I: Faktorenanalyse

Wie auch beim Datensatz aus den Everglades kann man durch die Faktorenanalyse (FA) im R-Modus die entstandenen Palynomorphen-Gruppen nicht bezüglich der Vegetationseinheiten interpretieren. Ein Problem ist sicherlich, dass 49 Faktoren für die Erklärung der Gesamtvarianz von mehr als neunzig Prozent benötigt werden (siehe Abb. 5-12a). Berechnet man durch die FA auf sieben Faktoren (Anzahl Vegetationseinheiten plus ein weiterer Faktor), zeigt sich kein deutlicheres Bild (Tab. 5-6; detaillierte Ergebnisse befinden sich in Anl. 16). Auch hier sind die Anzahlen der höchsten positiven und negativen Ladungen je Vegetationseinheit dargestellt. Allenfalls erklärt der Faktor 1 die Vegetationseinheiten IV

Zusammenfassung: Faktorladungen

	1	2	3	4	5	6	7
IV (8)	6 (-)	0	0	0	0	1, 1(-)	0
V (5)	0	1 (-)	3	0	0	2 (-)	0
VI (12)	6 (-)	1	1	1 (-)	2 (-)	3 (-)	1
X (14)	1 (-)	5	3	1	1, 2 (-)	0	3 (-)
XI (22)	3	1	0	2, 1(-)	1, 2(-)	14	4(-)
XII (17)	5, 1(-)	0	0	1(-)	3, 2(-)	1, 3(-)	4

Tabelle 5-6: Anzahl Faktorladungen des R-Modus je Vegetationseinheit

und VI negativ und der Faktor 6 die Vegetationseinheit XI positiv. Im Q-Modus dagegen erklärt bereits der erste Faktor 85% der Gesamtvarianz, nach vier Faktoren ist die Grenze von 1 für die anfänglichen Eigenwerte unterschritten (Abb. 5-12b; Anl. 17). Bei genauer Betrachtung der Faktorladungen erkennt man, dass nur wenige Palynomorphen einen sehr großen Einfluss haben (Tab. 5-7).

Faktorladungen

Faktor	1	Faktor	2	Faktor	3	Faktor	4
PinuSpec*	12,364	QuerSpec*	12,296	NyssSylv*	12,572	Spec_015	8,291
CarpCaro*	1,534	PinuSpec*	3,656	PinuSpec*	4,184	CaryTome*	6,855
MyriCeri*	0,424	NyssAqua*	2,780	CarpCaro*	3,008	NyssSylv*	2,315
SporSp07	0,408	PalyUdef	2,604	MyriCeri*	0,949	PinuSpec*	2,013
Spec_038	0,309	LiquStyr*	1,774	PalyUdef	0,503	PalyUdef	1,335
GramSp04	0,301	CaryTome*	1,542	OsmuRega	0,479	LiquStyr*	1,202
...
cfBrunOv	-0,356	SporSp09	-0,269	Spec_030	-0,350	IlexCass	-0,562
FraxSpec	-0,441	OsmuRega	-0,332	Spec_015	-0,415	GramSp04	-0,575
Spec_015	-0,768	MyriCeri*	-0,531	Spec_038	-0,471	Spec_038	-0,614
NyssAqua*	-1,287	Spec_015	-0,646	SporSp07	-0,572	MyriCeri*	-1,854
QuerSpec*	-3,491	NyssSylv*	-0,669	LiquStyr*	-0,998	QuerSpec*	-2,189
NyssSylv*	-4,673	CarpCaro*	-0,743	CaryTome*	-1,531	CarpCaro*	-7,160

Tabelle 5-7: Faktorladungen im Q-Modus des MD- I_{I} . Jeder Faktor ist absteigend nach der Gewichtung sortiert dargestellt und reduziert auf den größten positiven und negativen Zusammenhang.

Gattung	Art	IIIA	IIIB	IV	V	VI	VII	X	XI	XII	F1 +	F2 +	F3 +	F4 +	F1 -	F2 -	F3 -	F4 -
<i>Carpinus</i>	<i>caroliniana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Carya</i>	<i>tomentosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Liquidambar</i>	<i>styraciflua</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Myrica</i>	<i>cerifera</i>	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Nyssa</i>	<i>aquatica</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Nyssa</i>	<i>sylvatica</i> var. <i>biflora</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Pinus</i>	sp.	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Quercus</i>	sp.	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1

F1 +	0	1	2	2	2	1	1	0	1
F2 +	1	0	2	1	1	3	3	3	3
F3 +	1	1	3	3	3	1	2	1	2
F4 +	1	0	2	2	2	2	2	2	2
F1 -	1	0	2	1	1	1	3	3	3
F2 -	1	1	2	2	2	0	2	2	2
F3 -	0	0	0	0	0	1	1	1	1
F4 -	0	1	2	1	1	1	2	1	2

Tabelle 5-8: Pflanzensoziologische Zugehörigkeit der Taxa (nach Stout et al. 1982), deren Palynomorphen die größten Faktorladungen aufweisen (Tab. 5-7). Nach rechts ist aufgelistet, bei welchen Faktoren das jeweilige Taxon einen Einfluss aufweist. Nach unten ist aufsummiert, wieviele Taxa je Vegetationseinheit eine gewichtige Rolle spielen. Gelb: positiver Einfluss; blau: negativer Einfluss; hellgelb: für die Vegetationseinheit nachgewiesen.

Um zu erkennen, ob die Faktoren in Tabelle 5-7 Vegetationseinheiten entsprechen, betrachtet man die Verbreitung der zu den Palynomorphen gehörenden Pflanzentaxa. In Tabelle 5-8 ist das Vorkommen der wichtigsten Pflanzentaxa angegeben (die mit Stern gekennzeichneten Palynomorphentypen aus Tabelle 5-7). Zudem ist rechts angegeben, in welchen Faktoren diese Taxa eine hohe positive bzw. negative Gewichtung aufweisen. Unten ist angegeben, wie viele dieser Taxa je Vegetationseinheit in den einzelnen Faktoren eine Rolle spielen. Aus der letzten Zusammenfassung ist zu entnehmen, dass alle Faktoren für (fast) alle

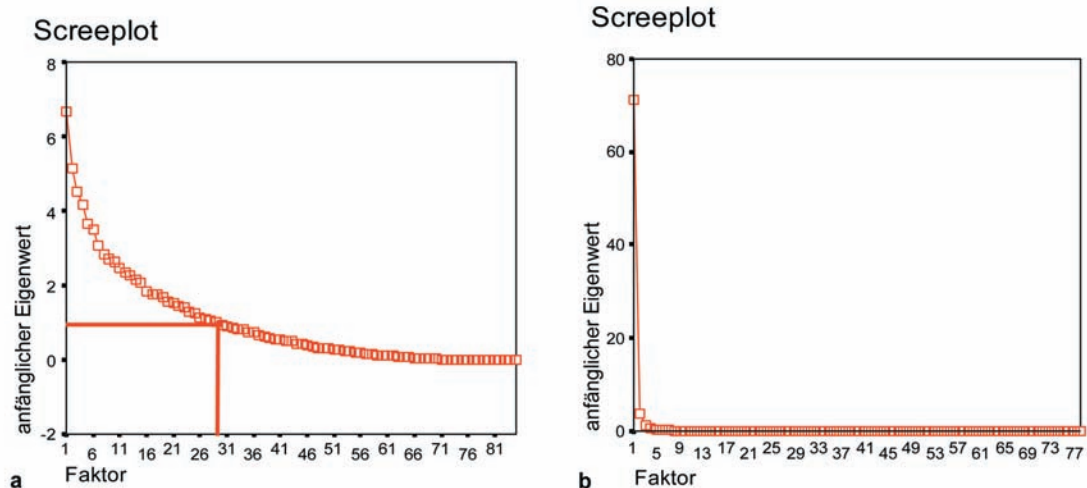


Abb. 5-13: Screenplot aus der Faktorenanalyse am reduzierten Prozentdatensatz im a) R-Modus b) Q-Modus.

Vegetationseinheiten wichtig sind. Nur Faktor 3 korreliert eher positiv mit den Vegetationseinheiten IV, V und VI. Wie zu erwarten, ist der Einfluss von der windbestäubten *Pinus* mit Ihrer hohen Pollenproduktion in allen Faktoren positiv. *Carpinus* dagegen, das vegetationskundlich nur in der Vegetationseinheit XII auftritt, bestimmt die Faktoren 1 und 3 positiv und die Faktoren 2 und 4 negativ. *Liquidambar* ist ebenfalls in der Vegetationseinheit XII anzutreffen, verhält sich aber antagonistisch (siehe rechter Teil der Tabelle). Daraus erkennt man, dass die Pflanzenverbreitung mit den Faktoren im Gegensatz zu den Ergebnissen am Datensatz der Everglades schlecht übereinstimmt (vgl. Kapitel 5.1). Das Mobile Delta mit seinem tidalen Einfluss hat demzufolge eine geringere Auflösung der Vegetationseinheiten über die Palynoflora mit Hilfe der Faktorenanalyse als die Everglades und weist andere Fazies-Typen auf.

Um das Ergebnis zu verbessern, ist in einer weiteren Analyse der $zMD-II_{\%P}$ verwendet worden. Zusätzlich sind diejenigen Palynomorphen-Typen, die in weniger als 5 Proben auftreten, nicht in die Analyse einbezogen worden ($r_{zMD-II_{\%P}}$; Anl. 18). Die Anzahl der Faktoren hat sich wie erwartet reduziert (Abb. 5-13a), jedoch ist der anfängliche Eigenwert bei 29 Faktoren immer noch >1 . Geht man davon aus, dass die Palynoflorenvergesellschaftung hauptsächlich von der umgebenden Vegetation abhängt, kann man die ersten Faktoren den Vegetationseinheiten zuordnen. Die ersten sechs Faktoren erklären jedoch nur 32,5% der Gesamtvarianz. Im Q-Modus bricht die Faktorenanalyse sogar nach 3 Faktoren ab (Abb. 5-13b) Der erste Faktor erklärt eine Gesamtvarianz von mehr als 90%. Folglich wirken sich noch andere Einflüsse als die der umgebenden Vegetation auf die Zusammensetzung der Pollen und Sporen im Boden aus.

Ordinationsverfahren II: PCA

Wie auch beim Datensatz von Riegel (1965) ist die Vegetation über dummy-Variable definiert. Diese Variablen werden auch hier als Umweltparameter verwendet. Wie aus Tabelle 4-2 zu entnehmen ist, wird sowohl am $MD-II_{\%P}$ und $zMD-II_{\%P}$ als auch am $MD-II_{aP}$ und $zMD-II_{aP}$ eine DCA und PCA durchgeführt. Zusätzlich erfolgt noch eine RDA an dem $zMD-II_{\%P}$. Da man die besten Ergebnisse durch die PCA an dem $MD-II_{\%P}$ erhält, soll nur auf diese genauer eingegangen werden.

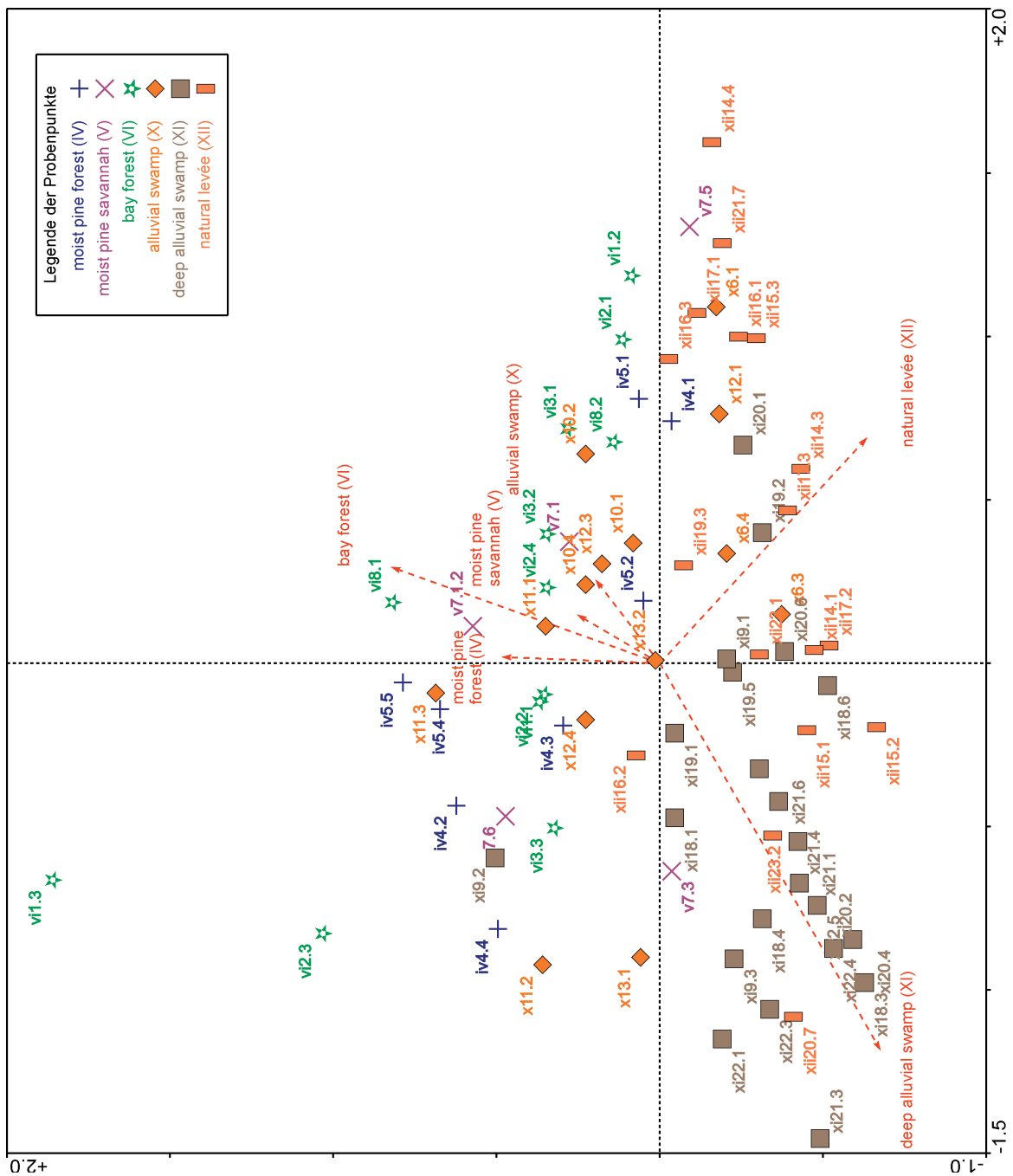


Abbildung 5-14: Biplot der Probenpunkte des $MD-II_{\%P}$ und der Umweltparameter (Vegetation). Die Skalierung ist im Hinblick auf die Standortunterschiede optimiert.

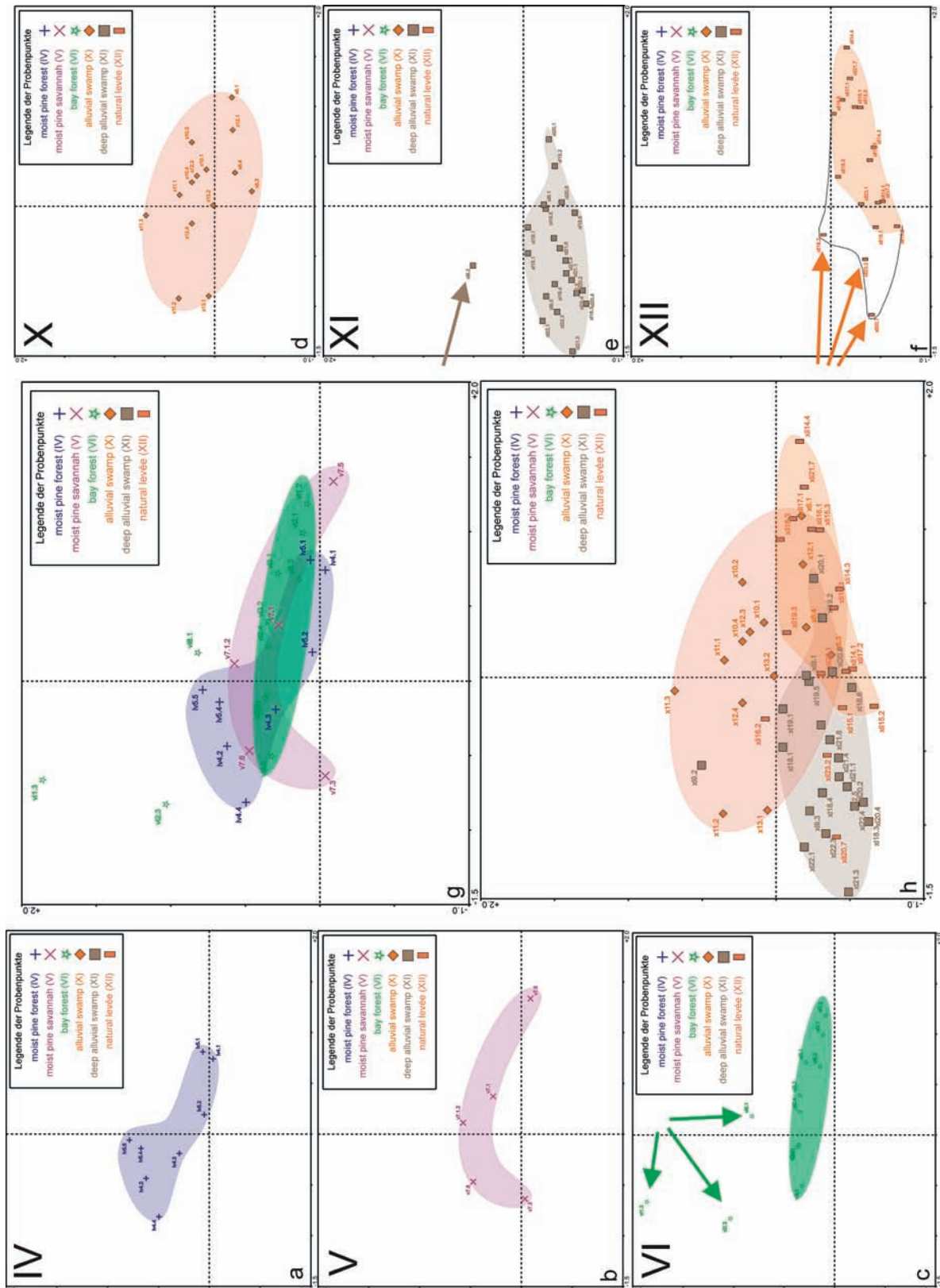


Abbildung 5-15: Scatterplot der Probenpunkte. Vegetationseinheit a) IV, b) V, c) VI, d) X, e) XI, f) XII, g) IV, V, und VI, h) X, XI und XII. Die Pfeile deuten auf Probenpunkte, die ausserhalb der eingezeichneten Flächen liegen.

Die Abb. 5-14 zeigt den biplot der Probenpunkte und der Umweltparameter. Die Probenpunkte sind je nach Vegetation anders eingefärbt, um mehr Übersichtlichkeit zu erhalten. Die Skalierung der Achsen erfolgt in Hinblick auf die Unterschiedlichkeit der Probenpunkte. Folglich kann aus dem Abstand der einzelnen Probenpunkte zueinander die Korrelation abgelesen werden (Leps & Smilauer 2003, S. 152). Die Vektoren der Vegetationseinheiten zeigen in Richtung des mittleren projizierten Abstandes der Probenpunkte. Zunächst erkennt man keine Auftrennung der Proben zu abgrenzbaren Gruppen. Betrachtet man jedoch die einzelnen Vegetationseinheiten separat (Abb. 5-15), lösen sich Gruppen heraus. Die Abbildungen 5-15a bis f zeigen die Probenpunkte der einzelnen Vegetationseinheiten im Ordinationsraum. Jede Vegetationseinheit wird von einer verhältnismäßig kleinen Fläche umschlossen. Insgesamt liegen nur sechs Probenpunkte ausserhalb der zugehörigen Flächen (siehe Pfeile in den Abb. 5-15c, e und f). Die Abgrenzung der Vegetationseinheit XII (Abb. 5-15f) kann auf alle zugehörigen Probenpunkte ausgeweitet werden (gestrichelte Linie). Allerdings liegen zumindest zwei der drei Punkte im Übergangsbereich zum deep alluvial swamp (XI). Vor allem die Vegetation am Probenpunkt 20.7 ist untypisch für den natural levee (vgl. Anl. 4). Die „Ausreißer“ des bay forest (Probenpunkte 2.3 und 8.1) stammen beide von für diese Vegetationseinheit zu nassen Standorten (vgl. Anl. 4). Um die Besonderheit des Probenpunktes 9.2 zu erklären, ist eine erneute Begehung notwendig.

Aus den Abbildungen 5-15g und h wird deutlich, dass sich die Vegetationseinheiten, die von *Pinus* dominiert werden (IV, V und VI), durch die Ordinationsachse 2 klar von den Vegetationseinheiten XI und XII abgrenzen. Die Probenpunkte der Vegetationseinheit alluvial swamp (X) sind am weitesten gesteut und überschneiden sich mit allen anderen Vegetationseinheiten. Die Proben der Vegetationseinheit X wurden an den Stopps 6, 10, 11, 12 und 13 gesammelt. Oberhalb der Ordinationsachse 1 liegen vor allem Probenpunkte der Geländestopps 10, 11 und 12. Die Stopps 10 und 11 liegen beide am Rand des von Stout et al. (1982) kartierten Gebietes. Die anschließenden Hangwälder sind vegetationskundlich gesehen eher mit den moist pine forest und savannah vergleichbar (Abb. 5-16). Zudem befindet sich ca. 1,5km nördlich des Stopps 11 eine große Straße. Fahrende Autos transportieren verstärkt Partikel und damit auch Pollen, deswegen muss man mit einem erhöhten allochthonen Anteil rechnen. Auch der Stopp 12 (Abb. 5-17) liegt in unmittelbarer Umgebung des Hangfußes. In Abbildung 5-17 sind die Stopps 13 (Vegetation X und XI) und 9 (Vegetation XI) eingetragen. Auch der Stopp 6 ist kein typischer Standort des alluvial swamp (vgl. Anl. 4). Den eigenen Beobachtungen nach ist dieser Standort eine Mischung aus XII und V. Dies würde auch die Überlappung mit der Vegetationseinheit XII erklären.

In Abb. 5-18 sind die für die oben dargestellte Auftrennung der Probenpunkte (Abb. 5-17) verantwortlichen Palynomorphen-Typen in ein biplot-Diagramm eingetragen. Bei dieser Analyse erfolgt die Skalierung in Hinblick auf die Korrelation zwischen den Taxa. Dadurch zeigen die Winkel zwischen zwei Palynomorphen-Typen den Grad der Korrelation an: Je

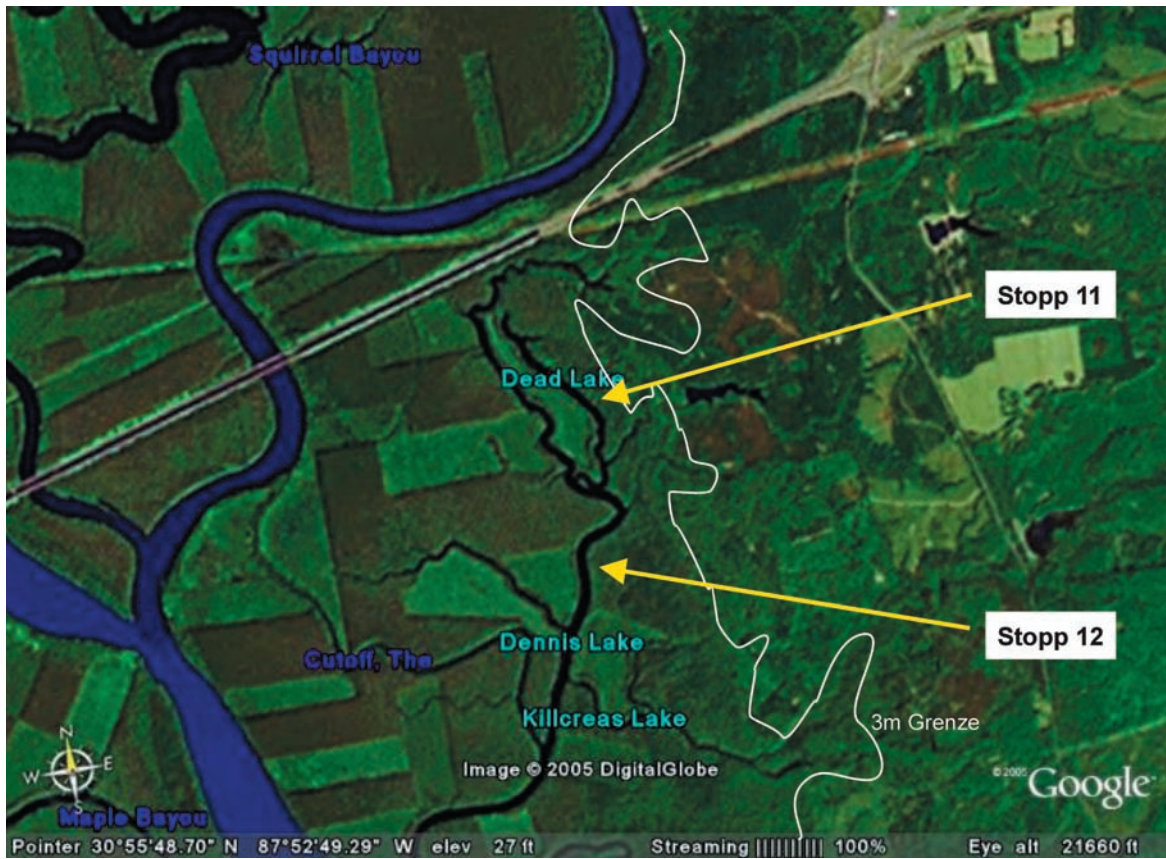


Abbildung 5-16: Lage der Stopp 10 und 11.



Abbildung 5-17: Lage der Stopp 9, 12 und 13.

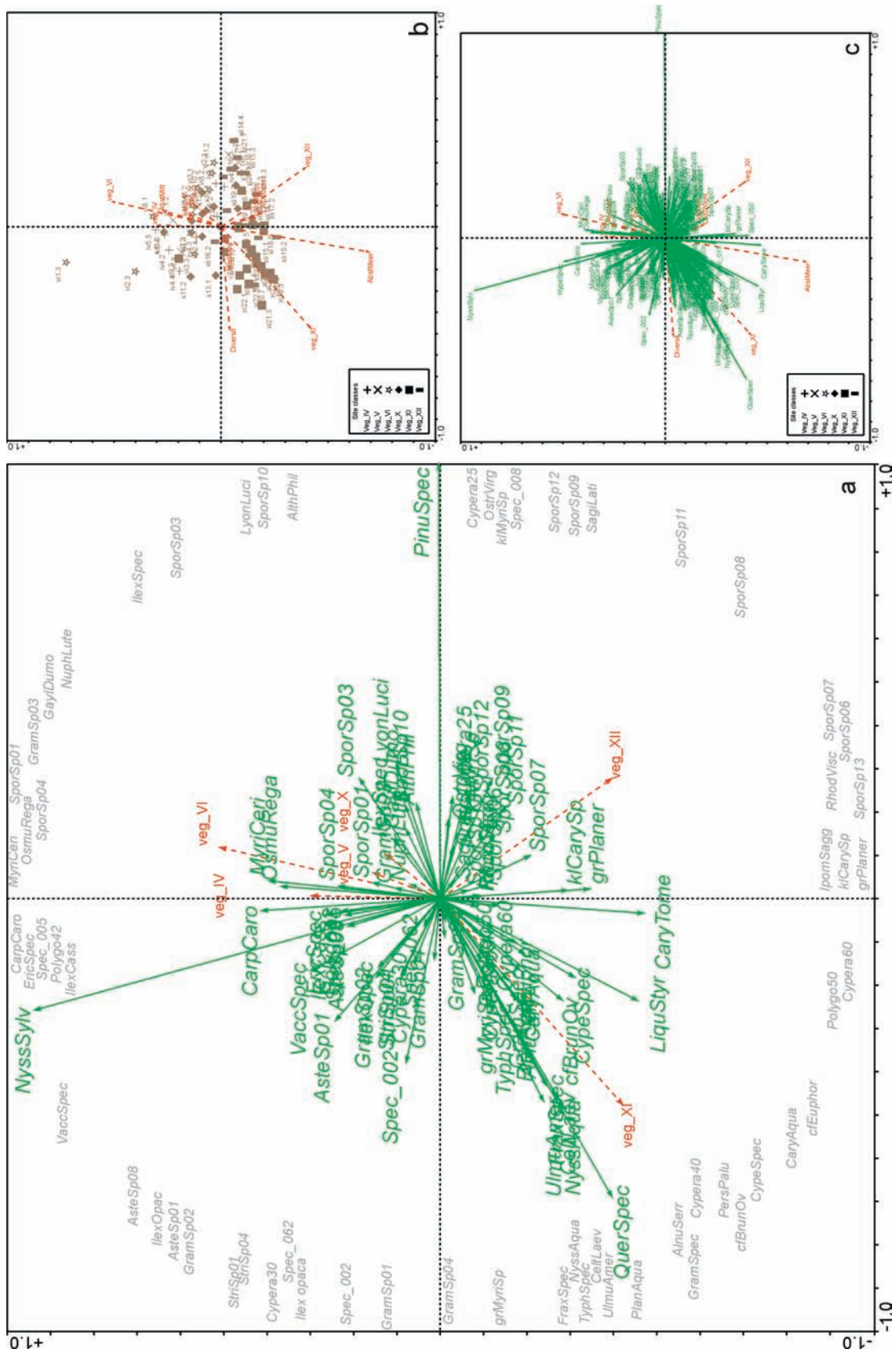


Abbildung 5-18: a) PCA am $MD-II_{sp}$ mit Umweltparametern als indirekte Gradienten eingefügt. Fokus der Skalierung ist auf die Korrelation zwischen den Taxa gerichtet; b) Biplot: Probenpunkte gegen Umweltparameter; c) Biplot: Palynomorphe gegen Umweltparameter

spitzer der Winkel, desto höher ist die Korrelation. Bei 90° liegt keine Korrelation vor. Wenn zwei Vektoren in unterschiedliche Richtungen zeigen, korrelieren die beiden Palynomorphen-Typen negativ. Zur besseren Übersicht sind die Bezeichnungen außen nochmals in grau eingetragen. Zudem ist nur eine Auswahl der wichtigsten Palynomorphen-Typen aufgeführt. Im Diagramm 5-18c sind alle in der Analyse verwendeten Palynomorphen-Typen eingetragen. Um den Unterschied der beiden Skalierungsmethoden zu zeigen, ist in Abbildung 5-18b nochmals der biplot der Probenpunkte mit den Vegetationseinheiten dargestellt.

Die Vegetationen sind durch roten Vektoren dargestellt, die in drei Hauptrichtungen zeigen: Im dritten Quadranten (unten links) sollten Indikatoren für den deep alluvial swamp zu finden sein, in Quadrant 4 (unten rechts) die Indikatoren des natural levee. Alle anderen Vegetationseinheiten befinden sich zwischen den Quadranten 1 und 2 (oben links und rechts).

Nach dieser Darstellung wird die Vegetationseinheit XI durch folgende Palynomorphen-Typen definiert:

- *Quercus* spp.
- *Liquidambar styraciflua*
- *Carya aquatica*
- *Ulmus americana*
- *Planera aquatica*
- *Fraxinus* spp.
- *Celtis laevigata*
- *Typha* spp.
- *Nyssa aquatica*
- diverse Cyperaceen

Im Übergang zur Vegetationseinheit XII plotten

- *Carya tomentosa*
- die große Variante von *Planera*
- die kleine Variante von *Carya*

Die Vegetationseinheit XII wird vor allem durch verschiedene Sporentypen definiert sowie über mehrere seltene Palynomorphen-Typen, die keinen speziellen Pflanzentaxa zugeordnet werden konnten.

Im Folgenden werden die Quadranten 1 und 2 im Uhrzeigersinn beschrieben. An der Grenze zu Vegetation XI gruppieren sich vor allem Gramineen, Cyperaceen und Asteraceen. Dazu zählen auch die Palynomorphentypen Spec_002 und Spec_062 sowie die Palynomorphen-Typen StriSp01 und StriSp04, bei denen es sich um zwei Morphotypen von *Acer rubrum* handelt. Geometrisch gesehen stehen diese Arten jeweils im 90°-Winkel zu den Vegetations-

einheiten IV, V, VI, X und XI. Damit korrelieren diese Arten mit keiner der Vegetationseinheiten. Dies bedeutet, dass diese Taxa in beiden Standortgruppen nicht vorkommen oder aber in einer ähnlichen Verteilung vertreten sind. Allerdings besteht eine negative Korrelation mit Vegetationseinheit XII (Leps & Smilauer 2003, Seite 154). *Nyssa sylvatica*, *Carpinus caroliniana*, *Myrica cerifera* und *Ilex cassine* korrelieren positiv mit Vegetationseinheit IV. Im Verlauf des zweiten Quadranten nehmen die Sporen-Typen zu. Auch mehrere Ericaceen-Taxa plotten in diesem Bereich. *Pinus* ist durch einen sehr langen Vektor charakterisiert. Geometrisch gesehen korreliert *Pinus* mit keiner der Vegetationseinheiten IV, V, VI, X und XII, es kann nur eine leichte negative Korrelation mit Vegetation XI herausgelesen werden.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit der realen Flora (Stout et al. 1982; Anl. 3), so können Übereinstimmungen, aber auch Unterschiede festgestellt werden. Zur Vegetationseinheit XI passen die Arten *Liquidambar*, *Carya aquatica*, *Planera aquatica*, *Nyssa aquatica* und *Fraxinus* spp. In Vegetationseinheit XI tritt nur *Q. laurifolia* auf. Die anderen *Quercus*-Arten sind entweder in den upland pine oak (VII) oder in den natural levee vergesellschaftet. *Ulmus* tritt in X oder XII auf, und Cyperaceen findet man vor allem in den Vegetationseinheiten IV, V und VI.

Carya tomentosa liegt zwischen XI und XII. Dies stimmt mit den natürlichen Gegebenheiten überein, da diese Art nur außerhalb des beprobten Gebietes in den upland pine oak-Wäldern vorkommt. Damit erklärt sich die schlechte Korrelation zu *Carya aquatica*. Allerdings tritt in der Vegetationseinheit XII *Carya laciniosa* auf. Da keine palynologischen Daten über diese Art vorliegen, fragt sich, ob der Pollen-Typ *Carya tomentosa* die *Carya*-Arten *C. tomentosa* und *C. laciniosa* umfasst.

Ansonsten wird der natural levee vor allem durch eine reiche Farnflora charakterisiert (Abb. 5-18a). Da jedoch in dieser Abbildung nur die wichtigsten Palynomorphen-Typen eingetragen sind, täuscht die Darstellung. Tatsächlich wird die Vegetationseinheit XII noch durch weitere achtzehn Pollen-Typen charakterisiert (Abb. 5-18c), die jedoch auf Grund der unsicheren taxonomischen Zuordnung ökologisch nicht interpretierbar sind. Es handelt sich bei den meisten diesen Arten vermutlich um krautige Taxa. Daraus folgt, dass die Vegetationseinheit XII etwas trockener, aber heterogener als die Vegetationseinheiten X und XI ausgeprägt ist. Dies stimmt auch mit den realen Verhältnissen überein. Nach Stout et al. (1982) sind insgesamt 42 Arten in der Vegetationseinheit XI, dagegen 86 in der Vegetationseinheit XII nachgewiesen. Eine höhere Diversität ist nur aus dem moist pine forest und der moist pine savannah bekannt (92 bzw. 93 von insgesamt 374 im Gebiet nachgewiesenen Taxa). Da es sich bei diesen Standorten aber um trockenere und sandigere Böden handelt, ist die Artenzusammensetzung sehr unterschiedlich (vgl. Anl. 4).

Die trockeneren Bedingungen an den Standorten IV - VI werden durch die Richtung der

Vektoren der Ericaceen und Gramineen bestätigt (Abb. 5-18a). Auch die Position der Gattung *Ilex* im Schaubild stimmt mit den vegetationskundlichen Befunden überein. *Ilex cassine* ist in den Vegetationseinheiten IV und V nachgewiesen, die anderen *Ilex*-Arten dagegen in der Vegetationseinheit X. *Ilex opaca*, die nur in dem alluvial swamp vorkommt, plottet im Diagramm an einer nicht aussagekräftigen Position.

Im Großen und Ganzen können trockenere, trockenere silikatreiche und feuchtere Bereiche durch die Verteilung der Palynomorphen-Typen in dem biplot unterschieden werden. Man kann sogar Übergänge zwischen diesen Bereichen erkennen. Auch die Zuordnung der Palynomorphen-Typen zu den Vegetationseinheiten stimmt in etwa mit den vegetationskundlichen und bodenkundlichen Befunden überein.

Fazit

- Die Palynomorphengehalte korrelieren teilweise hoch signifikant mit der Vegetation, werden aber auch durch andere Faktoren bestimmt. Eine wesentliche Rolle spielt sicherlich die tidale Dynamik. Es ist also auch ein verstärkter taphonomischer Einfluss auf die Palynoflora zu erwarten.
- Die besten Ergebnisse erzielt man an dem Prozentdatensatz, in dem alle Morphotypen unterschieden sind ($MD-II_{\%P}$). Deswegen ist darauf zu achten, dass neben den Palynomorphentaxa auch die Morphotypen separat aufgenommen werden.
- Die Clusteranalyse an den Probenpunkten kann nur Gruppen von Vegetationseinheiten auftrennen.
- Auch im $MD-II$ verbessert die vorgeschaltete Korrelationsanalyse die Ergebnisse nicht.
- Die Faktorenanalyse ist schwer zu interpretieren.
- Durch die PCA bilden die einzelnen Vegetationseinheiten spezifische räumliche Muster. Auftretende Überschneidungen der Vegetationseinheiten können durch die Lage der Probenpunkte erklärt werden. Auch die Vektoren der Palynomorphen lassen sich ökologisch interpretieren.

5.4 Diskussion

Ziel dieses Kapitels ist, anhand von verschiedenen Analysen festzustellen, ob die umgebende Vegetation in diesem wasserabhängigen Ökosystem, das zum Teil mehrmals im Jahr überflutet wird, als Signal in der Palynoflora erhalten bleibt. Zu diesem Zweck werden Clusteranalysen, Diskriminanzanalysen und diverse Ordinationsverfahren angewendet, da diese Methoden auch bei der Rekonstruktion fossiler Ökosysteme im Neogen Verwendung finden. Ziel ist es auch, herauszuarbeiten, welche Stärken und Schwächen die einzelnen Methoden aufzeigen.

Methodik

Ein allgemeines Problem in der Palynologie ist die Zuordnung der Pollen und Sporen zu den zugehörigen Taxa. In den meisten Fällen ist es nur möglich, Gattungen zu unterscheiden. Häufig lassen sich sogar nur Aussagen über eine Familienzugehörigkeit treffen. Zudem treten auch bei der eindeutigen Zuordnung der einzelnen Palynomorphen Probleme auf. Besonders die Cyperaceen, Poaceen und Asteraceen können nur schwer morphologisch weiter untergliedert werden. In anderen Arbeiten werden diese Gruppen deswegen nicht weiter unterteilt (z.B. Connor et al. 2004; Lechterbeck 2001; Oswald et al. 2003). In dieser Arbeit sind innerhalb der oben genannten Gruppen zumindest Größenklassen unterschieden worden. Auch bei anderen Palynomorphen-Typen ist eine eindeutige Zuordnung nicht immer möglich. Laut Lieux (1980b) weist zum Beispiel *Carpinus caroliniana* in Polansicht einen maximalen Durchmesser von 31µm auf. Nach Stout et al. (1982) tritt im Gebiet keine weitere *Carpinus*-Art auf. In den hier untersuchten palynologischen Präparaten werden jedoch Pollen vom Typ *Carpinus* bestimmt, die in Polansicht einen Durchmesser von mehr als 31µm haben. Diese beiden Typen sind in der zusammengefassten Matrix (zMP-III) *Carpinus* zugeordnet, da die beobachteten Palynomorphen in den untersuchten Präparaten eher größer ausgeprägt sind als in der Bestimmungsliteratur angegeben. Auch die Größenangaben in der Bestimmungsliteratur unterscheiden sich. Als Beispiel sei hier *Morus rubra* aufgeführt. Nach Willard et al. (2004) beträgt der Durchmesser 12,0-17,8µm mit einem Porendurchmesser von 1,5-2,4µm. Der Porendurchmesser ist bei Lieux (1980b) ebenfalls mit 1,5-2µm angegeben. Dagegen ist der Durchmesser mit 15,6-19,5µm deutlich größer. Noch signifikanter ist der Unterschied bei *Taxodium distichum*. Während Lieux (1980a) als Länge der äquatorialen Achse 18,6-28,8µm gemessen hat, ist der maximale Durchmesser bei Willard et al. (2004) mit 25,0-28,5µm angegeben. Der Größenunterschied beträgt also mehr als 6µm und damit 20% der maximalen Gesamtgröße.

Es gibt mehrere Möglichkeiten, mit dem Problem der Zuordnung von Palynomorphen zu den dazugehörigen Pflanzentaxa umzugehen:

- 1) Durch eine aus dem Probengebiet stammende palynologische Vergleichssammlung lassen sich die Palynomorphen-Typen eindeutig zuordnen.
- 2) Zu große und zu kleine Palynomorphen werden dem ähnlichen Typ zugeordnet, da eine natürliche Schwankung der Pollengröße in der Literatur nur unzureichend erfasst ist.

- 3) Auch die unterschiedlichen Größenklassen werden berücksichtigt, da die Größe der Pollenkörner ökologische Informationen beinhaltet.

In einer Langzeitstudie sollte die Variante 1) angewandt werden. In dieser Arbeit konnte jedoch nicht auf eine Vergleichssammlung aus dem Probengebiet zurückgegriffen werden. Es werden die Möglichkeiten 2) und 3) angewendet, wobei die besten Ergebnisse unter Berücksichtigung aller unterschiedenen Typen erzielt werden (Variante 3). Dies bestätigen auch die Untersuchungen von McGlone & Moar (1997). Die hier dargestellten Ergebnisse zeigen, dass durch die Pollengröße weitere Informationen wie zum Beispiel die Fitness der Pflanze oder die Nährstoffversorgung mit in die Analyse einbezogen werden. Es ist immer noch nicht sicher nachgewiesen, ob größere Pollenkörner in positivem Zusammenhang mit der Länge des Pollenschlauches und damit einem höheren Befruchtungserfolg stehen. Tejaswini (2001) hat bei *Dianthus* eine positive Korrelation dieser Parameter nachgewiesen, die Untersuchungen von Pietarinen & Pasonen (2004) an *Betula pendula* belegen jedoch das Gegenteil. Nach Lau & Stephenson (1993) besteht ein Zusammenhang zwischen der Pollenkorngröße von *Cucurbita pepo* und dem Nitratgehalt im Boden. Dies weist darauf hin, dass eine Auftrennung in Morphotypen das Auflösungsvermögen der Pollenanalyse verbessert.

Diskriminanzanalyse

Die Ergebnisse aller Diskriminanzanalysen (Abb. 5-1, 5-5, 5-8) zeigen, dass es mathematisch möglich ist, die Probenpunkte mit Hilfe der Palynomorphen in Gruppen gleicher Vegetation aufzutrennen, die im Vorhinein definiert wurden. Die Diskriminanzanalyse bietet also eine gute Ausgangsbasis für die Auswertung subfossiler bis subrezenter Bohrkernen (Liu & Lam 1985). Allerdings unterscheiden sich die Ergebnisse der Diskriminanzanalyse an den verschiedenen Datensätzen deutlich. Die besten Ergebnisse werden am FD erzielt. Dies ist in Übereinstimmung mit der Probenentnahmetechnik, bei der die Probenpunkte relativ weit auseinander liegen und die Vegetationseinheiten gut zu unterscheiden sind. Positiv wirkt sich auch aus, dass beim FD nur fünf Vegetationseinheiten unterschieden werden und 74 Palynomorphen-Taxa mit in die Analysen einfließen. Anders verhält sich dies bei den Datensätzen im Mobile Delta. Beim $MD-I$ kann der Probenpunkt Mo 25695-11 keiner Vegetationseinheit zugeordnet werden. Es handelt sich hier um eine gestörte Fläche, die im Stadium der Sukzession ist. Auch wird zwischen dem low fresh-water marsh (IIIa) und dem high fresh-water marsh (IIIb) unterschieden. Diese beiden Vegetationseinheiten sind sich sehr ähnlich und gehen ineinander über (Stout et al. 1982). Ökologisch muss auch zwischen zwei verschiedenen Typen des high marsh unterschieden werden. Der eine tritt im Übergang zum höher gelegenen Wald auf, der andere Typ als „Insel“ mit höherem Untergrund innerhalb des low fresh-water marsh. In letzterem sind weniger Holzpflanzen zu finden als in den high marsh-Regionen, die direkt an Wälder angrenzen. Diese beiden marsh Vegetationseinheiten sind bei der Probenkampagne der Proben $MD-II$ ausgespart worden, da im Vordergrund der Untersuchung die LAI-Verteilung der Wald-Typen steht. Trotz dieser

pflanzensoziologischen Probleme führt die Diskriminanzanalyse zu einem guten Ergebnis. Auch zeigen die Diskriminanzanalysen an den verschiedenen MD-II Datensätzen, dass auf Grund der kleinräumig auftretenden Sedimentationsereignisse eine Auftrennung an den absoluten Palynomorphengehalten nicht eindeutig ausfällt. Dies spielt eine große Rolle bei der Übertragung der Ergebnisse auf fossile Datensätze (siehe auch letzter Abschnitt dieses Kapitels).

Clusteranalyse

Bereits die einfache Clusteranalyse an den Probenpunkten liefert in allen Datensätzen die besten Ergebnisse bei der Auftrennung der umgebenden Vegetation auf Grund der palynologischen Zählraten. Der Datensatz FD aus den Everglades zeigt bei den verschiedenen Clustermethoden die geringsten Variabilitäten. Aber auch der Datensatz MD-II kann gemäß der Vegetationseinheiten aufgetrennt werden. Der Versuch, die Auftrennung durch eine vorgeschaltete Korrelation zu optimieren, führt zu keiner Verbesserung. Ausserdem fehlt eine Methode, welche die verschiedenen Ergebnisse der Clusteranalysen quantitativ zusammenfasst. Hier besteht weiterer Forschungsbedarf.

Faktorenanalyse

Die Ergebnisse der Faktorenanalyse sind wenig aussagekräftig. Im R-Modus ist keine Übereinstimmung der Faktoren mit den Vegetationseinheiten festzustellen. Nur an Hand der Daten von Riegel (1965) ist es im Q-Modus möglich, die Faktoren mit Vegetationseinheiten in Verbindung zu bringen (Tab. 5-3). Dieses Verfahren ist vergleichbar mit der Methodik, die Willard et al. (2001) angewendet haben. Allerdings wird in der Arbeit von Willard et al. (2001) keine Faktorenanalyse durchgeführt, sondern eine Clusteranalyse an den Probenpunkten (Q-Modus, Cl_Q) und an den Palynomorphen (R-Modus, Cl_R)³. Da sich bei dieser Methodik die seltenen Palynomorphen bei der Clusteranalyse im R-Modus störend auswirken, wird die Datenmatrix auf die häufigsten 20 Palynomorphen reduziert⁴. Dies ist der Vorteil der Faktorenanalyse. Es werden alle Variablen verwendet, und die einzelne Variable kann mehrere Faktoren beeinflussen (z.B. *Rhizophora* im Faktor 1 und 4 in Tab. 5-3)⁵. Dadurch lassen sich im Idealfall weiterführende Aussagen treffen.

Vergleicht man das Ergebnis dieser Untersuchung (Tab. 5-3) mit dem Ergebnis von Willard et al. (2001), so erkennt man ähnliche Palynomorphen-Gruppierungen (Tab. 5-9). Der in dieser Analyse ermittelte Faktor 1 entspricht von der Zusammensetzung der darin enthaltenen Palynomorphen-Typen dem Cluster I von Willard et al. (2001). Faktor 6 kann dem Cluster II

³ Die Begriffe Q-Mode und R-Mode in Bezug auf die Clusteranalyse sind Willard et al. (2001) entnommen.

⁴ Wenn alle Palynomorphen mit in die Analyse einbezogen werden, entsteht ein großer Restcluster mit den nicht interpretierbaren Palynomorphen.

⁵ Auch die Faktorenanalyse ist anfällig gegenüber seltenen Variablen (vgl. Bruch 1998). Deswegen wurde in dieser Arbeit eine Analyse mit einer zusammengefassten und leicht reduzierten Matrix durchgeführt, allerdings ohne deutliche Verbesserung des Ergebnisses.

und Faktor 5 dem Cluster IV zugeordnet werden. Der Cluster III von Willard et al. (2001) umfasst die Faktoren 2, 3 und 4. Willard et al. (2001) ordnen die Cluster nicht auf Grund der Ergebnisse der Cl_R den Vegetationseinheiten zu. Vielmehr interpretieren sie die in den einzelnen Clustern enthaltenen Palynomorphen ökologisch. Die Zuordnung der Proben zu den einzelnen Vegetationseinheiten erfolgt ausschließlich über eine Clusteranalyse im Q-Modus. In der Faktorenanalyse, die in dieser Arbeit angewendet worden ist, kann den Faktorwerten entnommen werden, welche Probenpunkte und damit welche Vegetationseinheiten durch welche Faktorladungen beeinflusst werden. Es besteht also ein direkter Zusammenhang zwischen Probenpunkten und Palynomorphen. Eine Ableitung der Vegetationseinheiten über die bei einer Cl_R ermittelten Palynomorphen-Gruppen kann zu Fehlinterpretationen führen (vgl. Kap. 6.1; Court-Picon et al. 2005). Dies zeigt auch die Arbeit von Willard et al. (2001). Nach der Cl_Q werden vier Hauptcluster unterschieden. Bei der Cl_R lassen sich ebenfalls vier Cluster erkennen. Die Cluster der Cl_R decken sich aber nur zum Teil mit der Cl_Q (Tab. 5-9). Kritisch an dem Ausschluss der seltenen Arten bei Willard et al. (2001) ist, dass gerade die selteneren Arten, in der Pflanzensoziologie Trennarten genannt, wichtig sind für die Unter-

Faktorenanalyse am Datensatz FD , in dieser Analyse		Ergebnisse der Clusteranalyse nach Willard et al. 2001	
Vegetationstyp (Faktorwerte)	Palynomorphen-Typ (Faktorladung)	Palynomorphen-Typ (nach Cl_R , Fig. 4a)	Vegetation (nach Cl_Q , Fig. 5)
Mangrove Environment (Faktor 1)	<i>Rhizophora</i> <i>Pinus</i> Chenopodiaceae <i>Avicennia</i>	<u>Cluster I</u> <i>Conocarpus</i> <i>Avicennia</i> <i>Rhizophora</i>	Mangrove Forests (Cluster IIa)
Brackish Marsh (Faktor 4)	Tripor2 <i>Conocarpus</i> Cyperaceae Polydodiaceae Chenopodiaceae Compositae <i>Osmunda</i> <i>Rhizophora</i> <i>Typha</i>	<u>Cluster III</u> Chenopodiaceae/Amaranthaceae <i>Sagittaria</i> ^m <i>Typha</i> ^m Cyperaceae ^m Polygoniaceae ^m <i>Utricularia</i> ^l <i>Nymphaea</i> ^l	Marsh (Cluster IIb) and Slough (Fresh-Water Marsh, Cluster III)
Fresh-Water Marsh (Faktor 2 und 3)	<i>Pinus</i> Ovoidites Triporat Cyperaceae <i>Sagittaria</i> <i>Nymphaea</i> Chenopodiaceae <i>Batis</i> Nymphaeaceae		
Cypress Hammocks (Faktor 5)	<i>Taxodium</i> Compositae	<u>Cluster IV</u> <i>Ilex</i> <i>Myrica</i> Taxodiaceae/Cupressaceae/ Taxaceae Poaceae Asteraceae <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>	Short hydroperiod taxa
Hardwood Hammocks (Faktor 6)	Polypodiaceae <i>Cephalanthus</i>	<u>Cluster II</u> Pteridophyta <i>Salix</i> <i>Cephalanthus</i>	Tree-Island taxa (Cluster I) Entspricht Hardwood Hammocks.

Tabelle 5-9: Vergleich der Ergebnisse dieser Arbeit mit den Ergebnissen von Willard et al. (2001). ^m moderate-hydroperiod, ^l long-hydroperiod wetland taxa. Cl_R Clusteranalyse im R-Modus, Cl_Q Clusteranalyse im Q-Modus

scheidung der Vegetationseinheiten (Dierschke 1994). Auch die Untersuchungen im Mobile Delta zeigen, dass eine Reduktion der Taxa durch Zusammenfassung und Auslassung der selten vorkommenden Palynomorphen-Typen zu schlechteren Ergebnissen führt (vgl. Abb. 5-8 und die Ergebnisse an den zusammengefassten Matrizen auf der Daten-CD).

Die weniger aussagekräftigen Ergebnisse der Faktorenanalyse stimmen nicht mit den Erfahrungen anderer Autoren überein. Bruch (1998), Davies & Fall (2001) oder Paez et al. (1997) belegen in ihren Arbeiten das gute Gelingen dieser Methode an palynologischen Proben. Der Grund für die schlechten Ergebnisse der Faktorenanalyse ist vermutlich die hohen Zahl der in der Analyse verwendeten Taxa in Kombination mit der hohen Auflösung. Bei einer regionalen Fragestellung würde das Mobile Delta als einzelner Vegetationstyp betrachtet werden. Bei wenigen Untersuchungen ist bisher versucht worden, strukturell ähnliche Vegetationseinheiten mit Hilfe der Palynoflora aufzutrennen. Ein Beispiel hierfür ist die Arbeit von Gavin et al. (2003), in der innerhalb eines Waldgebietes an rezenten Proben ein Temperaturgradient aufgelöst werden konnte. Allerdings wird bei dieser Untersuchung keine Faktorenanalyse durchgeführt, so dass die Ergebnisse nicht direkt auf das hier vorliegende Problem angewendet werden können. Die Faktorenanalyse ist also besser für die Auftrennung von Biomen geeignet als zur kleinräumigen Unterscheidung von Vegetationseinheiten. Auch der tidale Einfluss spielt eventuell eine Rolle.

Weitere Ordinationsverfahren

Die DCA bzw. PCA zeigt hinsichtlich der Auftrennung der Vegetationseinheiten gegenüber der Faktorenanalyse gute Ergebnisse (Abb. 5-4, 5-13, 5-14 und 5-17). Im Gegensatz zur Clusteranalyse, bei der möglicherweise viele ähnliche, aber nicht identische Gruppierungen entstehen, erhält man wenige Ergebnisse, die je nach verwendeter Methode unterschiedlich zu interpretieren sind. Durch die DCA können die Probenpunkte des Datensatzes FD eindeutig den Vegetationseinheiten entsprechend aufgetrennt werden. Da die Palynomorphen im selben Schaubild eingetragen sind, können vorhandene Korrelationen besser erkannt werden (Abb. 5-4). Der Datensatz $MD-II$ ist durch die PCA ebenfalls besser zu interpretieren (Abb. 5-14 und 5-17). Dies belegen auch verschiedene Arbeiten, die an rezentem Material untersuchen, ob sich die lokale Vegetation mit Hilfe verschiedener Ordinationsverfahren durch die Palynoflora abbilden lässt (z.B. Brostrom et al. 2004; Connor et al. 2004; Court-Picon et al. 2005; McGlone & Moar 1997; Nielsen & Odgaard 2005).

Übertragung der Ergebnisse auf subfossiles und fossiles Material

Zum Schluss soll noch auf die Problematik bei der palynologischen Analyse von Bohrkernen aus alluvialen Gebieten eingegangen werden. Fall (1987) stellt in ihrer Untersuchung fest, dass eine palynologische Analyse für die Abgrenzung von Vegetationseinheiten innerhalb alluvialer Flächen nicht möglich ist. In dieser hier vorliegenden Arbeit zeigt sich, dass sogar sehr kleinräumige Unterschiede in der Vegetation aufgelöst werden können. Untersuchungen im Einzugsgebiet des Mississippi belegen, dass der Verlauf des Flusses

einen Einfluss darauf hat, wie stark die lokale Vegetation in der Wassersäule vertreten ist (Campbell & Chmura 1994; Chmura et al. 1999; Smirnov et al. 1996). Im mäandrierenden Mississippi ist die lokale Flora schlechter abgebildet als im anastomosierenden Flusslauf des Atchafalaya (Campbell & Chmura 1994; Chmura et al. 1999). In beiden Flusssystemen spielt die Wiederaufarbeitung der im Flusssediment befindlichen Palynomorphen eine große Rolle. Zudem zeigen Smirnov et al. (1996), dass zwischen der Fließgeschwindigkeit und der Pollenfracht kein signifikanter Zusammenhang besteht. Diese Arbeiten beziehen sich aber alle auf die Sedimentation innerhalb der Flussläufe. Der Einfluss der Sedimentation auf die nicht ständig überfluteten Vegetationseinheiten ist in dieser Arbeit bereits im Zusammenhang mit den absoluten Palynomorphengehalten aufgezeigt worden. Da jedoch über Bodenproben die lokale Vegetation bestimmt werden kann, haben die Überflutungsereignisse keinen allzu großen Einfluss. Auch eine damit einhergehende Aufbereitung des Bodens und der allochtone Eintrag spielen nur eine untergeordnete Rolle. Aus den oben dargestellten Untersuchungen kann jedoch abgeleitet werden, dass eine Probe aus einem fossilen Channel eventuell deutlich schwerer zu interpretieren ist als eine Probe von fossilen Oberflächen, die sich über dem mittleren Wasserstand entwickelt haben. Deswegen ist eine gründliche sedimentologische Untersuchung im Vorfeld einer palynologischen Auswertung von Bohrkernen aus Deltasystemen unbedingt notwendig.

Fazit

- Die Morphotaxa sind für eine hochauflösende Auswertung wichtig.
- Die Diskriminanzanalyse ist eine gute und robuste Methode, um bekannte Vegetationseinheiten aufzutrennen. Deswegen sollten die hier gewonnenen Transferfunktionen auf subrezente bis fossile Bohrkernproben aus vergleichbaren Vegetationseinheiten angewendet werden.
- Die Clusteranalyse stellt ein brauchbares Tool für die Interpretation der Palynoflora dar. Ein Problem ist die subjektive Auswahl des geeigneten Baumes.
- Die Faktorenanalyse (FA) liefert keine aussagekräftigen Ergebnisse. Es ist zu prüfen, ob die Methode auf Grund der ähnlichen, zu unterscheidenden Vegetationseinheiten hier nicht funktioniert hat bzw. welche Randbedingungen gegeben sein müssen, dass eine FA an palynologischen Proben angewendet werden kann.
- Die DCA/PCA trennt die Vegetationseinheiten gut auf. Darüber hinaus können die für die einzelnen Gruppierungen relevanten Palynomorphentaxa herausgelesen und interpretiert werden. Diesen Methoden eignen sich gut für die Analyse von Bohrkernen der jeweiligen Gebiete.
- Da jede der verwendeten Methoden ihre Stärken und Schwächen aufweist, liefert nur eine Kombination von verschiedenen Methoden belastbare Ergebnisse. Um die Ergebnisse verschiedener Arbeiten vergleichen zu können, sollte eine Standardmethodik für die statistische Auswertung palynologischer Proben erarbeitet werden (vgl. Kap. 8).

6 LAI-Verteilung im Mobile Delta und Vergleich des LAI mit der Palynoflora

6.1 Verteilung des Leaf area index im Delta

In Tabelle 6-1 ist eine Aufstellung des Leaf area index (LAI) je Probenpunkt dargestellt. Neben dem LAI sind noch Angaben der Lage, der Vegetation (nach Stout et al. 1982) und eine kurze Ortsbeschreibung der Datenpunkte angegeben. Eine komplette Auflistung der Daten, die durch die Messgeräte gewonnen wurden, kann Anlage 11 entnommen werden.

Stopp	Site	LAI100	LAI020	Veg.	Lok. N	Lok. W	Ort
1	1	6,17	6,17	VI	30° 47.572'	88° 05.087'	O-Ufer nördlicher Chickasaw Bayou
	2	5,38	5,38	VI			
	3	4,62	4,62	VI			
2	1	3,97	3,97	VI	30° 47.369'	88° 04.837'	N-Ufer von Nebenarm des nördlichen Chickasaw Bayou
	2	5,07	5,07	VI			
	3	4,85	4,85	VI			
	4	3,93	3,93	VI			
3	1	5,25	5,25	VI			
	2	5,92	5,92	VI			
	3	3,18	3,18	VI			
4	1	5,26	5,26	IV	30° 47.019'	88° 04.021'	N-Ufer Black Bayou
	2	4,12	4,12	IV			
	3	4,00	4,00	IV			
	4	4,62	4,62	IV			
5	1	3,24	3,24	IV	30° 46.726'	88° 03.360'	O-Ufer südlicher Chickasaw Creek (nördlich Canal)
	2	4,27	4,27	IV			
	4	3,68	3,68	IV			
	5	3,16	3,16	IV			
6	1	4,32	4,32	X	30° 46.724'	88° 03.360'	O-Ufer südlicher Chickasaw Creek (südlich Canal)
	2	4,07	4,07	X			
	3	3,63	3,63	X			
	4	3,20	3,20	X			
7	1	5,14	5,14	V	30° 49.412'	88° 02.968'	N-Ufer Bayou Sara
	2	5,45	5,45	V			
	3	6,00	6,00	V			
	4	5,32	5,32	V			
	5	4,88	4,88	V			
	6	5,84	5,84	V			
8	1	4,84	4,84	VI	30° 49.412'	88° 02.968'	N-Ufer Bayou Sara
	2	4,93	4,93	VI			

Tabelle 6-1: Übersicht über die Geländestopps, Probenpunkte, LAI-Werte und geographische Lage.

Stopp	Site	LAI100	LAI020	Veg.	Lok. N	Lok. W	Ort
9	1	5,24	8,01	XI	30° 54.532'	87° 53.788'	O-Ufer südlicher Dennis Lake
	2	5,98	7,94	XI			
	3	4,48	7,10	XI			
	4	4,32	7,08	XI			
10	1	6,27	7,74	X	30° 55.246'	87° 52.927'	O-Ufer nördlicher Dennis Lake
	2	5,25	7,58	X			
	3	5,80	7,50	X			
	4	7,07	7,07	X			
11	1	6,16	9,00	X	30° 55.526'	87° 52.707'	O-Ufer Dead Lake
	2	4,30	6,64	X			
	3	5,23	7,17	X			
	4	4,92	4,92	X			
12	1	4,62	6,91	X	30° 51.997'	87° 55.019'	S-Ufer Smith Bayou
	2	5,53	7,89	X			
	3	5,49	8,76	X			
	4	4,53	6,53	X			
13	1	4,49	4,49	X	30° 53.050'	87° 55.063	W-Seite des nördlichen Negro Lake.
	2	5,47	7,74 / 8,44	X			
14	1	6,02	6,87	XII	31° 05.560'	87° 52.981'	O-Seite am Südlauf des Big Beaver Creek
	2	6,42	6,42	XII			
	3	6,35	6,35	XII			
	4	4,51	7,55	XII			
15	1	5,81	6,29	XII	31° 05.778'	87° 53.293'	O-Seite am Nordlauf des Big Beaver Creek
	2	4,73	4,24	XII			
	3	4,70	4,70	XII			
	4	5,73	5,73	XII			
16	1	6,04	6,04	XII	31° 05.333'	87° 54.557'	S-Ufer Stiggins Lake (O-Seite)
	2	5,68	5,68	XII			
	3	5,35	5,35	XII			
	4	6,07	6,07	XII			
17	1	5,67	5,67	XII	31° 04.643'	87° 56.206'	S-Ufer Stiggins Lake (W-Seite)
	2	5,58	5,58	XII			
	3	4,21	4,21	XII			
	4	5,38	5,38	XII			
18	1	5,43	6,90	XI	31° 04.674'	87° 54.397'	N-Ufer Little Lake
	2	4,40	4,40	XI			
	3	5,48	5,48	XI			
	4	4,72	6,71	XI			
	5	5,96	5,96	XI			
	6	6,12	6,12	XII			

Tabelle 6-1, Fortsetzung: Übersicht über die Geländestopps, Probenpunkte, LAI-Werte und geographische Lage.

Stopp	Site	LAI100	LAI020	Veg.	Lok. N	Lok. W	Ort
19	1	5,26	7,83	XI	31° 03.189'	87° 52.411'	NW-lich Coon Neck
	2	4,27	6,89	XI			
	3	6,62	7,53	XII			
	4	4,86	7,20	XI			
	5	4,99	7,23	XI			
20	1	6,03	8,42	XI	31° 04.229'	87° 52.611'	W-Ufer Tensaw Lake
	2	5,53	5,53	XI			
	3	5,68	7,06	XI			
	4	6,05	5,69	XI			
	5	5,68	6,64	XI			
	6	3,89	6,13	XI			
	7	6,12	6,12	XII			
21	1	5,15	6,32	XI	31° 01.306'	87° 54.142'	nördl. Aikin Island
	2	4,56	5,93	XI			
	3	3,92	4,88	XI			
	4	4,63	5,77	XI			
	5	4,96	6,90	XI			
	6	5,28	6,35	XI			
	7	4,64	8,54	XII			
22	1	4,66	4,66	XI	31° 01.685'	87° 55.296'	N-Ufer Devil' Bend
	2	4,72	4,72	XI			
	3	3,62	5,73	XI			
	4	4,89	5,75	XI			
	5	4,36	5,64	XI			
23	1	6,62	6,62	XII	31° 00.722'	87° 57.504'	S-Ufer Tensaw River
	2	6,25	6,37	XII			

Tabelle 6-1, Fortsetzung: Übersicht über die Geländestopps, Probenpunkte, LAI-Werte und geographische Lage.

In Abbildung 6-1 sind die Messwerte je Probenpunkt aufgeführt. Normalerweise sind die Messungen in ca. 1m Höhe durchgeführt worden. An mehreren Probenpunkten ist jedoch wegen des vielen Unterbewuches zusätzlich in ca. 20cm Höhe gemessen worden. Es ist auffällig, dass die Werte je Stopp stark schwanken. Zudem fällt der LAI bei den Stopps 1 bis 6 tendenziell niedriger aus als der bei den Stopps 7 bis 23. Die Stopps 1 bis 6 verbindet, dass sie alle aus der gleichen Gegend stammen (siehe Tab. 6-1 und Abb. 3-7). Auch wenn der Stopp 6 nach Stout et al. (1982) zur Vegetationseinheit X gehört, grenzt direkt nördlich daran die Vegetationseinheit IV mit Stopp 5, und westlich ist die Vegetationseinheit VI kartiert. Eigene Beobachtungen sprechen dafür, dass es sich um einen Mischtyp mit Elementen aus XII und V handelt⁶. Nach den Messungen des LAI ist der Stopp 6 eher

⁶ Auch die PCA in Abb. 5-15h ordnet die Probenpunkte des Stopp 6 eher der Vegetationseinheit XII zu.

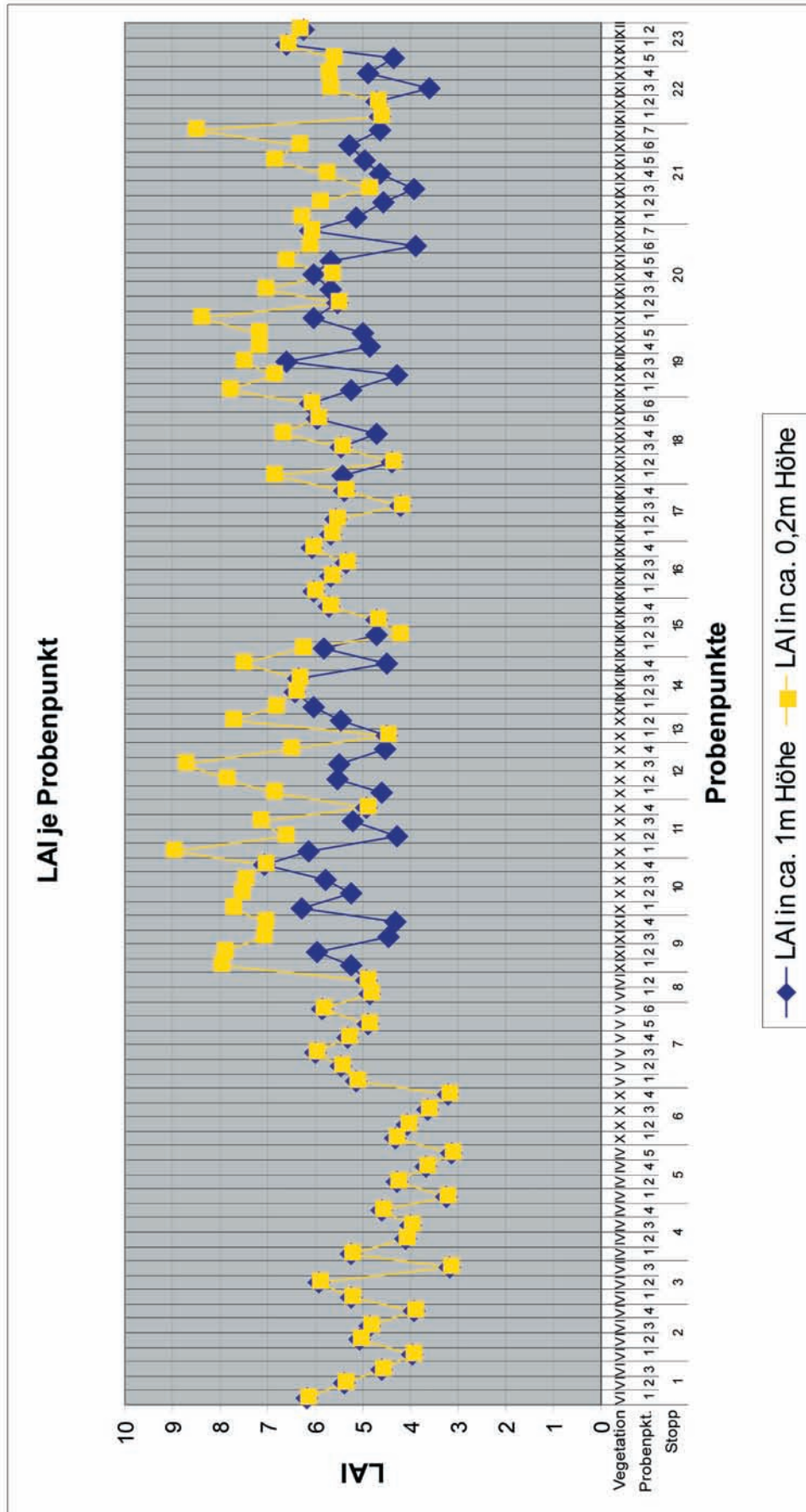


Abbildung 6-1: LAI je Probenpunkt, sortiert nach Sammelreihenfolge.

der Vegetationseinheit IV zugehörig. Da dieser Stopp keiner Vegetation zugeordnet werden kann, soll er in den folgenden Berechnungen, die nach Vegetationen aufgeteilt sind, nicht berücksichtigt werden (Abb. 6-2 und 6-3). Um die Einflussgrößen des LAI herauszufiltern, soll zuerst der LAI je Vegetationseinheit betrachtet werden (Abb. 6-2, 6-3) und danach die Gruppen nahe beieinander liegender Stopps (Abb. 6-4).

In der Abbildung 6-2 ist die Min-Max-Verteilung des LAI je Vegetationstyp angegeben. Der Mittelwert ist durch einen kurzen Querbalken angezeigt. In der Abbildung 6-2a sind die Werte des LAI in 1m Höhe und in Abbildung 6-2b die des LAI in 0,2m Höhe dargestellt. Rechts neben den Schaubildern ist das Ergebnis des t-Test aufgeführt. Ohne Berücksichtigung der Kraut- und unteren Strauchschicht (LAI_{100} , Abb. 6-2a) sind die höchsten Mittelwerte bei den Vegetationseinheiten moist pine savannah (V), alluvial swamp (X) und natural levee (XII) zu finden. Die Messwerte des bay forest (VI) und des deep alluvial swamp (XI) fallen im Schnitt niedriger aus. Die kleinsten Werte treten im moist pine forest (IV) auf (Abb. 6-2a). Durch die zum Teil in den Vegetationseinheiten X, XI und XII auftretende Krautschicht unterscheiden sich die Mittelwerte dieser Vegetationseinheiten („swamp-Gruppe“) signifikant von denen der Vegetationseinheiten IV, V und VI („pine-Gruppe“; Abb. 6-2 b). Beim t-Test zeigt sich außerdem, dass sich vor allem die Vegetationseinheit IV signifikant von den anderen unterscheidet, unabhängig davon, ob in 100cm oder 20cm Höhe gemessen wird. Betrachtet man nur den LAI_{020} , unterscheidet sich auch die Vegetationseinheit VI signifikant von den anderen (mit Ausnahme von der Vegetation V).

In der Abb. 6-3 ist die Verteilung des LAI je Vegetationseinheit angegeben. Auf der x-Achse aller vier Diagramme ist der LAI in Bereiche der Intervallgröße eins eingetragen (also 0 bis <1; 1 bis <2; 2 bis <3; ...). Für jedes dieser Intervalle ist auf der y-Achse entweder die Anzahl der Messpunkte (Abb. 6-3a und b) oder der prozentuale Anteil der Messpunkte an der jeweiligen Vegetation angegeben (Abb. 6-3c und d). Aus Abbildung 6-3a ist ersichtlich, dass die separat betrachteten LAI-Verteilungen kennzeichnend für die einzelnen Vegetationseinheiten sind. Jede Vegetationseinheit wird zum Beispiel durch ein unterschiedliches Optimum charakterisiert, und die einzelnen Kurven sind annähernd normalverteilt. Interessant ist, dass die Maxima der prozentualen Verteilung beim LAI_{100} ähnlich hoch ausfallen (Abb. 6-3c). Die Variabilität der Kronendichte der verschiedenen Vegetationseinheiten ist ungefähr gleich gross. Bei Einbeziehung der unteren Strauchschicht ändert sich dies (Abb. 6-3b und d). Vor allem bei der prozentualen Darstellung bilden sich vier deutliche Maxima heraus, die in aufsteigender Reihenfolge den Vegetationseinheiten IV, V, XII und X zuzuordnen sind. Hier ist es zumindest möglich, die Vegetationseinheiten IV und X relativ gut voneinander abzugrenzen. Die bimodale Verteilung der Vegetationseinheit X entsteht, da zum Zeitpunkt der Messung an manchen Standorten kein Unterbewuchs ausgebildet war. Insgesamt kann aber ausgehend von der Vegetationseinheit kein eindeutiger Rückschluss auf den LAI gezogen werden. Es ist immer nur möglich, Wahrscheinlichkeiten anzugeben. Auch kann man die Vegetationseinheit durch eine LAI-Messung im Gelände nicht eindeutig ermitteln.

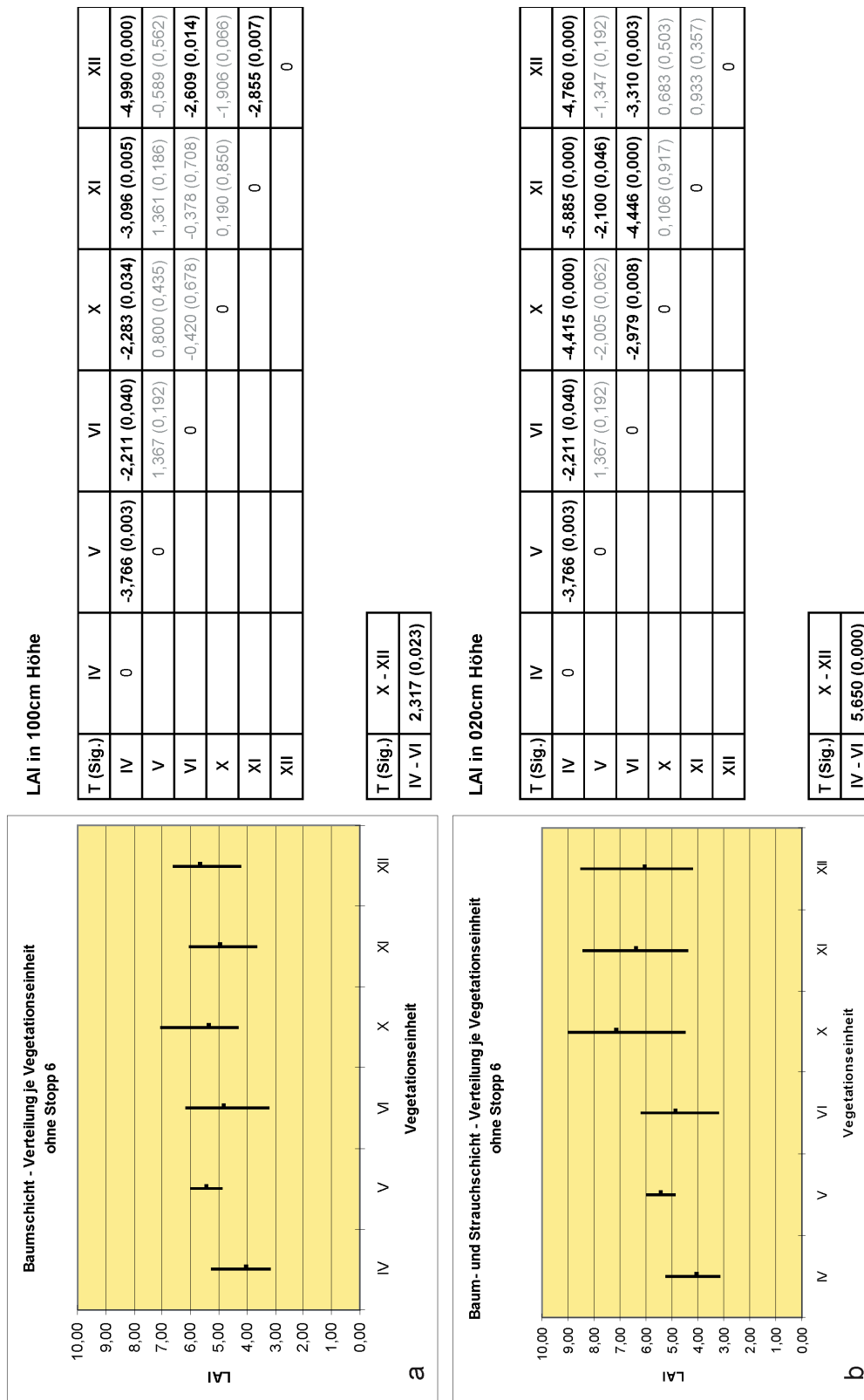


Abbildung 6-2: Verteilung des LAI je Vegetationseinheit. a) LAI in 100cm Höhe, b) LAI in 20cm Höhe. Rechts neben den Diagrammen sind die Ergebnisse des t-Tests angegeben. Signifikante Werte sind hervorgegeben. Die Zahl T gibt das Ergebnis des t-Tests an, die Wahrscheinlichkeit ist in der Klammer angegeben. Das Signifikanzniveau liegt bei 0,05. Um T zu berechnen, wird der Gruppenn-durchschnitt durch die Standardabweichung des Unterschiedes geteilt (SPSS 2002).

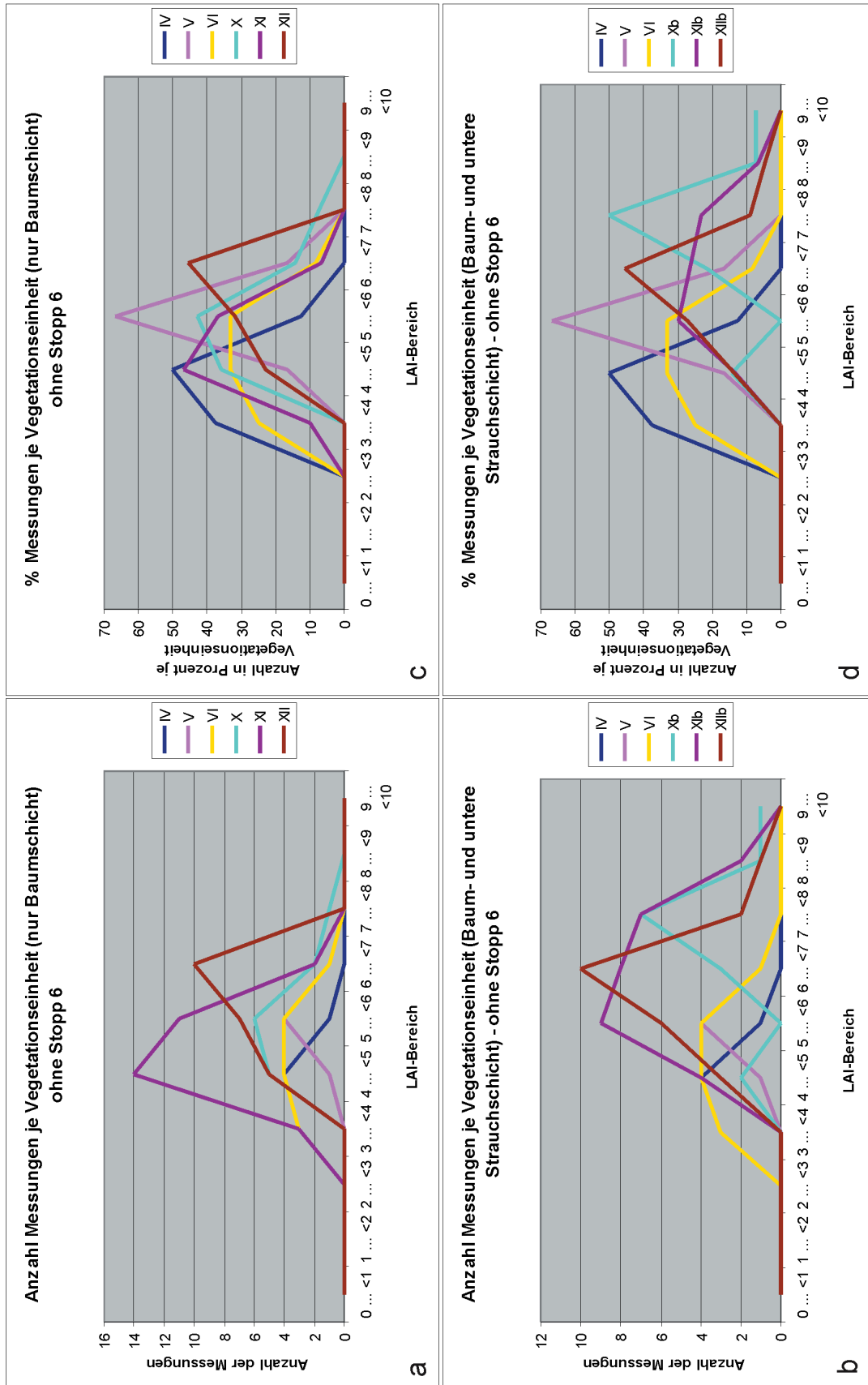


Abbildung 6-3: LAI-Häufigkeiten. a) LAI in 100cm Höhe, absolute Werte; b) LAI in 20cm Höhe, absolute Werte; c) LAI in 100cm Höhe,prozentualer Anteil; d) LAI in 20cm Höhe, prozentualer Anteil.

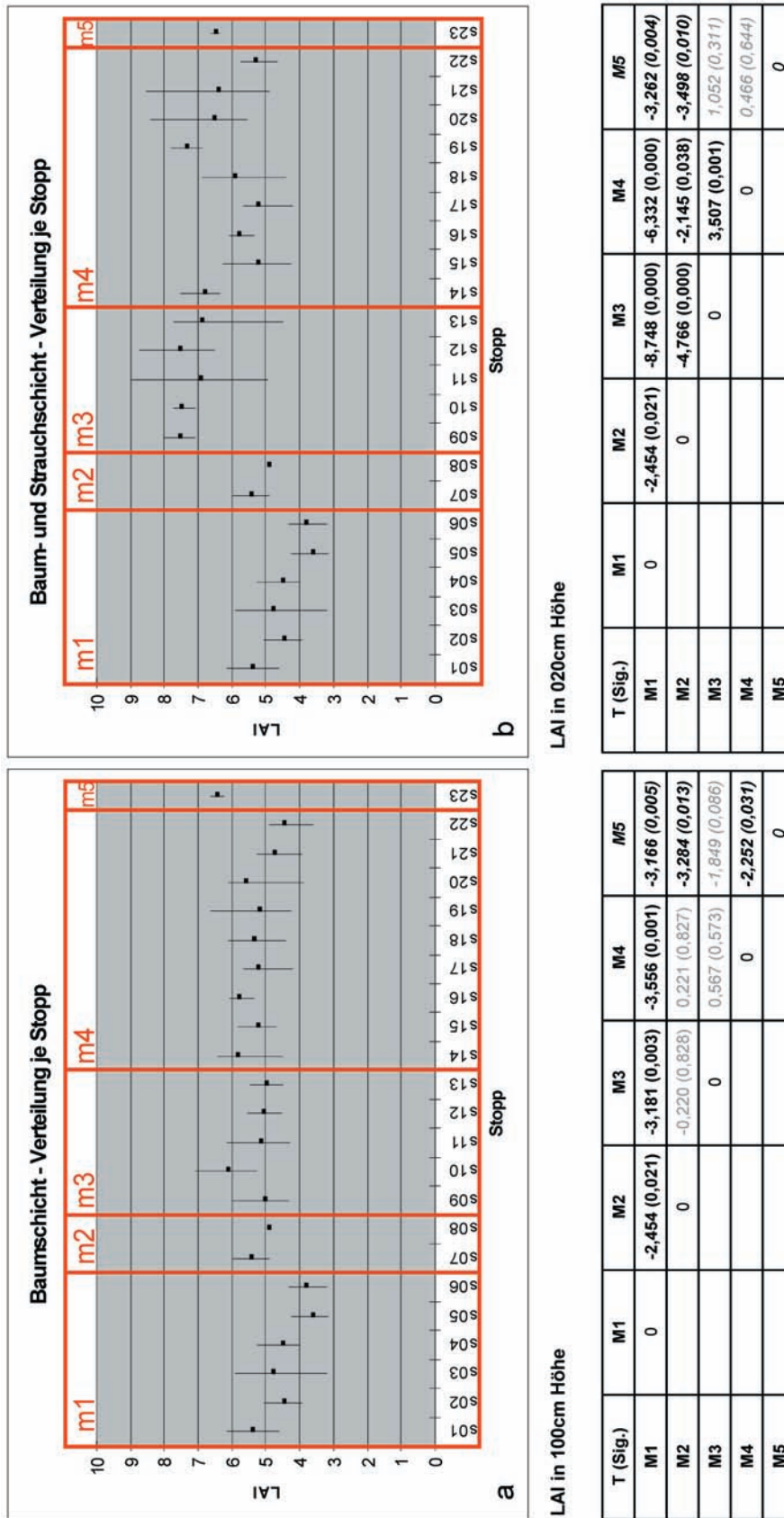


Abbildung 6-4: LAI-Verteilung je Stopp. Eingezeichnet sind auch Gruppen von nahe beieinander liegenden Stopps (m1 - m4). Für diese ist das Ergebnis des t-Tests angegeben. Weitere Erläuterungen bzgl. t-Test vergleiche Abb. 6-3. a) LAI in 100cm Höhe, b) LAI in 20cm Höhe.

Wenn nicht nur die Zusammensetzung der Vegetation den LAI steuert, sind entweder lokale oder regionale Ursachen entscheidend. In Abbildung 6-4 ist die Minima-Maxima-Verteilung für den LAI in 1m Höhe (Abb. 6-4a) und die für den LAI in 0,2m Höhe (Abb. 6-4b) je Stopp angegeben. Zudem sind Gruppen von Stopps angegeben (m1 bis m4), die räumlich nahe beieinander liegen (vgl. Abb 3-7). Falls lokale Ursachen den LAI in stärkerem Maße beeinflussen, sollte dies daraus erkennbar sein. Außer den Stopps 5, 6, 10 und 23 sind bei den Messungen in 1m Meter Höhe keine großen Unterschiede zwischen den Geländestopps zu erkennen (Abb. 6-4a). In 20cm Höhe gemessen ist ein undeutliches Verteilungsmuster sichtbar (Abb. 6-4b)⁷. Die Stopps 1 bis 6 bilden eine von Ost nach West angeordnete Gruppe. Die Stopps 7 und 8 liegen etwas weiter nördlich und Stopp 8 leicht östlich versetzt zu Stopp 7. Somit kann eine abnehmende Tendenz des LAI von West nach Ost herausgelesen werden. Das entspricht einem Wechsel von trockenerem, sandigem Untergrund hin zu sumpfigen, tonigeren Böden. Die Stopps 9 bis 13 liegen ebenfalls nahe beieinander und bilden eine Art Optimum für den LAI. Diese Stopps sind alle am östlichen Rand der swamp-Vegetationen anzutreffen. Alle nun folgenden Stopps liegen weiter im Norden des incised valley. Auffällig ist, dass diejenigen Stopps, die im Vergleich dazu etwas höhere LAI-Werte aufweisen, weiter östlich liegen. Die einzige Ausnahme ist Stopp 23, der sich bereits wieder in der westlichen Hälfte des Mobile Delta befindet. Diese Beobachtungen werden auch durch den t-Test belegt. Beim LAI020 unterscheiden sich die Mittelwerte der vier Standortgruppen signifikant voneinander (mit Ausnahme von Stopp 23). Dies zeigt, dass lokale Begebenheiten zusammen mit dem Vegetationstyp den LAI beeinflussen.

Fazit

- Die LAI-Mittelwerte der Vegetationseinheiten IV, V und VI unterscheiden sich signifikant von denen der Vegetationseinheiten X, XI und XII.
- Nur der LAI-Mittelwert des moist pine forest kann signifikant von dem der anderen Vegetationseinheiten abgegrenzt werden. Bei Betrachtung des LAI020 trifft dies auch auf die moist pine savannah zu.
- Die möglichen LAI-Bereiche der verschiedenen Vegetationseinheiten überschneiden sich deutlich.
- Beim LAI020 unterscheiden sich die Mittelwerte der Gruppen aller nahe beieinander liegenden Stopps (mit Ausnahme von Stopp 23) signifikant voneinander. Daraus lassen sich räumlich bedingte Einflüsse auf den LAI folgern.

⁷ An dieser Stelle soll angemerkt werden, dass es auf Grund einer einzigen Messkampagne nur bedingt möglich ist, generelle Aussagen über den LAI zu treffen. Die folgenden Feststellungen sollen also als eine Hypothese verstanden werden, die durch weitere Messungen bestätigt werden muss.

6.2 LAI versus Palynoflora

Wie aus Abbildung 2-1 zu entnehmen ist, beeinflusst die Vegetation sowohl die Zusammensetzung der Palynoflora als auch den LAI. In Kapitel 5.3 ist die Beziehung der Vegetation zu den Palynomorphenhäufigkeiten und in Kapitel 6.1 die der Vegetation zum LAI genauer untersucht worden. Die bisherigen Ergebnisse (Kapitel 5.3 und Kapitel 6.1) zeigen, dass die Palynoflora wie auch der LAI im Mobile Delta nicht nur durch die Vegetationseinheit bestimmt werden. Falls diese unbekannt Faktoren sowohl die Palynoflora als auch den LAI beeinflussen, könnte es möglich sein, dass über die Pollen- und Sporenhäufigkeiten im Boden der LAI direkt abgeschätzt werden kann. Um mögliche Einflussfaktoren zu ermitteln, sind folgende Umweltparameter in den Analysen berücksichtigt worden (vgl. Kap. 3.2.5 und 3.2.6):

- 1) LAI in ca. ein Meter Höhe (LAI100)
- 2) LAI in ca. 20cm Höhe (LAI020)
- 3) Abstand zur Mobile Bay (AbstMeer)
- 4) Diversität in der jeweiligen Probe (Anzahl Palynomorphen-Typen der Probe im Verhältnis zu der Gesamtanzahl der identifizierten Typen; Diversit)
- 5) Ungefährer Abstand zur Mitte des incised valley (AbstMitt)

Zuerst soll über eine Diskriminanzanalyse der Datensatz $MD-II_{\%P}$ in die LAI-Größeneinheiten aufgeteilt werden. In Abbildung 6-5a ist das Streudiagramm aller Gruppen mit der Größenklassenverteilung nach dem LAI100 dargestellt und in Abbildung 6-5b die analoge Darstellung für den LAI020. Auch wenn die Auftrennung, ausgenommen von einem Probenpunkt, der zwischen der Größenklasse 5 und 6 liegt, uneindeutig ist, lassen sich diese Ergebnisse nicht auf die Clusteranalyse übertragen. In Abbildung 6-6 ist das Ergebnis der Clusteranalyse an dem $MD-II_{\%P}$ aus Abbildung 5-10a abgebildet, ergänzt um den LAI100 und LAI020. Die Cluster bilden den LAI schlechter ab als die Vegetationseinheiten. Wie erwartet sind die Palynomorphenhäufigkeiten im Boden ein besserer Proxy für die Vegetation als für den LAI.

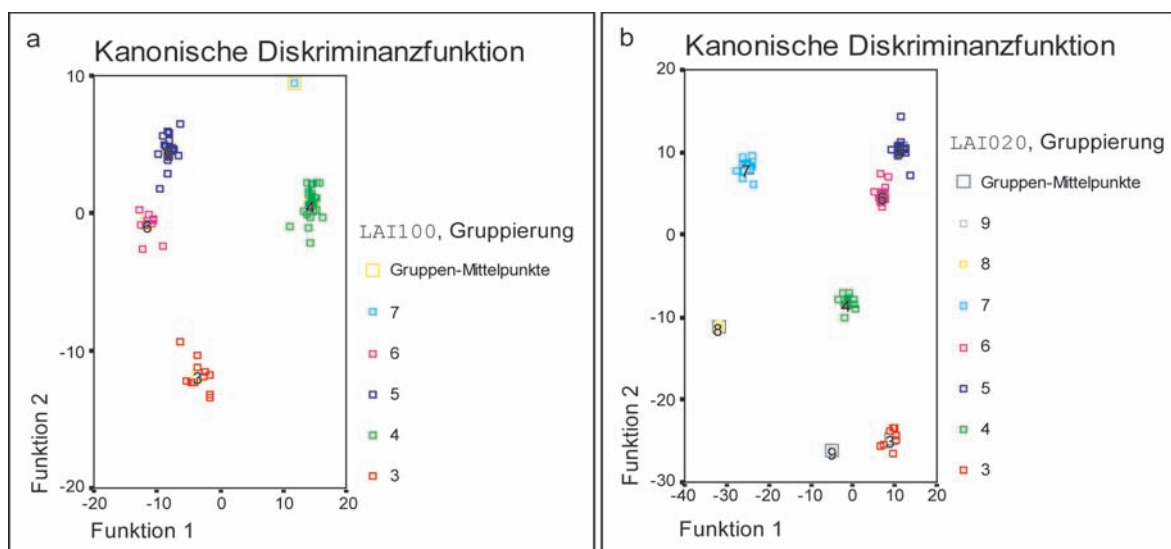


Abbildung 6-5: Streudiagramm aller Gruppen der Diskriminanzanalyse des Datensatzes a) LAI100, b) LAI020.

Um zu testen, wie stark der LAI mit den Vegetationseinheiten korreliert, ist eine Regressionsanalyse durchgeführt worden. Abbildung 6-7a zeigt das Ergebnis einer Regression von ausgewählten Arten in Beziehung zu allen Vegetationseinheiten. Das R^2 von dem gemessenen LAI zu dem vorhergesagten LAI ist mit 0,52 relativ hoch. Unterscheidet man in dem Vorhersagemodell die einzelnen Vegetationseinheiten, erkennt man deutliche Unterschiede (Abb. 6-7b). Am besten abgeschätzt werden die Vegetationseinheiten IV ($R^2 = 0,78$) und X ($R^2 = 0,68$), schlechter dagegen die Vegetationseinheiten VI ($R^2 = 0,004$) und V ($R^2 = 0,02$). Bezieht man bei der Regression nur die Probenpunkte der Vegetationseinheiten X, XI und XII mit ein, so erhält man ein R^2 von 0,74 (Abb. 6-7c). Die vorhergesagten LAI-Werte der Probenpunkte der Vegetationseinheiten IV, V und VI sind über die durch die „swamp“-Gruppe gewonnene Regressionsgleichung berechnet und mit in das Diagramm eingezeichnet worden.

Um zu ermitteln, welche Palynomorphen am besten mit dem LAI korrelieren, sind in Tabelle 6-2 diejenigen Palynomorphen aufgelistet, die signifikant mit dem LAI korrelieren (positiv oder negativ). Auf der linken Seite sind die Ergebnisse für den LAI020 und auf der rechten Seite diejenigen für den LAI100 aufgelistet. Bei beiden Datensätzen ist nur eine schwache positive Korrelation festzustellen. Nur *Myrica cerifera* und *Carpinus caroliniana* zeigen eine mittlere negative Korrelation. Das passt gut in das ökologische Bild dieser Arten. Beide sind eher entlang der Wasserläufe anzutreffen, können auch auf lockeren Böden wachsen und meiden die sehr tiefen und dauerfeuchten Sumpfwaldgebiete. Eine schwache positive Korrelation zeigen zum Beispiel *Carya tomentosa* oder *Nyssa aquatica*. Die Korrelationen können ökologisch interpretiert werden. Da jedoch nur schwache Korrelationen zu erkennen sind, können die gefundenen Arten nicht als quantitativer Proxy für den LAI verwendet werden.

Korrelation mit dem LAI020, nur $r > 0,2$

	r	sig.	
Asteraceae Typ 8	0,299	0,004	schwache positive Korrelation
Sp. 36	0,298	0,004	
Striat Typ 3	0,274	0,008	
cf. <i>Brunnichia ovata</i>	0,256	0,012	
cf. <i>Fraxinus</i> sp.	0,255	0,012	
Triporat undef.	0,231	0,021	
Sp. 33	0,231	0,021	
<i>Polygonum hydropiperoides</i>	0,222	0,025	
Striat Typ 4	0,218	0,028	
gr. <i>Ulmus</i> sp.	0,214	0,030	
cf. <i>Commelina virginica</i>	0,212	0,031	
Sp. 61	0,212	0,031	
cf. Liliaceae 2	0,204	0,037	
<i>Nyssa aquatica</i>	0,200	0,040	
Sp. 21	-0,205	0,036	schwache negative Korrelation
Sp. 62	-0,215	0,029	
Sp. 04	-0,268	0,009	
Sp. 75	-0,270	0,008	
<i>Magnolia grandiflora</i>	-0,299	0,004	
<i>Magnolia pyramidata</i>	-0,305	0,003	
Sp. 22	-0,319	0,002	
<i>Carpinus caroliniana</i>	-0,512	0,000	
<i>Myrica cerifera</i>	-0,543	0,000	

Korrelation mit dem LAI100, nur $r > 0,2$

	r	sig.	
Triporat undef.	0,288	0,005	schwache positive Korrelation
Spore 7	0,281	0,006	
Undef.	0,258	0,011	
Sp. 03	0,249	0,014	
Spore 1	0,243	0,016	
Sp. 59	0,228	0,023	
Cyperaceae spec.	0,221	0,026	
<i>Carya tomentosa</i>	0,210	0,033	
<i>Ipomea saggitaria</i>	0,204	0,037	
Spore 14 (cf. Parkeriaceae)	0,204	0,037	
Gramineae Typ 2 (30 µm)	-0,204	0,036	schwache negative Korrelation
Sp. 70	-0,204	0,036	
<i>Magnolia pyramidata</i>	-0,209	0,033	
<i>Rhod. canescens</i>	-0,234	0,020	
Sp. 21	-0,244	0,016	
kl. <i>Osmunda</i> sp.	-0,249	0,014	
<i>Magnolia grandiflora</i>	-0,256	0,012	
<i>Osmunda regalis</i>	-0,259	0,011	
Sp. 75	-0,268	0,009	
Sp. 22	-0,328	0,002	
<i>Carpinus caroliniana</i>	-0,343	0,001	
<i>Myrica cerifera</i>	-0,445	0,000	mittlere neg. Korr.

Tabelle 6-2: Korrelation einzelner Palynomorphen mit dem LAI100 und LAI020. Hellgelb unterlegte Taxa korrelieren in beiden Datensätzen. Weitere Angaben siehe Text.

Kapitel 6: LAI-Verteilung im Mobile Delta und Vergleich des LAI mit der Palynoflora

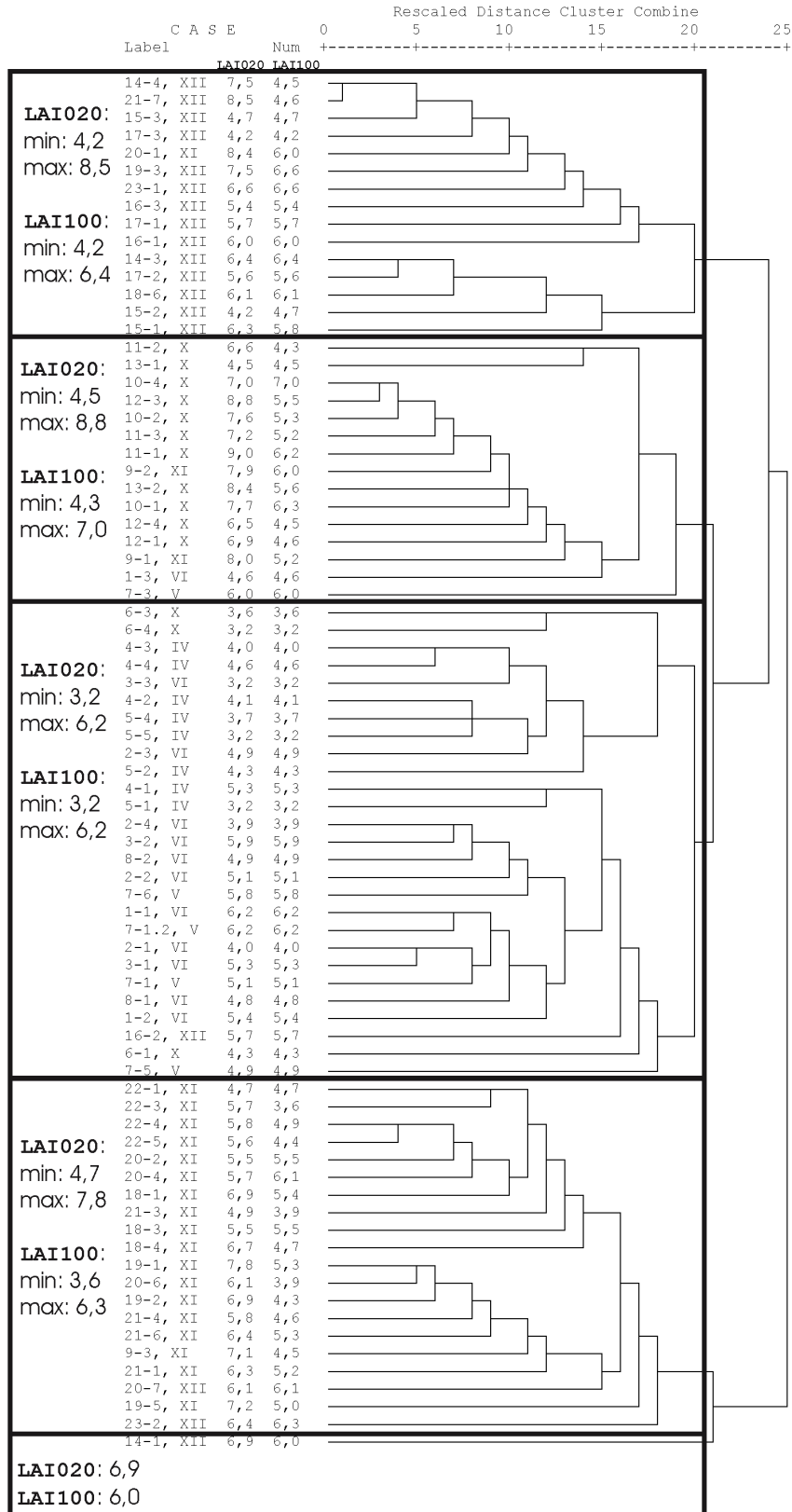


Abbildung 6-6: Clusteranalyse aus Abb. 5-10a ergänzt um den LAI; MD-II_{§D}, Linkage innerhalb der Gruppen, Phi-Quadrat

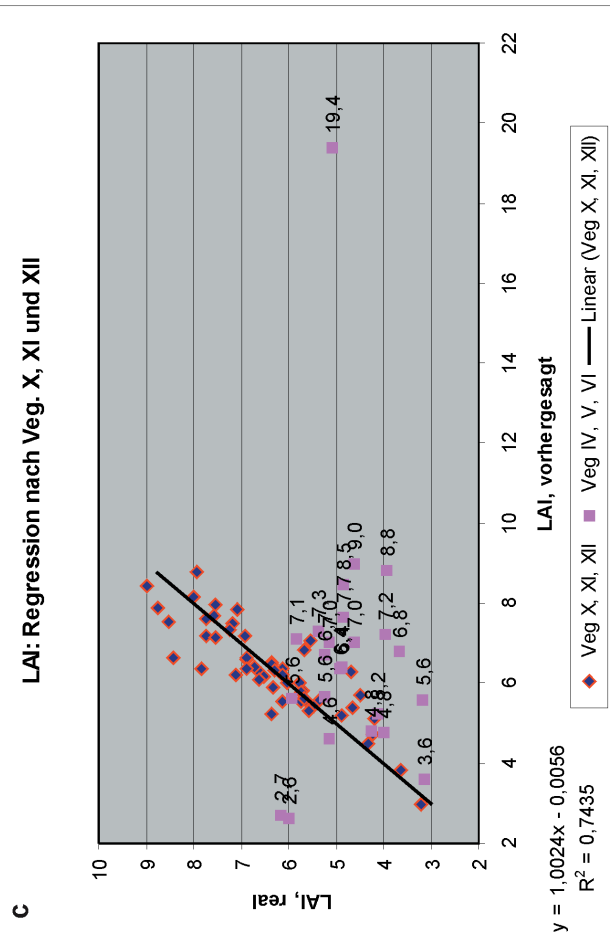
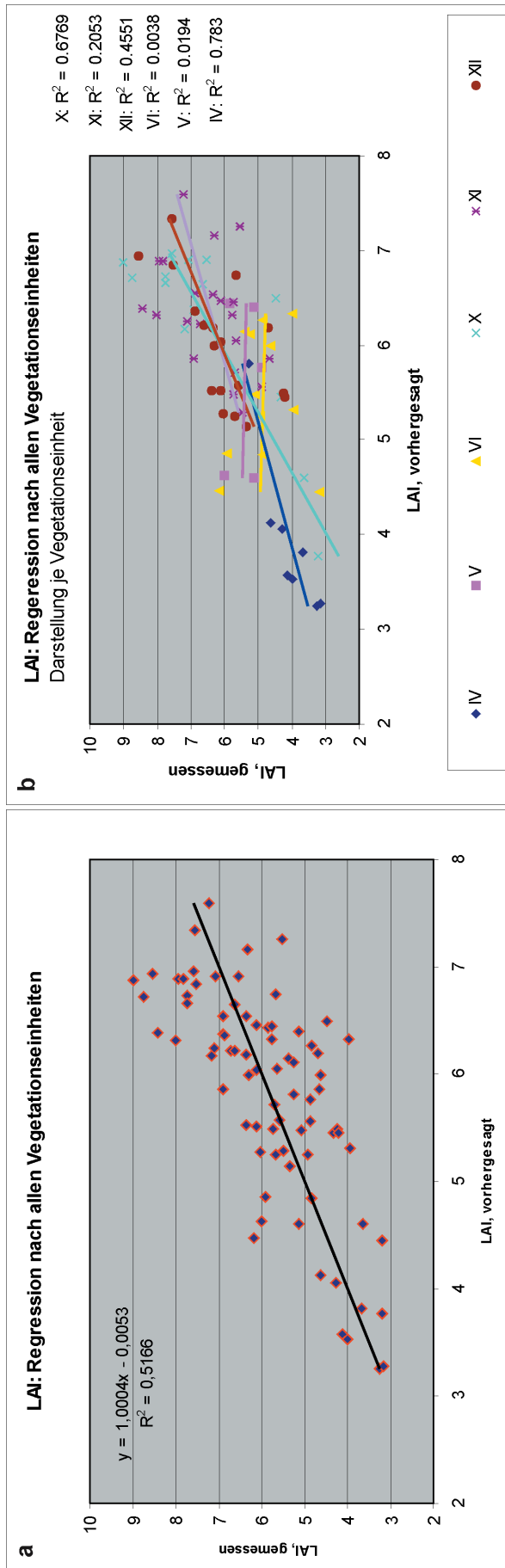


Abbildung 6-7: Multiple Regressionsanalyse anhand der unten angegebenen Palynomorphen für den Datensatz LAI020. a) Regression nach allen Vegetationseinheiten; b) Ergebnis aus a), allerdings sind die Trendlinien je Vegetationseinheit angegeben; c) Regression berechnet für die Vegetationseinheiten X, XI und XII. Die Probenpunkte der Vegetationseinheiten IV, V und VI werden anschließend über die gewonnene Regressionsgleichung ermittelt.

Mit berücksichtigt werden:

- | | |
|--------------------------------|----------------------------------|
| Asteraceae Typ 1 | Asteraceae Typ 2 |
| <i>Carpinus caroliniana</i> | <i>Carya aquatica</i> |
| <i>Carya tomentosa</i> | <i>Celtis laevigata</i> |
| cf. <i>Brunnichia ovata</i> | cf. <i>Carya laciniata</i> |
| cf. <i>Fraxinus</i> sp. | cf. <i>Platanus occidentalis</i> |
| Cyperaceae 25 µm | Cyperaceae 30-35 µm |
| Cyperaceae 35-55 µm | gr. <i>Carpinus</i> sp. |
| gr. <i>Ulmus</i> sp. | Gramineae Typ 1 (40 µm) |
| Gramineae Typ 4 (50 µm) | <i>Ilex cassine</i> |
| <i>Liquidambar styraciflua</i> | <i>Myrica cerifera</i> |
| <i>Nyssa aquatica</i> | <i>Nyssa sylvatica</i> |
| <i>Osmunda regalis</i> | <i>Pinus</i> sp. |
| <i>Quercus</i> sp. | Sp. 02 |
| Sp. 08 | Spore 7 |
| <i>Ulmus americana</i> | |

Eine PCA mit eingefügten Umweltparametern lässt keine weiteren Schlussfolgerungen bezüglich des LAI zu (vgl. Abb. 5-18b). Aus diesem Grund wurden die Dummy-Umweltparameter für die Vegetationseinheiten als Kovariable definiert. Damit wird der Einfluss, den die Vegetation auf die Verteilung der Daten hat, vor der PCA herausgerechnet. Als Ergebnis ist in Abbildung 6-8a der biplot der Probenpunkte zu den oben aufgeführten Umweltparametern dargestellt. Die Skalierung der Ordinationsachsen bezieht sich auf den Unterschied der Proben, damit man aus dem Abstand der Probenpunkte die Stärke der Korrelation herauslesen kann. Die Summe der Eigenvektoren beträgt 0,17. Damit entspricht die Gesamterklärung der Varianz durch die Ordinationsachsen nur 17% (im Gegensatz zu 29% bei der PCA ohne Kovariable). Aus dem Ergebnis kann man ablesen, dass die Diversität und der LAI in 20cm Höhe einen deutlichen Einfluss auf die ersten beiden Ordinationsachsen haben. Dies lässt sich dadurch beweisen, dass man die einzelnen Umweltparameter gegen die Ordinationsachsen plottet (Abb. 6-8b und c). In Abbildung 6-8b entspricht die x-Achse der Ordinationsachse 1 und die y-Achse der Diversität der Probenpunkte. Mit rot ist eine grobe Trendkurve eingezeichnet, aus der sich entnehmen lässt, dass die Ordinationsachse 1 die Diversität abbildet. In Abbildung 6-8c ist eine analoge Abbildung für den LAI in 20cm Höhe dargestellt. In diesem Fall entspricht die x-Achse der Ordinationsachse 2 und die y-Achse den gemessenen LAI-Werten der einzelnen Probenpunkte. Auch hier lässt sich ein linearer Zusammenhang zwischen Ordinationsachse und LAI erkennen. Aus allen anderen Kombinationen zwischen Umweltparametern und den vier Ordinationsachsen kann man keinen Zusammenhang herauslesen.

Im Gegensatz dazu kann durch das Herausrechnen des Effektes der Umweltfaktoren die Auflösung in Hinblick auf eine bessere Auftrennung der Probenpunkte gleicher Vegetation erhöht werden. In Abb. 6-9a bis e sind verschiedene Analysen dargestellt, bei denen jeweils ein anderer Umweltparameter als Kovariable definiert wird. Es wird immer eine PCA durchgeführt, bei der die Unterschiede der Probenpunkte besonders berücksichtigt werden. Dadurch lassen sich die biplots analog der Abbildungen 5-14 und 5-15 interpretieren.

Bei den fünf Analysen sind als Kovariable definiert:

- 1) LAI in 20cm Höhe (Abb. 6-9a)
- 2) LAI in 100cm Höhe (Abb. 6-9b)
- 3) Diversität (Abb. 6-9c)
- 4) Abstand zur Mobile Bay (Abb. 6-9d)
- 5) Diversität und LAI in 20cm Höhe (Abb. 6-9e)

Auf Grund der Ergebnisse aus Abbildung 6-8 ist bei den Analysen 1), 3) und 5) eine deutlich bessere Auftrennung der Probenpunkte gleicher Vegetationseinheit zu erwarten (Abb. 6-9a, c und e). Diese Erwartung konnte nicht bestätigt werden. Allerdings verschlechtert sich die Auflösung auch nicht, wie zum Beispiel bei der Analyse Analyse 4) zu sehen ist, in welcher

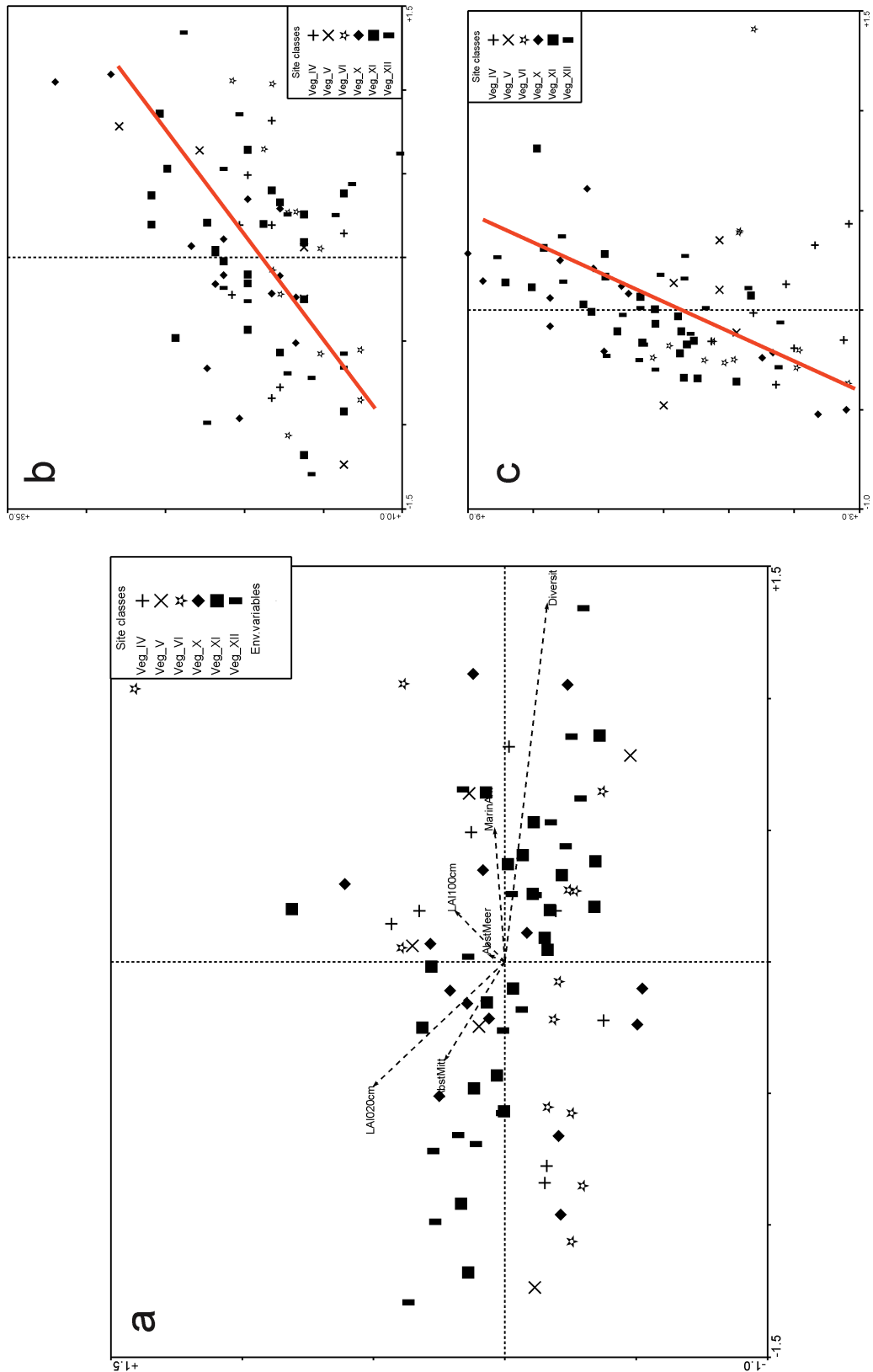


Abbildung 6-8: PCA am $MD-II_{SP}$ mit Umweltparametern als indirekte Gradienten. Die Skalierung bezieht sich auf die Unterschiede der Probenpunkte. Die dummy Vegetationseinheiten sind als Kovariable definiert. a) Biplot: Vegetation, Umweltparameter. Abstände zwischen Probenpunkten geben die Korrelation wieder; b) Biplot Diversität – Ordinationsachse 1; c) Biplot LAI_{020} – Ordinationsachse 2.

der Abstand zur Mobile Bay als Kovariable definiert ist (Abb. 6-9d). In diesem Fall mischen sich die Probenpunkte von verschiedenen Vegetationseinheiten deutlich stärker als in der PCA ohne Kovariable (Abb. 5-15). Die Ergebnisse der PCA mit verschiedenen Kovariablen (Abb. 6-9) lassen neben der Vegetation weitere Faktoren erkennen, die auf die Palynomorphengehalte einen Einfluss haben. Mit den vorliegenden Daten ist es jedoch schwer möglich, die entscheidenden Faktoren herauszufiltern.

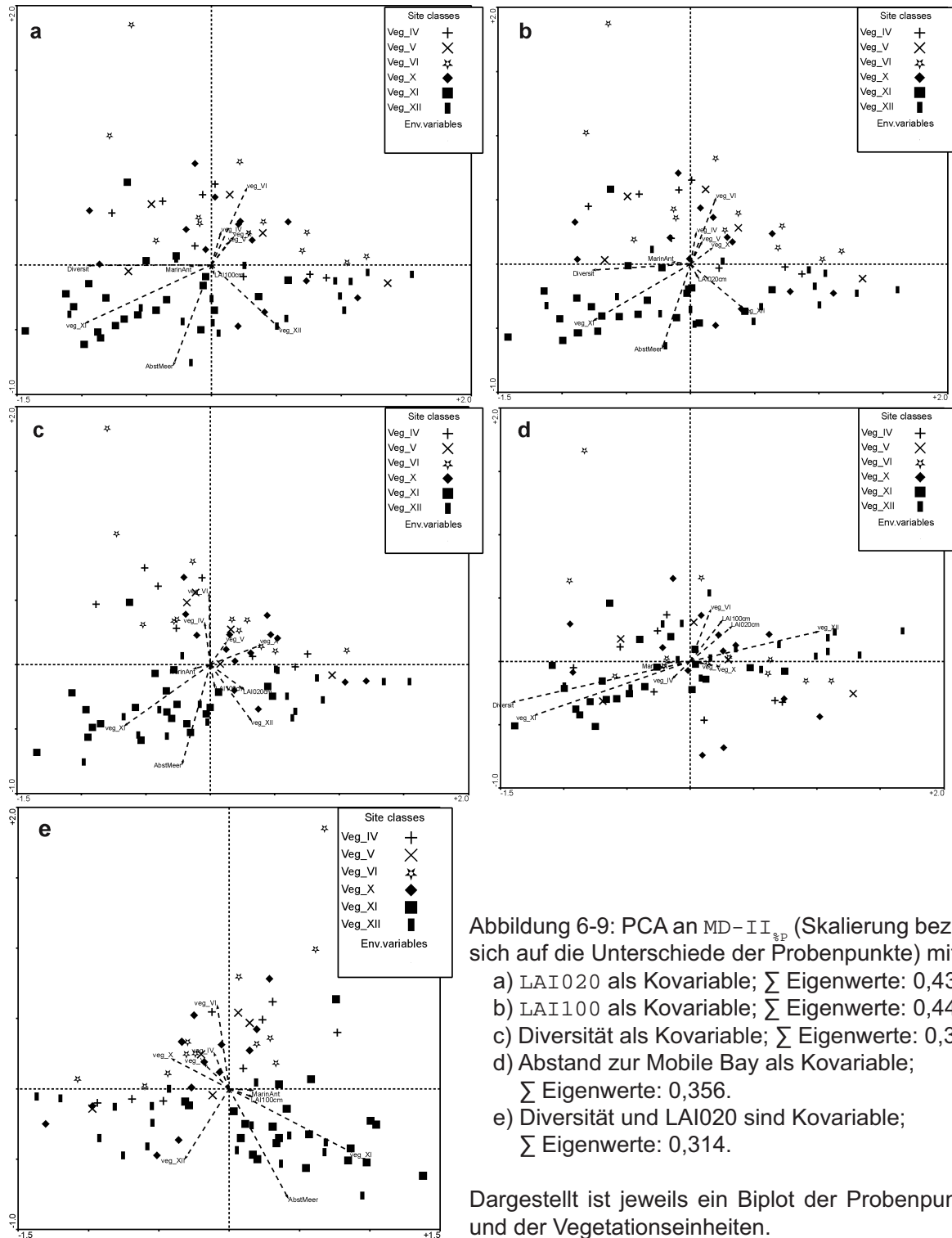


Abbildung 6-9: PCA an $MD-II_{\text{EP}}$ (Skalierung bezieht sich auf die Unterschiede der Probenpunkte) mit
 a) LAI020 als Kovariable; \sum Eigenwerte: 0,433.
 b) LAI100 als Kovariable; \sum Eigenwerte: 0,449.
 c) Diversität als Kovariable; \sum Eigenwerte: 0,349.
 d) Abstand zur Mobile Bay als Kovariable; \sum Eigenwerte: 0,356.
 e) Diversität und LAI020 sind Kovariable; \sum Eigenwerte: 0,314.

Dargestellt ist jeweils ein Biplot der Probenpunkte und der Vegetationseinheiten.

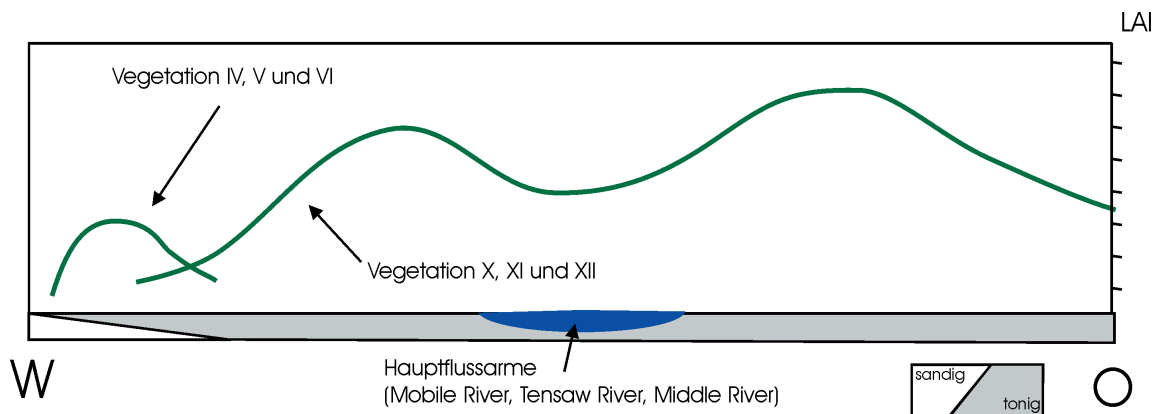


Abbildung 6-10: Hypothetisches Modell zur Verteilung des LAI über das Mobile Delta.

Es kann somit kein verlässliches Modell der LAI-Verteilung im Mobile Delta erstellt werden. Wenn man die oben dargestellten Ergebnisse interpretiert, kann folgendes hypothetisches Verteilungsmuster (Abb. 6-10) aufgestellt werden, das vor allem von der Geomorphologie und den Bodeneigenschaften abhängt: Im Bereich der Vegetationseinheiten IV, V und VI nimmt der LAI in östlicher Richtung ab, da die auf trockeneren und mageren, silikatreiche Böden angepasste Vegetation in den sumpfiger werdenden Böden an den Rand ihrer Verbreitungsgrenzen geraten. Die eigentlichen Sumpfwälder (Vegetationseinheiten X und XI) und die an den Flüssen verlaufenden Galeriewälder zeigen eine bimodale Verteilung hinsichtlich des LAI. In der Mitte des Mobile Delta, in welcher der Einfluss der Mobile Bay am größten ist, ist die Fitness der Pflanzen am stärksten eingeschränkt und damit nimmt auch der LAI geringfügig ab. Um dieses schwache Verteilungsmuster zu überprüfen, ist in der Abb. 6-11a und b der LAI gegen den relativen Abstand zur Mobile Bay und zu dem relativen Abstand zur Mitte des Delta aufgetragen. Danach nimmt der LAI in 20cm Höhe mit Abstand zur Mobile Bay und zur Mitte hin zu. Allerdings sind die beiden Trendlinien mit einem R^2 von 0,19 bzw. 0,17 nicht aussagekräftig.

Fazit

- Mit Hilfe der Diskriminanzanalyse an den Palynomorphen trennen sich die Probenpunkte gemäß dem auf ganze Zahlen gerundeten LAI auf.
- Durch die PCA kann gezeigt werden, dass sowohl der LAI_{020} als auch die Diversität die Palynoflora beeinflusst.
- Es kann ein schwaches Verteilungsmuster des LAI im Mobile Delta erkannt werden.

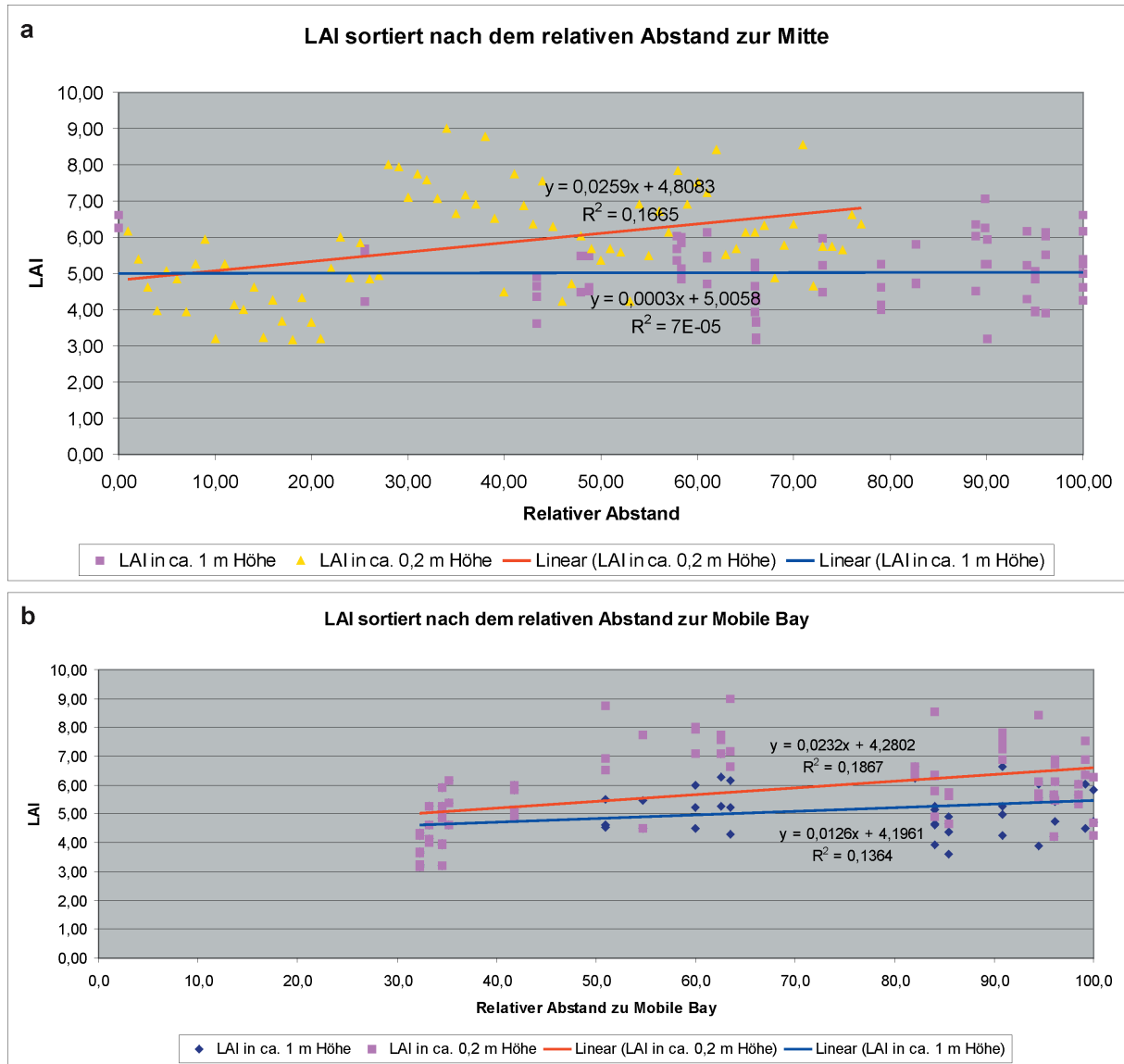


Abbildung 6-11: LAI, sortiert nach a) relativem Abstand zur Mitte des Delta, b) relativem Abstand zur Mobile Bay.

6.3 Diskussion

In Kapitel 5 ist die Palynoflora mit der umgebenden Vegetation verglichen worden. In diesem Kapitel wird nun versucht, ob der LAI ohne den Umweg über die Vegetationseinheit direkt aus der Verteilung der Pollen und Sporen abgeschätzt werden kann. Eine Einführung in die Bedeutung des LAI kann der Einleitung (Kap. 2) entnommen werden. Von Interesse für diese Arbeit ist vor allem, ob

- 1) der LAI mit den Vegetationseinheiten korreliert,
- 2) ein Verteilungsmuster im incised valley erkannt werden kann,
- 3) die Palynoflora den LAI besser als die Vegetationseinheiten abbildet.

Die Frage 1) kann nur zum Teil mit ja beantwortet werden (Abb. 6-2). Zur Lösung der Frage 2) gibt es ebenfalls nur Hinweise darauf, dass das Verteilungsmuster räumlich interpretiert werden kann (Abb. 6-4). Die Palynoflora bildet den LAI ab (Frage 3), jedoch ist die Korrelation auch nur zum Teil signifikant (Abb. 6-7).

Dass die Ergebnisse nicht eindeutig ausfallen, kann mehrere Gründe haben. Zum einen wurde der LAI je Probenpunkt nur an einem einzigen Tag gemessen. Um eine verlässliche Aussage zu treffen, muss mehrmals im Jahr der LAI bestimmt und die Werte gemittelt werden. Die Bodenproben integrieren ebenfalls den Palynomorpheneintrag über einen längeren Zeitraum (Birks & Birks 1980). Eine verlässliche Korrelation zwischen der Palynoflora und dem LAI kann bei einmaligem Messen nur dann gelingen, wenn die ermittelten Werte die Verteilung des mittleren Jahres-LAI abbilden. Zudem besteht durch den geringen Öffnungswinkel und der wechselnden Ausrichtung der Messungen die Gefahr von Messfehlern durch himmelsrichtungsabhängig ausgebildete Baumkronen. Letzteres kann durch die Abbildung 6-4 so gut wie ausgeschlossen werden, da die Amplitude der Schwankungen innerhalb eines Stopps gleich groß ist wie die Amplitude der Schwankungen zwischen vergleichbaren Stopps. Aus logistischen Gründen ist der LAI über den gesamten Tag verteilt gemessen worden. Die besten Ergebnisse werden jedoch in den frühen Morgen- und Abendstunden erzielt (Li-Cor 1992). Da man durch den Tagesverlauf aber keine Auswirkung auf die Messungen erkennen kann (Abb. 6-1), ist dieser Punkt zu vernachlässigen. Dennoch lassen sich aus den Ergebnissen Trends ablesen, die noch durch weiterführende Untersuchungen bestätigt werden müssen:

- 1) Die Diskriminanzanalyse kann die Probenpunkte uneindeutig den LAI-Größenklassen zuordnen. Somit ist in der Palynoflora das Signal des LAI enthalten.
- 2) Aus den vorhandenen Daten kann ein undeutliches Verteilungsmuster herausgelesen werden, das eventuell durch geomorphologische Gradienten bedingt ist.

Die Pollenproduktion, die unter anderem für die Unterschiede der Häufigkeiten einer Art mit verantwortlich ist, wird neben dem Vegetationstyp durch weitere Parameter gesteuert. Sie ist nach Brostrom et al. (2004) und Nielsen (2004) abhängig von der Produktivität einzelner Individuen. Eine erhöhte Produktivität kann mehr Energieaufwand bedeuten, der über eine vergrößerte Blattfläche ausgeglichen wird. Deswegen bietet es sich an, zu versuchen, den

LAI direkt über die Palynomorphen abzuschätzen. Dies hat bisher nur Bremond et al. (2005) anhand einer groben Skala versucht. Die Ergebnisse der beiden Studien können in Zukunft an Bedeutung gewinnen, da durch den LAI die Nettoprimärproduktion (NPP_A) und damit die Biomasse abgeschätzt werden kann (Adegbidi et al. 2002; Albaugh et al. 1998; Bartelink 1996; Bartelink 1997; Jokela et al. 2004; Sampson & Allen 1999)⁸. Burrows et al. (2003) haben gezeigt, dass der LAI wiederum auch über die NPP abgeschätzt werden kann. Diesem Ergebnis widersprechen Ahl et al. (2005). In allen diesen Untersuchungen steht die Übertragung regionaler Fernerkundungsdaten auf den globalen C-Kreislauf im Vordergrund. Es konnten nur wenige aktuelle kleinräumige Studien über die Verteilung des LAI in einem Ökosystem gefunden werden. Emmons & Dubois (2003) untersuchen zum Beispiel im Detail den Übergang vom Flussrand in den Regenwald am Amazonas. Favier et al. (2004) misst LAI im Übergang von Wald in savannenartige Vegetation in Afrika. Vor allem die Untersuchung von Emmons & Dubois (2003) zeigt, dass der LAI sehr schnell auf seinen maximalen Wert ansteigt. Der Zusammenhang zwischen dem LAI und geomorphologischen Parametern wie Topographie, Pedologie oder Feuchtegehalt im Boden, ist jedoch bisher noch nicht eingehend untersucht worden.

Die Untersuchungen von Bremond et al. (2005) und die hier durchgeführten Diskriminanzanalysen belegen einen Zusammenhang zwischen der Palynomorphen-Verteilung und dem LAI. Weitere Untersuchungen müssen folgen, um diese Ergebnisse auch quantitativ auswerten zu können. Damit hätte man – wenn sich der LAI durch die Palynoflora abschätzen lässt – einen weitverbreiteten, quantitativen Proxy für NPP_A und damit auch für die CO_2 -Bindungskapazität gefunden. Noch immer ist nicht sicher, wie unsere tropischen Regenwälder auf die Klimaveränderungen reagieren werden und ob sie als CO_2 -Quellen oder -Senken angesehen werden müssen (Clark 2004). Mit Hilfe dieses Proxies könnten die verschiedenen Prognosen evaluiert werden, indem man die Veränderung des LAI in der Zeit auswertet.

Fazit

- Es zeigt sich, dass der LAI nicht nur vom umgebenden Vegetationstyp abhängt, sondern auch von lokalen Standortfaktoren.
- Auch die Palynomorphenhäufigkeiten können mit dem LAI korreliert werden. Verantwortlich für die Korrelation sind vermutlich die selben lokalen Faktoren, die auch den LAI beeinflussen.
- Die in dieser Arbeit aufgezeigten Untersuchungen beinhalten noch viel Forschungspotential.

⁸ Zwischen der Biomasse und dem LAI besteht kein einfacher linearer Zusammenhang. Zumindest bei jungen, sich noch entwickelnden Wäldern kann eine Korrelation nachgewiesen werden. Jedoch ist diese ebenfalls abhängig vom Waldtyp. In Nadelwäldern (Bartelink 1996) konnte im Gegensatz zu Laubwäldern (Bartelink 1997) ein negativer Zusammenhang beobachtet werden.

7 Anwendung von ClimStat auf den Datensatz MD-II

Die palynologischen Daten des MD-II sind mit Hilfe des Koexistenz-Ansatzes analysiert worden. Die Ergebnisse werden mit den klimatischen Beobachtungswerten verglichen und die Unterschiede in Bezug auf die möglichen Fehlerquellen diskutiert.

7.1 Klimatologische Auswertung durch ClimStat

Mit Hilfe des Koexistenzansatzes und der Paläoflora-Databse (siehe Kapitel 4.4) sind für alle untersuchten Proben die möglichen Klimabereiche berechnet worden (Tab. 7-1). Da zwei Taxa sich gegenseitig ausschließen, konnte kein eindeutiges Intervall angegeben werden. Deswegen sind zwei mögliche Bereiche angegeben (Min1-Max1 bzw. Min2-Max2). Das Auftreten von zwei Bereichen deutet auf Fehler in der Datengrundlage oder bei den Klimawerte der NLR hin, die in der Paläoflora-Databse enthaltenen sind (vgl. Kap. 4.4). Die komplette Datentabelle der NLR befindet sich in Anlage 19. Der tatsächliche durchschnittliche Jahresniederschlag beträgt 1572mm (Tab. 7-2), und die Jahresdurchschnittstemperatur liegt zwischen 20° am Südrand und 19,5° Celsius am Nordrand des Mobile Delta (Abb. 7-1 und Tab. 7-2).

Koexistenzintervalle	Min1	Max1	Min2	Max2	Real
Mittlere Jahrestemperatur (°C)	14.4	16.8	18.3	18.8	19,7
Temperatur des kältesten Monats (°C)	3.7	7.5			4,0
Temperatur des wärmsten Monats (°C)	25.7	25.7	26.7	27.5	32,6
Mittlerer Jahresniederschlag (mm)	1250.0	1250.0			1572.0
Niederschlag des feuchtesten Monats (mm)	145.0	146.0			205.2
Niederschlag des trockensten Monats (mm)	50.0	55.0	55.0	59.0	85.6
Niederschlag des wärmsten Monats (mm)	94.0	107.0	107.0	109.0	169.4*

* Da zwei Monate (Juli und August) gleich warm sind, stellt der Wert 169,4 den Mittelwert der beiden Monate dar.

Tabelle 7-1: Ergebnisse des Koexistenzansatzes aller Probenpunkte mit 49 nearest living relative (NRL)-Taxa der Palaeofloradatenbank. Die realen Klimawerte können der Tabelle 7-2 entnommen werden.

	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Annual
Ø Max. T (°C)	14,3	16,8	20,2	24,4	29,1	31,2	32,6	32,6	30,5	26,4	20,0	15,8	24,6
Ø Min. T (°C)	4,0	6,5	10,3	15,1	19,6	22,2	23,3	23,4	21,1	15,1	9,7	5,7	14,7
Ø N (mm)	120,40	106,17	163,6	144,8	111,3	146,0	205,2	133,6	138,7	85,6	87,4	129,0	1572,0

Tabelle 7-2: Klimatologische Zusammenfassung je Monat der Jahre 1961-1990 von Mobile, Alabama. Quelle: Southeast Regional Climate Center (<http://cirrus.dnr.state.sc.us/cgi-bin/sercc/cliMAIN.pl?a15483>)

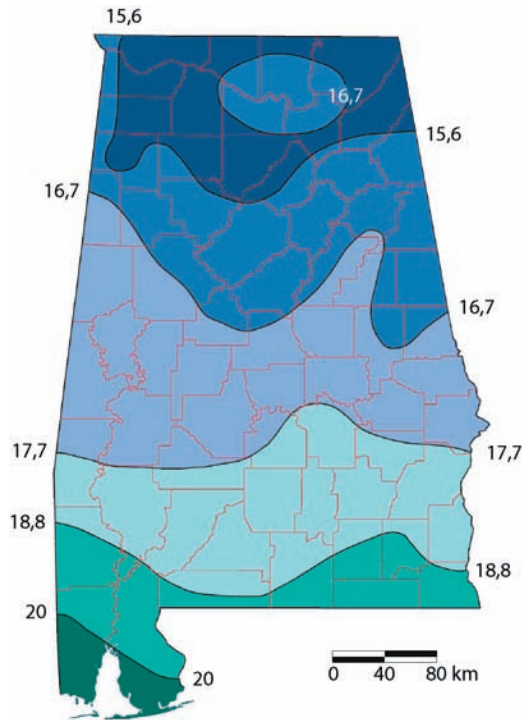


Abbildung 7-1: Verteilung der durchschnittliche Jahresmitteltemperatur Alabamas in °C. Nach dem Dept. of Geography, University of Alabama.

Das durch den Koexistenzansatz berechnete Intervall liegt deutlich unter der beobachteten Jahresmitteltemperatur. Um den Unterschied zu erklären, muss man sich die Taxa ansehen, die für den unteren Rand des Intervalls verantwortlich sind (siehe Daten-CD): *Cladium mariscus*, *Nuphar luteum* und *Ostrya virginiana*. Alle drei Arten (außer *Cladium mariscus* alias *Cladium jamaicense*; Erläuterung siehe weiter unten) sind über die Pollen nachgewiesen, kommen aber nach den Untersuchungen von Stout et al. (1982) im Gebiet nicht vor. Nach Willard et al. (2004) treten aber sowohl *Cladium mariscus* var. *jamaicense* als auch *Nuphar luteum* in den Everglades auf und kommen demnach in noch wärmeren Regionen vor. Nach Stout et al. (1982) findet man in dem high fresh-water marsh *Cladium jamaicense*. Diese Art ist der in Willard et al. (2004) angegebenen Art *Cladium mariscus* var. *jamaicense* gleichzusetzen. Damit kann diese Art der in der Datenbank vermerkten *Cladium mariscus* zugeordnet werden. *Ostrya virginiana* ist nach Lieux

(1980b) zwar nicht in den flood plains verbreitet, jedoch entlang der kleineren Flüsse von Florida bis nach Texas. Auch bei dieser Art sind demnach in der Datenbank die Obergrenzen der Temperaturwerte niedriger angegeben, als aus den Beobachtungswerten zu erwarten ist. Schließt man diese drei Arten von der Analyse aus, so erhält man als Ergebnis die in Tabelle 7-3 wiedergegebenen Werte. Durch diese Korrektur liegt das beobachtete Jahresmittel (Abb. 7-1) im Intervall der abgeschätzten Jahresmitteltemperatur. Statt zwei Intervallen bei der Jahresmitteltemperatur und der Temperatur des wärmsten Monats wird nur noch jeweils ein Intervall errechnet.

Koexistenzintervalle	Min1	Max1	Min2	Max2	Real
Mittlere Jahrestemperatur (°C)	18.3	20.0			19,7
Temperatur des kältesten Monats (°C)	10.0	12.0			4,0
Temperatur des wärmsten Monats (°C)	26.7	27.5			32,6
Mittlerer Jahresniederschlag (mm)	1250.0	1250.0			1572.0
Niederschlag des feuchtesten Monats (mm)	145.0	146.0	180.0	192.0	205.2
Niederschlag des trockensten Monats (mm)	50.0	55.0	55.0	59.0	85.6
Niederschlag des wärmsten Monats (mm)	18.3	20.0			169.4*

Tabelle 7-3: Ergebnisse des Koezistenzansatzes aller Probenpunkte mit 46 nearest living relative (NRL)-Taxa der Palaeofloradatenbank. Weitere Erläuterungen vergleiche Tab. 7-1.

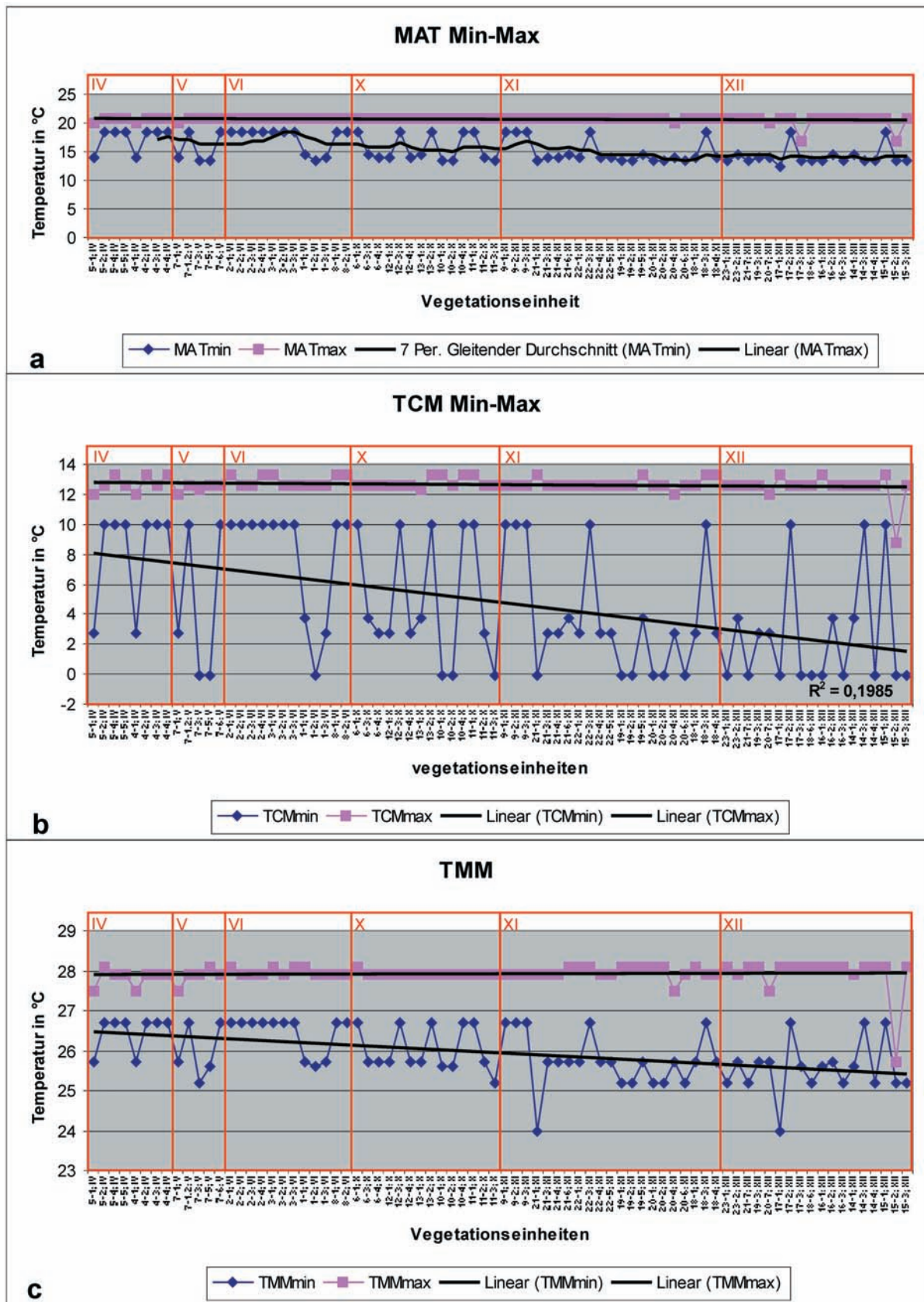


Abbildung 7-2: Zusammenfassung der Auswertung von ClimStat für die Temperaturwerte. a) Mittlere Jahrestemperatur (MAT), b) Temperatur des kältesten Monats (TCM), c) Temperatur des wärmsten Monats (TMM). In allen Diagrammen ist die Ober- und Untergrenze der Intervalle eingezeichnet. Zudem wird jeder Kurven eine lineare Trendlinie hinzugefügt.

Auch die durchschnittlichen Jahresniederschläge werden durch ClimStat unterschätzt. Nach Tabelle 7-2 sollte der durchschnittliche Jahresniederschlag bei 1572mm liegen. ClimStat errechnet aus der Datenbank jedoch einen Jahresdurchschnittswert von 1250mm (bei einer Intervallbreite von 0mm). Bei der Betrachtung der in der Datenbank eingetragenen Obergrenzen der Intervalle des Jahresniederschlages der einzelnen NLRs (Anl. 19) erkennt man, dass die obere Verbreitungsgrenze bei 21 der 49 Taxa zu niedrig angesetzt ist. Dies sollte in der Datenbank nachgebessert werden.

Die bisherigen Analysen haben alle NLR umfasst. Im Folgenden werden die einzelnen Probenpunkte ausgewertet und untersucht, ob Verteilungsmuster bezüglich der Temperatur beobachtet werden können. Zu dem Zweck sind alle Probenpunkte nach dem Vegetationstyp und nach dem Abstand von der Mobile Bay sortiert und durch ClimStat ausgewertet worden. In allen Analysen sind die drei oben genannten Arten von der Untersuchung ausgeschlossen worden. In Abbildung 7-2a bis c sind die Ergebnisse für die Temperatur dargestellt und in Abbildung 7-3a bis d die Niederschläge. Wie erwartet, kann keine signifikante Klimaveränderung festgestellt werden. Allerdings ist bei den Parametern, welche die Temperatur betreffen, eine Verbreiterung des Koexistenzintervalls zu erkennen. Dies hängt damit zusammen, dass sich im gleitenden Durchschnitt die Anzahl der Taxa von 16 auf 12 verringert (Abb. 7-4). Auffallend ist, dass die Obergrenzen der Koexistenzintervalle fast konstant bleiben, die Untergrenzen aber im Schnitt abnehmen. Besonders gut ist dies an der Temperatur des kältesten Monats zu sehen (Abb. 7-2b). Die eingezeichnete Trendlinie nimmt ab, ist aber mit einem R^2 von 0,2 nicht aussagekräftig. Die Untergrenze des Temperaturintervalls liegt nur bei vier verschiedenen Werten: 10°C, 3,7°C, 2,7°C oder

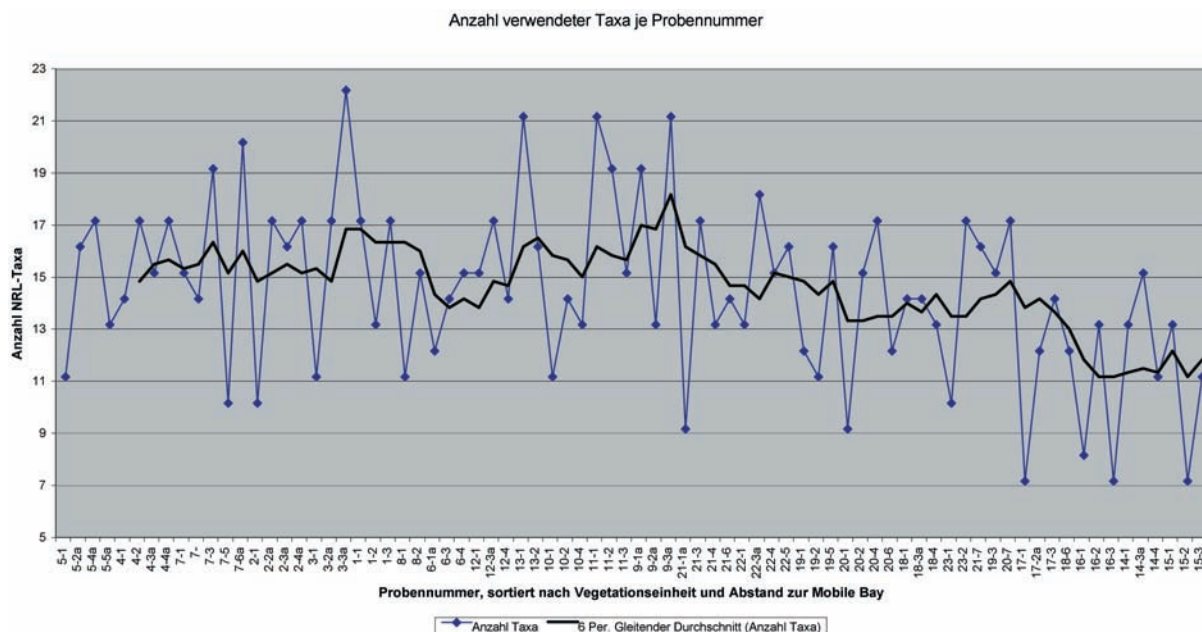


Abbildung 7-4: Anzahl der NLR je Probenpunkt. Eingezeichnet ist ein gleitender Durchschnitt.

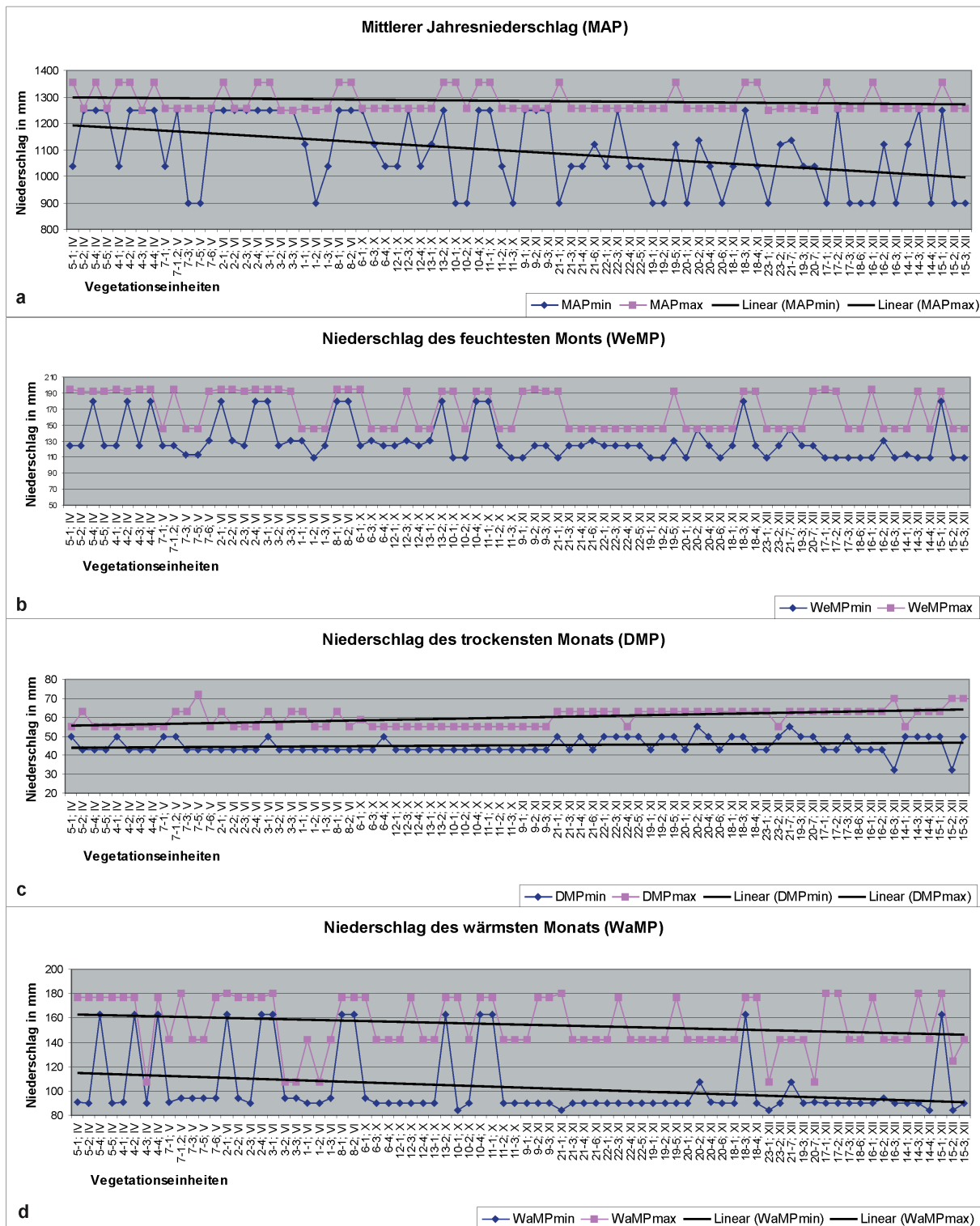


Abbildung 7-3: Zusammenfassung der Auswertung von ClimStat für die Niederschlagswerte. a) Mittlerer Jahresniederschlag (MAP), b) Niederschlag des feuchtesten Monats (PWW), c) Niederschlag des trockensten Monats (PDM), d) Niederschlag des wärmsten Monats (PWW). In allen Diagrammen ist die Ober- und Untergrenze der Intervalle eingezeichnet. Zudem wird jeder Kurve eine Trendlinie hinzugefügt.

-0,1°C (vgl. Abb. 7-5). Aus der Tabelle 7-4 kann abgelesen werden, in welchen Vegetationseinheiten die Arten vorkommen, die für die jeweilige Grenze verantwortlich sind. Der Verteilung in Abbildung 7-2 kann entnommen werden, dass die frosthärteren Arten vor allem in den Vegetationseinheiten X, XI und XII vorkommen und diejenigen, die eher empfindlich auf Frost reagieren, in den Vegetationseinheiten IV und V anzutreffen sind. Daraus kann ein Abwärtstrend der unteren Intervallgrenze abgeleitet werden. Dieser Trend entsteht jedoch hauptsächlich dadurch, dass *Ilex cassine* vor allem in den Vegetationseinheiten IV und V in der Pollenflora zu finden ist und deshalb der verhältnismäßig große Temperaturunterschied von 10°C zu 3,7°C fehlinterpretiert wird. Nach dem Southeast Regional Climate Center (SERCC 2005) betrug die durchschnittliche Temperatur des kältesten Monats in den Jahren 1930 bis 1965 11,2°C. Die kälteste durchschnittliche Minimumtemperatur der Jahre 1930 bis 1965 wurde im Januar 1940 mit -1,14°C gemessen und liegt damit sogar noch über der niedrigsten ermittelten Untergrenze der Koexistenzintervalle. Aus diesen Daten ergibt sich, dass die untere Grenze keine entscheidende Rolle spielt und deswegen auch keine Klimaänderung aus den Daten abgeleitet werden darf. Zumindest bei der Temperatur des kältesten Monats kann die Betrachtung der Intervallmittel bei einer ökologisch bedingten Veränderung der Vegetationszusammensetzung zu Fehlinterpretationen führen.

Auch bei den Niederschlägen lässt sich bei den Minimum-Werten der abgeschätzten durchschnittlichen Jahresniederschläge eine Abnahme von 200 mm feststellen (Abb. 7-3). Nach den vorliegenden Daten bleibt der beobachtete mittlere Jahresniederschlag jedoch im gesamten Gebiet konstant. Da bezüglich der Niederschlagswerte der NLR in der Datenbank deutliche Mängel festgestellt worden sind, soll an dieser Stelle nicht näher darauf eingegangen werden.

10°C		
	<i>Ilex cassine</i>	IV, V
3,7°C		
	<i>Tillandsia usneoides</i>	XI
	<i>Persea</i> sp.	IV, V, VI, X
2,7°C		
	<i>Myrica cerifera</i>	IV, V, VI, X
-0,1°C		
	<i>Carya aquatica</i>	X, XI, XII
	<i>Liquidambar styraciflua</i>	X, XI, XII
	<i>Taxodium distichum</i>	(IV, V, VI), X, XI, XII

Tabelle 7-4: Vegetationszugehörigkeit der Taxa (nach Stout et al. 1982), die für die untere Grenze des Koexistenzintervalls bei der Temperatur des kältesten Monats verantwortlich sind. Weitere Erläuterungen siehe Text.

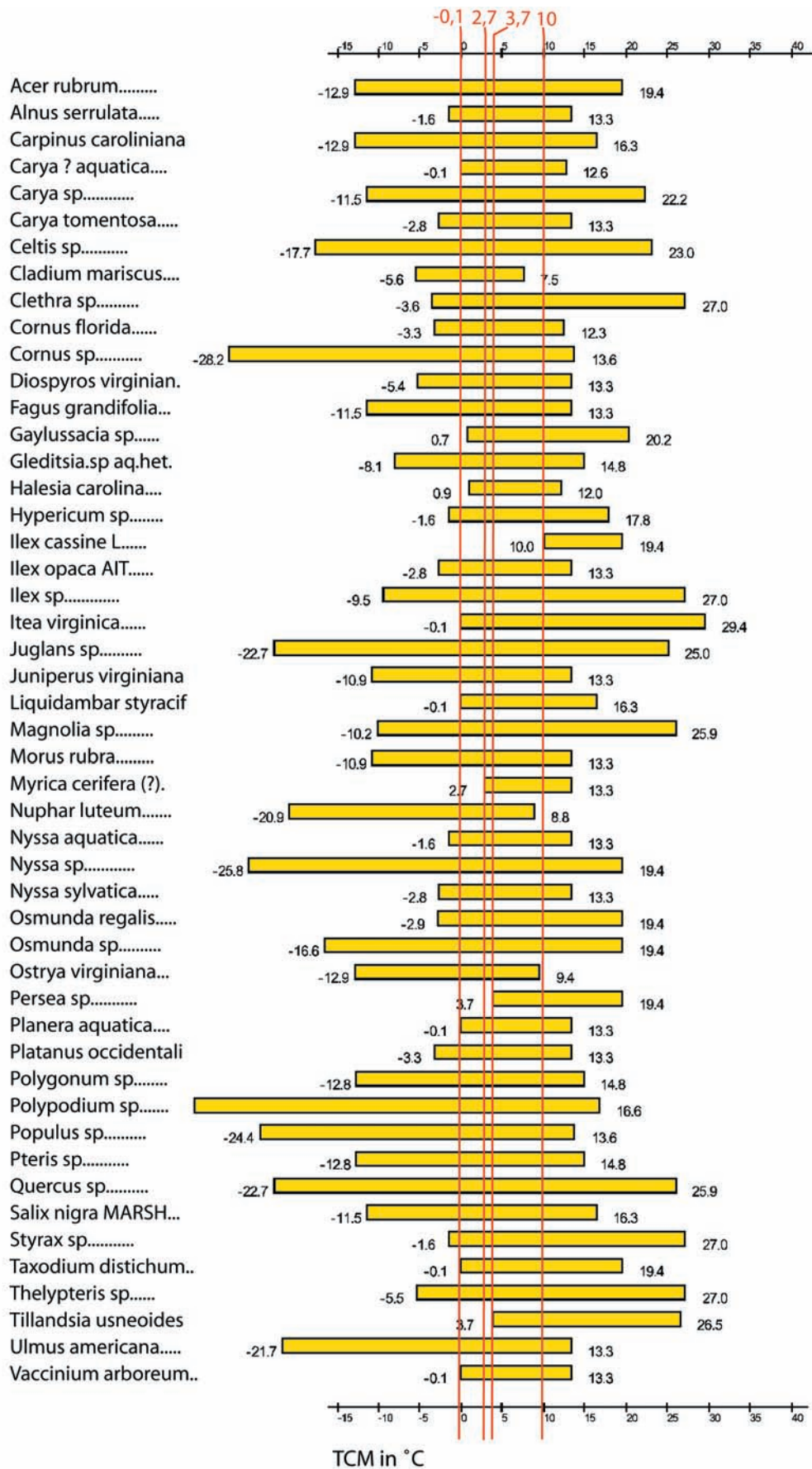


Abbildung 7-5: Temperatur des kältesten Monats für alle in der Analyse verwendeten NLR

7.2 Diskussion

In diesem Kapitel wird gezeigt, dass die heutigen Temperaturwerte des Mobile Delta durch den Koexistenzansatz und die Palaeoflora-Databse adäquat abgeschätzt werden. Dies gilt, obwohl es sich bei dem Mobile Delta um azonale Vegetationseinheiten handelt. Auch ist trotz der azonalen Vegetation ein recht enges Intervall berechnet worden. In der Literatur ist zu lesen, dass sich azonale Vegetationstypen nicht für eine Klimarekonstruktion eignen, da diese Ökosysteme keine Klimaxgesellschaften darstellen (z.B. Mai 1995).

Wie bereits bei den Ergebnissen ausgeführt, liegen die Beobachtungswerte der Jahresmitteltemperatur des Mobile Delta genau in dem durch ClimStat errechneten Bereich, nachdem kritische Arten von der Analyse ausgeschlossen wurden (Tab. 7-3). Die zu beobachtenden abnehmenden unteren Grenzen des Koexistenzintervalls konnten auf vegetationskundliche Gründe zurückgeführt werden. Allerdings würde, wenn dieses Ergebnis an fossilen Proben beobachtet wird, der vermeintliche Trend als Temperaturschwankung interpretiert werden (Utescher 2005). Diese Arbeit zeigt deutlich die Schwächen der Methodik auf. Durch die Festlegung der Grenzen über einzelne Arten wirken sich Fehler in der Datenmatrix oder ökologisch bedingte Grenzen auf die Interpretation aus. Auch ist die Auswertung der Intervallmittelwerte ohne Betrachtung der Ober- und Untergrenzen zu vermeiden. Aus den oben gewonnenen Erkenntnissen folgt zudem, dass Ergebnisse, bei denen die Intervallgrenzen nur von einem einzelnen Taxon abhängen, mit großer Vorsicht betrachtet werden müssen. Ausserdem sind die oberen Intervallgrenzen der Niederschlagswerte der NLR zum Teil fehlerhaft und sollten nochmals überprüft werden.

Fazit

- Durch die Methode des Koexistenzansatzes ist es auch in der azonalen Vegetation des Mobile Delta möglich, das Klima (zumindest die mittlere Jahrestemperatur) in engen Intervallen vorherzusagen.
- Ökologische Veränderungen können als Klimaänderungen interpretiert werden.
- Eine Auswertung der Intervallmittelwerte sollte nur unter Betrachtung der Ober- und Untergrenzen durchgeführt werden.
- Die Datenbank sollte bezüglich der Niederschlagswerte der NLR überprüft werden.

8 Zusammenfassung und Schlussfolgerung

Um den Einfluss des Menschen auf die Umwelt zu erkennen, ist es nötig, die natürliche Dynamik von Ökosystemen besser zu verstehen. Eine wesentliche Rolle spielt dabei die Rekonstruktion der auftretenden Stoff- und Energieflüsse und deren Veränderungen. Ein Schlüssel für das Verständnis der Gegenwart und einer Prognose für die Zukunft ist dabei die Rekonstruktion der Vergangenheit. Hier lassen sich Modelle, die auf Grund heutiger Beobachtungen erstellt werden, überprüfen. Für diese Evaluierung muss man die vergangenen Ökosysteme möglichst genau kennen. Da jedoch „fossile“ Stoff- und Energieflüsse nicht direkt gemessen werden können, müssen diese, wenn möglich quantitativ, über sogenannte Proxies abgeschätzt werden. Hierfür eignen sich auf Grund des hohen fossilen Erhaltungspotentials fluviatile Deltasysteme. Diese Arbeit möchte einen Beitrag dazu leisten, neue quantitative Verfahren zur Vegetationsrekonstruktion zu entwickeln. Zudem wird versucht, die Palynomorphen als Proxy für den LAI zu verwenden. Die hier verfolgten Ziele können auf drei Fragenkomplexe reduziert werden:

- 1 Ist es möglich, in stark wasserabhängigen und zum Teil tidalen Ökosystemen wie dem Mobile Delta oder den Everglades die umgebende Vegetation aus den im Boden angesammelten Pollen und Sporen zu rekonstruieren? Welche Methoden eignen sich am Besten? Lassen sich weitere relevante Einflüsse für die Zusammensetzung der Palynoflora feststellen?
- 2 Wie variiert der Leaf area index (LAI) innerhalb der einzelnen Vegetationseinheiten? Können spezielle Verteilungsmuster innerhalb eines incised valley wie dem Mobile Delta erkannt werden? Kann der LAI über die Palyno-Vergesellschaftungen direkt abgeschätzt werden?
- 3 Ist es möglich, mit Hilfe des Koexistenzansatzes in einer typisch azonalen Vegetation Klimawerte zu ermitteln, die mit den Beobachtungswerten übereinstimmen?

Ohne den Einfluss des Wassers ist zu erwarten, dass in einem geschlossenen (sub-)tropischen Wald der lokale Polleneintrag dominiert (z.B. Behling et al. 1997). Dies bestätigt sich nun ebenfalls für die Sumpfwaldvergesellschaftungen des Mobile Delta (Kap. 5). Allerdings haben die Überflutungsereignisse einen starken kleinräumigen Einfluss auf die Sedimentationsrate. Darauf sind vermutlich die schlechten Ergebnisse an den Datensätzen der absoluten Palynomorphengehalten zurückzuführen. Dies zeigt, dass die Pollenanalyse in dem Mobile Delta an ihre Auflösungsgrenze in Bezug auf die Vegetationseinheiten stößt. Im Fossilbericht wären die Ergebnisse ohne das Wissen über die umgebenden Vegetationseinheiten schwer zu interpretieren. Insbesondere bei der Clusteranalyse, bei der man die beste Cluster-Methode und das beste Cluster-Maß in jeder Analyse empirisch ermitteln muss, erhält man am Ende eine Fülle möglicher Lösungen. Auch die Ergebnisse der PCA und DCA sind ohne eine Hypothese, welche Probenpunkte zusammengehören, im Einzel-

fall schwer zu deuten. Ein kombinierter Ansatz hilft, die Stärken der einzelnen Analysen zu nutzen, um sicherere Ergebnisse zu erzielen (siehe auch Kovach 1989). Deswegen ist eine kombinierte Methodik entwickelt worden, die als Standardmethode dienen kann (siehe Abb. 8-1 und Textkasten „Neuer kombinierter Methodenansatz“).

Um diesen hier vorgestellten kombinierten Ansatz zu evaluieren und zu verbessern (Textkasten), eignet sich der im Rahmen einer Geländekampagne im Jahre 1999 von Jörg Pross gesammelte und noch nicht palynologisch ausgewertete Bohrkern aus dem Mobile Delta, für den bereits aufbereitete Proben vorliegen. Hierbei können auch die ermittelten Faktoren der Diskriminanzanalyse direkt auf die fossile Palynoflora übertragen werden. Dieses Verfahren, bei der die Diskriminanzfunktion eines rezenten Datensatzes auf fossile Pollenproben angewendet wird, ist bei Untersuchungen über den Einfluss des Menschen auf Offenlandschaften verwendet worden (Liu & Lam 1985; Reese & Liu 2005). Die Methodik verspricht gerade bei dem Bohrkern aus dem Mobile Delta gute Ergebnisse, da die Diskriminanzanalyse die Proben sehr gut auftrennt. Auch die Ergebnisse der PCA sollten auf fossile Proben angewandt werden. McGlone & Moar (1997) haben mit dieser Methode gute Ergebnisse erzielt.

Die in dieser Arbeit integrierten Studien zur Beziehung zwischen dem LAI und der Vegetation (Kap. 6.1), sowie zwischen dem LAI und der Palynoflora (Kap. 6.2) zeigen einige signifikanten Korrelationen. Ohne weiterführende Untersuchungen lassen sich diese Erkenntnisse jedoch nicht anwenden. Das kann, wie in Kapitel 6 beschrieben, mehrere Gründe haben. Es ist zudem möglich, ein schwaches Muster der LAI-Verteilung zu erkennen (Abb. 6-9). Um diese Hypothese zu bestätigen, sollte in weiteren Untersuchungen der LAI regelmäßig und flächendeckend gemessen werden. Sinnvoll wären vier Daueruntersuchungsflächen von jeweils einem Quadratkilometer, in dem der LAI in einem Raster von 100m regelmäßig über ein Jahr gemessen wird. Zwei der Flächen sollten im proximalen Deltabereich liegen und zwei im distalen, jeweils eine von diesen im randlichen Bereich und eine in der Mitte des incised valley. Dadurch kann festgestellt werden, ob ein Zusammenhang zwischen der Geomorphologie und dem LAI vorliegt. Ergänzend sollten Fernerkundungsdaten genutzt werden, um den gemessenen LAI auf das gesamte Delta hochzurechnen. Daraus lässt sich die oberirdische Nettoprimärproduktion (NPP_A) und die Biomasse abschätzen (vgl. Ahl et al. 2004; Ahl et al. 2005; Burrows et al. 2003; Sampson & Allen 1999; Zheng et al. 2004). Zudem sollten diese vier Daueruntersuchungsflächen palynologisch ausgewertet und mit den LAI-Werten verglichen werden. Durch diese fortführenden Untersuchungen könnte ein Proxy für den LAI gefunden werden, der es ermöglicht, die NPP_A und die Biomasse der fossilen Ökosysteme zu rekonstruieren.

Ein weiteres wichtiges Ergebnis der Arbeit ist, dass die gemessene Jahresmitteltemperatur innerhalb des durch ClimStat auf Grundlage der Palaeoflora-Databse ermittelten Intervalles liegt. Allerdings wird auch gezeigt, welchen großen Einfluss einige wenige nicht korrekt

in die Datenbank eingetragene Taxa auf das berechnete Koexistenzintervall haben. Auch die obere Grenze des Jahresniederschlags der in der Palaeoflora-Database eingetragenen NLR muss überprüft werden, um Fehler zu vermeiden und dadurch die Methode zu optimieren.

Abschließend ist zu bemerken, dass auch in horizontal hochauflösenden palynologischen Analysen die umgebende Vegetation zuverlässig rekonstruiert werden kann. Auch liefert die Studie einen Ansatz für eine neue Standardmethode, nach der fossile Analysen besser interpretiert und verglichen werden können. In dieser Arbeit wird untersucht, ob der LAI mit den im Boden akkumulierten Pollen und Sporen korreliert. Dieses ist bisher nur von Bremond et al. (2005) in einer kleineren Studie versucht worden. Die Ergebnisse am LAI weisen auf ein hohes, bisher ungenutztes Potential hin. Hier müssen vertiefende Untersuchungen folgen.

Textkasten: Vorschlag für einen neuen kombinierten Methodenansatz, der als Standardmethode dienen kann

Aufbauend auf die in dieser Arbeit gewonnenen Erkenntnisse ist ein Ablauf für eine statistische Analyse palynologischer Daten erarbeitet worden (Abb. 8-1), der als Standardmethode dienen kann. In die Standardmethode sollte auch aufgenommen werden, welche Angaben nötig und wichtig sind, um die Ergebnisse reproduzieren zu können. In den im Rahmen dieser Untersuchung betrachteten Arbeiten anderer Autoren fehlen oft genaue Angaben über die verwendeten statistischen Verfahren bzw. die den Verfahren zu Grunde liegenden Methoden. Auch fällt es schwer, Arbeiten zu vergleichen, die unterschiedliche Methoden angewendet haben.

Das Entscheidende an der hier vorgestellten Methodik ist, dass die während der Methode gesammelten Ergebnisse jeweils als Ausgangsüberlegung in den nächsten Analysenteil einfließen. Nur so kann in einer Art iterativem Verfahren ein belastbares Endergebnis erzielt werden.

- I. Im ersten Schritt ermittelt man aus der Clusteranalyse im Q-Modus diejenigen Probenpunkte, die stabil zusammen bleiben (das können auch zwei Alternativen sein). Diese Gruppen sollten mit sedimentologischen oder sonstigen zur Verfügung stehenden Befunden verglichen werden.
- II. Nun führt man eine Faktorenanalyse im R-Modus durch. Auch wenn eine große Anzahl von Palynomorphen-Typen bei der Faktorenanalyse ein Problem darstellen kann, sollten nur die ganz seltenen ausgespart werden (diejenigen die in weniger als 5% der Proben enthalten sind; Kap. 5.3).

Wenn die Faktorenanalyse im R-Modus eine überschaubare Anzahl an Faktoren für die Erklärung einer Gesamtvarianz von mehr als 80% ermittelt, müssen die Faktorladungen mit den Ergebnissen der Clusteranalyse verglichen werden.

- III. Wenn die Faktoren des R-Modus mit der Clusteranalyse im Q-Modus übereinstimmen, vergleicht man in einem weiteren Schritt die Faktorwerte des R-Modus mit den Ergebnissen einer Clusteranalyse der Palynomorphen (= Clusteranalyse im R-Modus)⁹.
- IV. Zur Überprüfung der bisher gewonnenen Ergebnisse, führt man noch eine Faktoranalyse im Q-Modus durch. Je nach Verhältnis von Probenanzahl zur Anzahl der Palynomorphen-Typen eignet sich der Q- oder der R-Modus besser (ter Braak, 1995). Die Ergebnisse der Gruppierungen der hochkorrelierten Palynomorphen-Typen kann man nun in ein Pollendiagramm integrieren und als Grundlage für weitere Untersuchungen verwenden.
- V. Zum Abschluss führt man eine DCA/PCA durch. Die oben abgeleiteten Gruppen (= „postulierte Ökosysteme“) sind dabei als dummy Variable mit in der Analyse zu berücksichtigen. Auch alle weiteren Informationen wie Sedimentologie, Geomorphologie usw. sollten als Variable in die Analyse integriert werden. Nur so besteht die Möglichkeit, Unstimmigkeiten zu erkennen und gegebenenfalls einzelne Zuordnungen zu korrigieren. Liegen Hypothesen über mögliche Störfaktoren vor, können diese Faktoren als Kovariable eingebunden werden. Auch können die ermittelten Ökosystemzugehörigkeiten als Kovariablen definiert werden, um störende Einflüsse zu erkennen.

⁹ Der Schritt III wurde in dieser Untersuchung ausgelassen, ist aber bei der Analyse fossiler Proben als Gegenkontrolle sinnvoll.

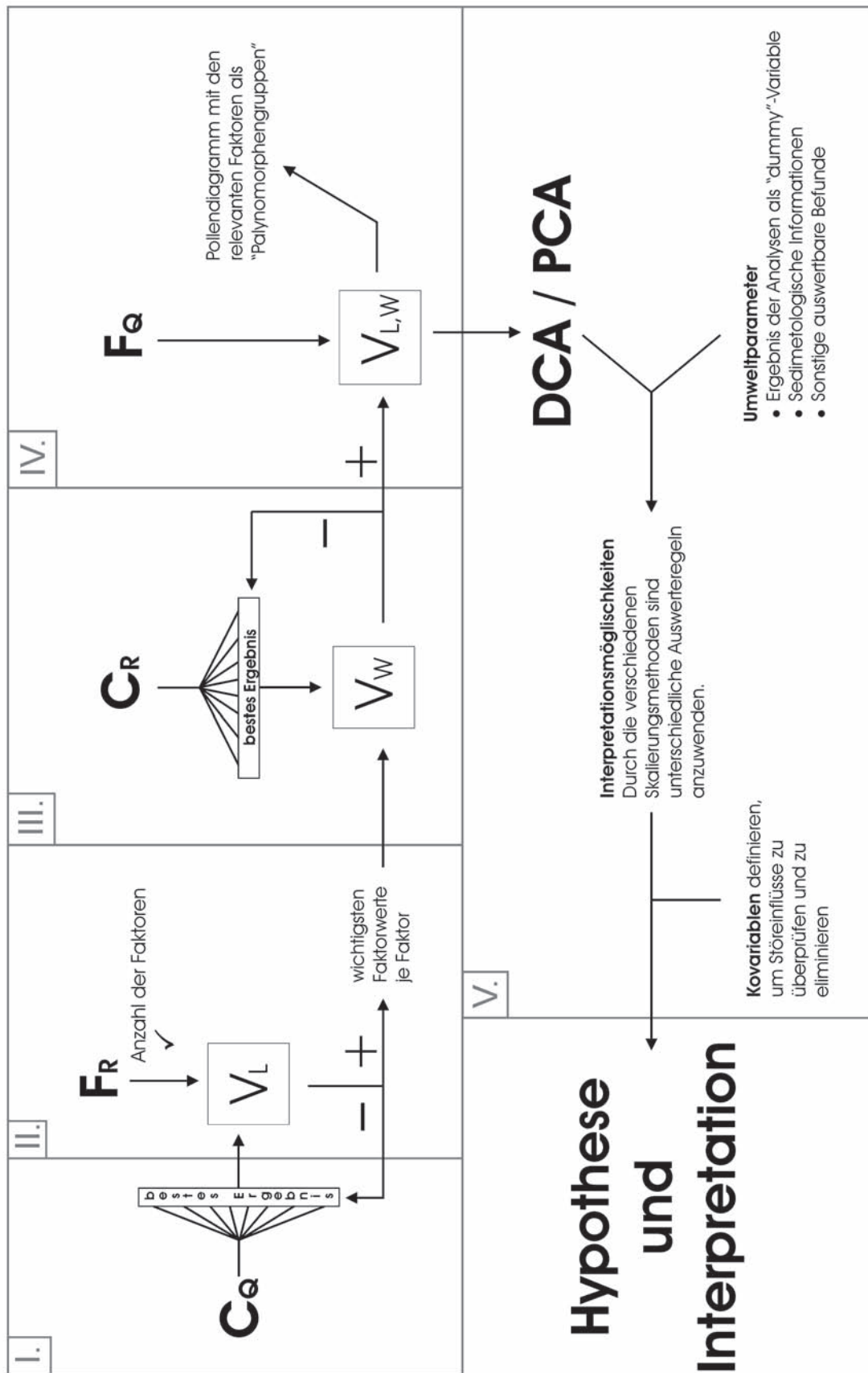


Abbildung 8-1: Ablaufskizze für einen neuen kombinierten Methodenansatz. $C_{Q,R}$: Clusteranalyse im Q-Modus, R-Modus; $F_{R,Q}$: Faktorenanalyse im R-Modus, Q-Modus; $V_{L,W}$: Vergleich mit den Faktorladungen, -werten; DCA: Detrended Correspondance Analysis; PCA: Principal Component Analysis. Die römischen Ziffer entsprechen den Methodenschritten des Textkastens.

9 Danksagung

Für die Vergabe und Betreuung des Themas möchte ich Volker Mosbrugger ganz herzlich danken. Trotz vieler Termine und anderer wichtiger Aufgaben hat er sich immer Zeit genommen, um das eine oder andere Problem zu besprechen.

Für die Unterstützung in Alabama soll Robert Gastaldo gedankt werden. Ohne die Logistik vor Ort (Boote, Kontakte, Informationen ...) hätte die Feldkampagne nicht stattfinden können. In diesem Zusammenhang gilt auch ein spezieller Dank Jörg Pross, der mich bei der Probennahme begleitet hat. Auch denke ich gerne an die Abende und die gemeinsamen Diskussionen zurück.

Eva Wacker und Agnes Hepp haben die Aufbereitung im Labor wie immer gewissenhaft und in bester Qualität durchgeführt. Die Ergebnisse einer palynologischen Arbeit können immer nur so gut sein wie die Aufbereitung. Insgesamt möchte ich an dieser Stelle der Arbeitsgruppe Mosbrugger und vor allem den Tübinger Palynologen für ihre Unterstützung in den letzten Jahren danken. Besonders zu erwähnen sind an dieser Stelle Rahman Ashraf, Angela Bruch, Mark Herrmann, Jutta Lechterbeck und Arne Micheels. Die Diskussionen und der methodische Austausch hat viel zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Ohne die Unterstützung im Hintergrund ist es natürlich nicht möglich, so eine Arbeit zu schreiben. Deswegen gilt mein besonderer Dank meiner Frau Regine und meinen Eltern, die mich immer wieder - vor allem in der Endphase - „angetrieben“ und mir den Rücken freigehalten haben.

Zuletzt möchte ich mich noch bei Arne Micheels, Regine Thalheimer und Judith Bartl bedanken, die mir beim Korrekturlesen behilflich waren. Last but not least ein Dank an die Freunde und Bekannter, die in den letzten Monaten viel Geduld haben mussten und mich so gut wie nie zu Gesicht bekommen haben.

10 Literaturverzeichnis

- Adegbidi, H.G., Jokela, E.J., Comerford, N.B. and Barros, N.F., 2002. Biomass development for intensively managed loblolly pine plantations growing on Spodosols in the southeastern USA. *Forest Ecology and Management*, 167(1-3): 91-102.
- Ahl, D.E., Gower, S.T., Mackay, D.S., Burrows, S.N., Norman, J.M. and Diak, G.R., 2004. Heterogeneity of light use efficiency in a northern Wisconsin forest: Implications for modeling net primary production with remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 93(1-2): 168-178.
- Ahl, D.E., Gower, S.T., Burrows, S.N., Mackay, D.S., Norman, J.M. and Diak, G.R., 2005. The effects of aggregated land cover data on estimating NPP in northern Wisconsin. *Remote Sensing of Environment*, 97(1): 1-14.
- Albaugh, T.J., Allen, H.L., Dougherty, P.M., Kress, L.W. and King, J.S., 1998. Leaf area and above- and belowground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions. *Forest Science*, 44(2): 317-328.
- Bartelink, H.H., 1996. Allometric relationships on biomass and needle area of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 86(1-3): 193-203.
- Bartelink, H.H., 1997. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L) [Relations allométriques entre la biomasse et la surface foliaire du hêtre (*Fagus sylvatica* L)]. *Annales des Sciences Forestières*, 54(1): 39-50.
- Behling, H., 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1-2): 19-27.
- Behling, H., 2003. Late glacial and Holocene vegetation, climate and fire history inferred from Lagoa Nova in the southeastern Brazilian lowland. *Vegetation History and Archaeobotany*, 12(4): 263-270.
- Behling, H., Colinvaux, P.A. and Negrelle, R.R.B., 1997. Modern pollen rain data from the tropical Atlantic rain forest, Reserva Volta Velha, South Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 97(3-4): 287-299.
- Benninghoff, W.S., 1962. Calculation of pollen and spore density in sediments by addition of exotic pollen in known quantities. *Pollen et Spores*, 4: 332-333.
- Berrío, J.C., Arbeláez, M.V., Duivenvoorden, J.F., Cleef, A.M. and Hooghiemstra, H., 2003. Pollen representation and successional vegetation change on the sandstone plateau of Araracuara, Colombian Amazonia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 126(3-4): 163-181.
- Birks, H.H. and Birks, H.J.B., 2000. Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, 27(1): 31-35.
- Birks, H.J.B. and Birks, H.H., 1980. *Quaternary Palaeoecology*. Edward Arnold, London, 289 pp.
- Birks, H.J.B., 1981. The use of pollen analysis in the reconstruction of past climates: a review. In: T.M.L. Wigley (Editor), *Climate and history; Studies in past climates and their impact in Man; Conference held at the University of East Anglia*. Cambridge University Press, Cambridge, 111-138.
- Birks, H.J.B., 1985. Recent and possible future mathematical developments in quantitative palaeoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 50(1): 107-147.
- Birks, H.J.B., 1987. Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography.

- Annales Zoologici Fennici, 24(3): 165-178.
- Birks, H.J.B., 1991. Indicator values of pollen types from post-6000 BP pollen assemblages from southern England and southern Sweden. *Quaternary Studies in Poland*, 10: 21-31.
- Birks, H.J.B., 1998. D.G. Frey and E.S. Deevey review 1: Numerical tools in palaeolimnology - Progress, potentialities, and problems. *Journal of Paleolimnology*, 20(4): 307-332.
- Birks, H.J.B., 2001. Maximum likelihood environmental calibration and the computer program WACALIB - A correction. *Journal of Paleolimnology*, 25(1): 111-115.
- Birks, H.J.B., 2005a. Fifty years of Quaternary pollen analysis in Fennoscandia 1954-2004. *Grana*, 44(1): 1-22.
- Birks, H.J.B., 2005b. Mind the gap: How open were European primeval forests? *Trends in Ecology and Evolution*, 20(4): 154-156.
- Birks, H.J.B., Peglar, S.M. and Austin, H.A., 1994. An Annotated Bibliography of Canonical Correspondence Analysis and Related Constrained Ordination Methods 1986-1993. Botanical Institute, University of Bergen, Bergen, Norway.
- Bremond, L., Alexandre, A., Hély, C. and Guiot, J., 2005. A phytolith index as a proxy of tree cover density in tropical areas: Calibration with Leaf Area Index along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Global and Planetary Change*, 45(4): 277-293.
- Brosius, F., 1998. SPSS 8. International Thomson Publishing, 983 pp.
- Brostrom, A., Sugita, S. and Gaillard, M.J., 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *Holocene*, 14(3): 368-381.
- Bruch, A.A., 1998. Palynologische Untersuchungen im Oligozän von Slowenien - Paläo-Umwelt und Paläoklima im Ostalpenraum. *Tübinger Mikropaläontologische Mitteilungen*, 18, 193 pp.
- Bunting, M.J., Gaillard, M.J., Sugita, S., Middleton, R. and Brostrom, A., 2004. Vegetation structure and pollen source area. *Holocene*, 14(5): 651-660.
- Burrows, S.N., Gower, S.T., Mackay, D.S., Ahl, D.E., Norman, J.M., Diak, G. and Clayton, M.K., 2003. Spatial variability of aboveground net primary production for a forested landscape in northern Wisconsin. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10): 2007-2018.
- Campbell, I.D. and Chmura, G.L., 1994. Pollen distribution in the Atchafalaya River, USA. *Palynology*, 18: 55-65.
- Chen, J.M. and Cihlar, J., 1996. Retrieving leaf area index of boreal conifer forests using landsat TM images. *Remote Sensing of Environment*, 55(2): 152-162.
- Chen, J.M., Rich, P.M., Gower, S.T., Norman, J.M. and Plummer, S., 1997. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research D: Atmospheres*, 102(24): 29429-29443.
- Chmura, G.L., Smirnov, A. and Campbell, I.D., 1999. Pollen transport through distributaries and depositional patterns in coastal waters. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 149(1-4): 257-270.
- Clark, D.A., 2004. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 359(1443): 477-491.

- Claussen, M., Lohmann, U., Roeckner, E. and Schulzweida, U., 1994. A global dataset of land surface parameters. 0937-1060, Max Planck Institute for Meteorology, Hamburg.
- Connor, S.E., Thomas, I., Kvavadze, E. V., Arabuli, G. J., Avakov, G. S. and Sagona, A., 2004. A survey of modern pollen and vegetation along an altitudinal transect in southern Georgia, Caucasus region. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129(4): 229-250.
- Court-Picon, M., De Beaulieu, J.-L. and Buttler, A., 2005. Modern pollen-vegetation relationships in the Champsaur valley (French Alps) and their potential in the interpretation of fossil pollen records of past cultural landscapes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 135(1-2): 13-39.
- Curtis, J.T., 1959. *The vegetation of Wisconsin*. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 657 pp.
- Cutini, A., Matteucci, G. and Mugnoz Giuseppe, S., 1998. Estimation of leaf area index with LICOR LAI 2000 in deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 105(1-3): 55-65.
- Dambach, K., 1998. An attempt to quantify land surfaces cleared of forests by means of pollen analysis in southern Central Europe. In: J. Gaillard Marie, E. Berglund Bjorn, H. Neumann, E. Ruecker and M. Weiss Mirjam (Editors), *Quantification of land surfaces cleared of forests during the Holocene; modern pollen/ vegetation/ landscape relationships as an aid to the interpretation of fossil pollen data*. *Palaeoklimaforschung = Paleoclimate Research*. Fisher [for the] Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz, Stuttgart, Federal Republic of Germany, pp. 17-30.
- Davies, C.P. and Fall, P.L., 2001. Modern pollen precipitation from an elevational transect in central Jordan and its relationship to vegetation. *Journal of Biogeography*, 28(10): 1195-1210.
- Davis, M.B., 1963. On the theory of pollen analysis. *American Journal of Science*, 261(10): 897-912.
- Davis, M.B., 2000. Palynology after Y2K - Understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 28: 1-18.
- Delcourt, P.A., Delcourt, H.R. and Davidson, J.L., 1983. Mapping and calibration of modern pollen-vegetation relationships in the southeastern United States (*Quercus*, *Pinus*). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 39(1-2): 1-45.
- Delcourt, P.A., Delcourt, H.R. and Webb III, T., 1984. Atlas of mapped distributions of dominance and modern pollen percentages for important tree taxa of eastern North America. *AASP Contributions Series*, 14. AASP Foundation, Dallas.
- Dierschke, H., 1994. *Pflanzensoziologie - Grundlagen und Methoden*. UTB. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 683 pp.
- Digby, P.G.N. and Kempton, R.A., 1987. *Population and Community Biology Series: Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman and Hall, London.
- Dufrene, E. and Breda, N., 1995. Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. *Oecologia*, 104(2): 156-162.
- Ebner, M., 2005. *Entwicklung eines Monitoringverfahrens auf pollenanalytischer Basis zur Charakterisierung ökologischer Einheiten im Bereich der südbrasilianischen Mata Atlântica und Rekonstruktion der Vegetationsgeschichte des Pró-Mata Gebietes*. PhD Thesis, Universität Tübingen, 168 pp.
- El Ghazali, G.E.B. and Moore, P.D., 1998. Modern lowland pollen spectra and contemporary

- vegetation in the eastern Sahel Vegetation Zone, Sudan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99(3-4): 235-246.
- Elenga, H., de Namur, C., Vincens, A., Roux, M. and Schwartz, D., 2000. Use of plots to define pollen-vegetation relationships in densely forested ecosystems of Tropical Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 112(1-3): 79-96.
- Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Acta Geobotanica*, 9: 1-97.
- Emmons, L.H. and Dubois, M.A., 2003. Leaf-area index change across river-beach successional transects in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 19(4): 473-477.
- Erdtman, G., 1986. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms (an introduction to palynology). Almqvist and Wiksell, Stockholm, 539 pp.
- Faegri, K., 1993. Bestimmungsschlüssel für die nordwesteuropäische Pollenflora. Gustav Springer Verlag, Jena, 85 pp.
- Fagerlind, F., 1952. The real significance of pollen diagrams. *Botaniska Notiser*, 105: 185-224.
- Fall, P.L., 1987. Pollen taphonomy in a canyon stream. *Quaternary Research*, 28(3): 393-406.
- Fall, P.L., 1992. Pollen accumulation in a montane region of Colorado, USA, a comparison of moss polsters atmospheric traps and natural basins. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 72(3-4): 169-197.
- Favier, C., de Namur, C. and Dubois, M.-A., 2004. Forest progression modes in littoral Congo, Central Atlantic Africa. *Journal of Biogeography*, 31(9): 1445-1461.
- Gaillard, M.-J., Birks, H.J.B., Karlsson, S. and Lagerå, P., 1996. Quantitative reconstruction of past land-use and soil conditions using the modern analogue approach - A case study in south Sweden. *Landscapes and Life. Studies in Honour of Urve Miller*: 431-442.
- Gajewski, K., Lézine, A.-M., Vincens, A., Delestan, A. and Sawada, M., 2002. Modern climate-vegetation-pollen relations in Africa and adjacent areas. *Quaternary Science Reviews*, 21(14-15): 1611-1631.
- Gastaldo, R.A., 1999. Mündliche Mitteilung bzgl. forstliche Maßnahmen im Mobile Delta, Auburn, Alabama.
- Gauch, H.G., Jr, 1982. *Multivariate Analysis in Community Structure*. Cambridge University Press, Cambridge, 298 pp.
- Gavin, D.G., Oswald, W.W., Wahl, E.R. and Williams, J.W., 2003. A statistical approach to evaluating distance metrics and analog assignments for pollen records. *Quaternary Research*, 60(3): 356-367.
- Gleason, P.J. and Stone, P., 1994. Age, origin, and landscape evolution of the Everglades peatland. *Everglades: the ecosystem and its restoration*, 149-197 pp.
- Grichuk, V.P., 1969. Opyt rekonstruktsü nekotorykh elementov klimata severnogo polusharüa v Atlanticheskü period golotsena. In: M.I. Neishtadt (Editor), *Golotsen VIII Kongressu INQUA*. Izd-vo Nauka, Paris.
- Guiot, J., 1990. Methodology of the last climatic cycle reconstruction in France from pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80(1): 49-69.
- Healy, H.G., 1975. *Terraces and Shorelines of Florida*, Map Series no. 71. Florida Department of Natural Resources, Bureau of Geology, Tallahassee.

- Hofmann, C.-C., 2002. Pollen distribution in sub-Recent sedimentary environments of the Orinoco Delta (Venezuela) - An actuo-palaeobotanical study. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119(3-4): 191-217.
- Hofmann, C.-C., Zetter, R., Ferguson, D.K. and Gastaldo, R.A., 1996. Taphonomische Untersuchungen im Mobile-Delta, Alabama, USA - Teil 1: Zusammensetzung der Floren in den verschiedenen Environments. *Mitt. Abt. Geol. und Paläont. Landesmuseum Joanneum*, 54: 93-111.
- Huhn, B., Utescher, T., Ashraf, A.R. and Mosbrugger, V., 1997. The peat-forming vegetation in the Middle Miocene Lower Rhine Embayment, an analysis based on palynological data. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO*, 58: 211-218.
- Hummell, R.L., 1996. Holocene geologic history of the West Alabama inner continental shelf, Alabama. Circular (Geological Survey of Alabama) ; no. 189. Tuscaloosa, Ala. : Geological Survey of Alabama, 1996., 131 pp.
- Isphording, W.C., Imsand, F.D. and Jackson, R.B., 1996. Fluvial sediment characteristics of the Mobile River delta. *Transaction of the Gulf Coast Association of Geological Societies*, 46: 185-191.
- Iversen, J., 1947. Discussionsindlaeg i Nordiskt kvartärgeologiskt möte den 5-9 november 1945. *Geologiska Föreningen i Stockholm. Föreläsningar*, 69: 241-242.
- Iversen, J., 1952. Origin of the flora of western Greenland in the light of pollen analysis. *Oikos*, 4: 85-103.
- Jackson, S.T. and Williams, J.W., 2004. Modern analogs in quaternary paleoecology: Here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32: 495-537.
- Jackson, S.T., Webb III., T., Prentice, I.C. and Hansen, J.E., 1995. Exploration and calibration of pollen/vegetation relationships: A PC program for the extended R-value models. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84(3-4): 365-374.
- Janssen, C.R., 1967. A comparison between the recent regional pollen rain and the subrecent vegetation in 4 major vegetation types in minnesota usa fossil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2(1-4): 331-342.
- Jokela, E.J., Martin, T.A. and Dougherty, P.M., 2004. Production dynamics of intensively managed loblolly pine stands in the southern United States: A synthesis of seven long-term experiments. *Forest Ecology and Management*, 192(1): 117-130.
- Jones, V.J. and Birks, H.J.B., 2004. Lake-sediment records of recent environmental change on Svalbard: Results of diatom analysis. *Journal of Paleolimnology*, 31(4): 445-466.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F. and van Tongeren, O.F.R. (Editors), 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 299 pp.
- Kaiser, H. and Ashraf, R., 1974. Gewinnung und Präparation fossiler Sporen und Pollen sowie anderer Palynomorphae unter besonderer Betonung der Siebmethode. *Geologisches Jahrbuch. Reihe A: Allgemeine und Regionale Geologie BR Deutschland und Nachbargebiete, Tektonik, Stratigraphie, Paläontologie*, 25: 85-114.
- Kapp, R.O., 1969. *How to know pollen et spores*. W.C. Brown Co., Dubuque, Iowa, 249 pp.
- Kent, M. and Coker, P., 1992. *Vegetation description and analysis: a practical approach*. Belhaven Press, London.

- Kindinger, J.L., 2004. Evolution and History of Incised Valleys: The Mobile Bay Model. <http://pubs.usgs.gov/fs/incised-valleys/>.
- Kindinger, J.L., Balson, P.S. and Flocks, J.G., 1994. Stratigraphy of Mississippi-Alabama Shelf and Mobile River incised-valley system. Special Publication - SEPM (Society for Sedimentary Geology), 51: 83-95.
- Kovach, W.L., 1989. Comparisons of multivariate analytical techniques for use in pre-Quaternary plant paleoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 60(3-4): 255-282.
- Kühr, H., 2004. Klimawandel - eine Zwischenbilanz, Vortrag auf der Fachtagung veranstaltet durch den VGÖD am 8. November 2004, Karlsruhe.
- Lau, T.-C. and Stephenson, A.G., 1993. Effects of soil nitrogen on pollen production, pollen grain size, and pollen performance in *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany*, 80(7): 763-768.
- Lechterbeck, J., 2001. „Human Impact“ oder „Climatic Change“? Zur Vegetationsgeschichte des Spätglazials und Holozäns in hochauflösenden Pollenanalysen laminiertes Sedimente des Steißlinger Sees (Südwestdeutschland). *Tübinger Mikropaläontologische Mitteilungen*, 25, 101 pp.
- Lefsky, M.A., Harding, D., Cohen, W.B., Parker, G. and Shugart, H.H., 1999. Surface lidar remote sensing of basal area and biomass in deciduous forests of eastern Maryland, USA. *Remote Sensing Of Environment*, 67(1): 83-98.
- Lenz, O.K. and Riegel, W., 2001. Isopollen maps as a tool for the reconstruction of a coastal swamp from the Middle Eocene at Helmstedt (Northern Germany). *Facies*, 45: 177-194.
- Leps, J. and Smilauer, P., 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, 269 pp.
- LI-COR, I., 1992. LAI-2000 Plant Canopy Analyzer, Operating Manual.
- Lieux, M.H. and Godfrey, W.M., 1982. An Atlas of Pollen of trees, shrubs, and woody vines of Louisiana and other southeastern states, Part III. Polygonaceae to Ericaceae. *Pollen et Spores*, 24: 21-64.
- Lieux, M.H., 1980a. An Atlas of Pollen of trees, shrubs, and woody vines of Louisiana and other southeastern states, Part I. Ginkgoaceae to Lauraceae. *Pollen et Spores*, 22: 17-57.
- Lieux, M.H., 1980b. An Atlas of Pollen of trees, shrubs, and woody vines of Louisiana and other southeastern states, Part II. Platanaceae to Betulaceae. *Pollen et Spores*, 22: 191-243.
- Lieux, M.H., 1982. An Atlas of Pollen of trees, shrubs, and woody vines of Louisiana and other southeastern states, Part IV. Sapotaceae to Fabaceae. *Pollen et Spores*, 24: 331-368.
- Lieux, M.H., 1983. An Atlas of Pollen of trees, shrubs, and woody vines of Louisiana and other southeastern states, Part V. Lythraceae to Euphorbiaceae. *Pollen et Spores*, 25(321-350).
- Line, J.M. and Birks, H.J.B., 1990. WACALIB version 2.1 - a computer program to reconstruct environmental variables from fossil assemblages by weighted averaging. *Journal of Paleolimnology*, 3(2): 170-173.
- Line, J.M., ter Braak, C.J.F. and Birks, H.J.B., 1994. WACALIB version 3.3 - a computer program to reconstruct environmental variables from fossil assemblages by weighted averaging and to derive sample-specific errors of prediction. *Journal of Paleolimnology*, 10(2): 147-152.
- Liu, K.-B. and Lam, N.S.-N., 1985. Paleovegetational reconstruction based on modern and fossil

pollen data: an application of discriminant analysis. *Annals - Association of American Geographers*, 75(1): 115-130.

Lücke, A., Helle, G., Schleser, G. H., Figueiral, I., Mosbrugger, V., Jones, T. P. and Rowe, N. P., 1999. Environmental history of the German Lower Rhine Embayment during the Middle Miocene as reflected by carbon isotopes in brown coal. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 154(4): 339-352.

Luly, J.G., 1997. Modern pollen dynamics and surficial sedimentary processes at Lake Tyrrell, semi-arid northwestern Victoria, Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 97(3-4): 301-318.

Maher, L.J., Jr., 1981. Statistics for microfossil concentration measurements employing samples spiked with marker grains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 32: 153-191.

Mai, D.H., 1995. *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York, 691 pp.

Mantén, A.A., 1967. Lennart Von Post and the foundation of modern palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1: 11-22.

Mars, J.C., Schultz, A.W. and Schroeder, W.W., 1992. Stratigraphy and Holocene evolution of Mobile Bay in southwestern Alabama. *Transaction of the Gulf Coast Association of Geological Societies*, 42: 529-542.

McGlone, M.S. and Moar, N.T., 1997. Pollen-vegetation relationships on the subantarctic Auckland Islands, New Zealand. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96(3-4): 317-338.

Melillo, J.M., McGuire, A.D., Kicklighter, D.W., Moore, B., Vorosmarty, C.J. and Schloss, A.L., 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363(6426): 234-240.

Minckley, T. and Whitlock, C., 2000. Spatial variation of modern pollen in Oregon and southern Washington, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 112(1-3): 97-123.

Mosbrugger, V. and Utescher, T., 1997. The coexistence approach - a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 134(1-4): 61-86.

Nielsen, A.B. and Odgaard, B.V., 2004. The use of historical analogues for interpreting fossil pollen records. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(1): 33-43.

Nielsen, A.B. and Odgaard, B.V., 2005. Reconstructing land cover from pollen assemblages from small lakes in Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 133(1-2): 1-21.

Nielsen, A.B., 2000. Pollen-based quantitative estimation of area categories - Relationships between pollen sedimentation in lakes and land covers as seen on historical maps in Denmark. *Environmental Changes in Fennoscandia during the Late Quaternary*: 132.

Nielsen, A.B., 2004. Modelling pollen sedimentation in Danish lakes at c. AD 1800: An attempt to validate the POLLSCAPE model. *Journal of Biogeography*, 31(10): 1693-1709.

O'Neil, P.E. and Mettee, F.M. (Editors), 1982. *Alabama coastal region ecological characterization: 2. A synthesis of environmental data*. Information Series 61. Geological Survey of Alabama, 346 pp.

Oplustilova, M., Dvorak, V., Marek, M.V. and Vyskot, I., 1995. Leaf area index, its significance and methods of estimation. *Lesnictvi*, 41(8): 353-359.

Oswald, W.W., Brubaker, L.B., Hu, F.S. and Gavin, D.G., 2003. Pollen-vegetation calibration for

- tundra communities in the Arctic Foothills, northern Alaska. *Journal of Ecology*, 91(6): 1022-1033.
- Paez, M.M., Villagran, C., Stutz, S., Hinojosa, F. and Villa, R., 1997. Vegetation and pollen dispersal in the subtropical-temperate climatic transition of Chile and Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96(1-2): 169-181.
- Parsons, R.W. and Prentice, I.C., 1981. Statistical approaches to R-values and the pollen-vegetation relationship. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 32(2-3): 127-152.
- Parsons, R.W., Gordon, A.D. and Prentice, I.C., 1983. Statistical uncertainty in forest composition estimates obtained from fossil pollen spectra via the R-value model. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 40(3): 177-189.
- Pielou, E.C., 1984. *The Interpretation of Ecological Data: A Primer on Classification and Ordination*. Wiley, New York, 263pp.
- Pietarinen, P. and Pasonen, H.-L., 2004. Pollen performance and male fitness in an anemophilous, monoecious tree, *Betula pendula*. *Canadian Journal of Botany*, 82(9): 1284-1291.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A. and Solomon, A.M., 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 19(2): 117-134.
- Prentice, I.C., 1980. Multidimensional scaling as a research tool in Quaternary palynology; a review of theory and methods. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 31(1-2): 71-104.
- Prentice, I.C., Jolly, D., Guiot, J., Huntley, B. and Cheddadi, R., 1996. Reconstructing biomes from palaeoecological data: A general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. *Climate Dynamics*, 12(3): 185-194.
- Qinghai, X., Yuecong, L., Jule, X., Wendong, L., Yanjia, P. and Xiaolan, Y., 2005. Source and distribution of pollen in the surface sediment of Daihai Lake, inner Mongolia. *Quaternary International*, 136(1 SPEC. ISS.): 33-45.
- Reed, P.C., 1971a. Geology of Baldwin Country, Alabama. Special Maps, Map 94. Geological Survey of Alabama, Tuscaloosa, AL, United States (USA), 5 pp.
- Reed, P.C., 1971b. Geology of Mobile Country, Alabama. Special Maps, Map 93. Geological Survey of Alabama, Tuscaloosa, AL, United States (USA), 8 pp.
- Reese, C.A. and Liu, K.-B., 2005. A modern pollen rain study from the central Andes region of South America. *Journal of Biogeography*, 32(4): 709-718.
- Reille, M., 1995. Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du nord - Supplement 1. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 333 pp.
- Reille, M., 1998. Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du nord - Supplement 2. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 525 pp.
- Reille, M., 1999a. Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du nord. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 553 pp.
- Reille, M., 1999b. Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du nord - General Index. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille.
- Riegel, W.L., 1965. Palynology of environments of peat formation in southwestern Florida. Doctoral Thesis Thesis, The Pennsylvania State University, Pennsylvania, USA, 189 pp.

- Rodgers III, J.C. and Horn, S.P., 1996. Modern pollen spectra from Costa Rica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 124(1-2): 53-71.
- Rosenau, J.C., Faulkner, G.L., Hendry Jr., C.W. and Hull, R.W., 1977. Springs of Florida. Geological Bulletin No. 31, revised. http://www.flmnh.ufl.edu/springs_of_florida/.
- Roubik, D.W. and Patino, J.E.M., 2005. Pollen and Spores of Barro Colorado Island, <http://striweb.si.edu/roubik/>. Smithsonian Tropical Research Institute.
- Sampson, D.A. and Allen, H.L., 1999. Regional influences of soil available water-holding capacity and climate, and leaf area index on simulated loblolly pine productivity. *Forest Ecology and Management*, 124(1): 1-12.
- Scott, T.M., 2001. Text to accompany the geologic map of Florida. Florida Geological Survey Open-file Report, 80: 31.
- SERCC, 2005. http://www.dnr.state.sc.us/water/climate/sercc/climateinfo/historical/historical_al.html.
- Smirnov, A., Chmura, G.L. and Lapointe, M.F., 1996. Spatial distribution of suspended pollen in the Mississippi River as an example of pollen transport in alluvial channels. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92(1-2): 69-81.
- SPSS Inc., 2002. SPSS für Windows, Online-Handbuch. SPSS Inc.
- Stockmarr, J., 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, 13: 615-621.
- Stout, J.P., Lelong, M.J., Dowling, H.M. and Powers, M.T., 1982. Wetland habitats of the Alabama Coastal zone. Part III. An Inventory of wetland habitats of the Mobile-Tensaw River delta. 81-49 A.
- Sugita, S., 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 82: 881-897.
- Sugita, S., Gaillard, M.-J. and Broström, A., 1999. Landscape openness and pollen records: A simulation approach. *Holocene*, 9(4): 409-421.
- Teichmüller, M., 1958. Rekonstruktion verschiedener Moortypen des Hauptflözes der Niederrheinischen Braunkohle. *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen*, 1/2: 599-612.
- Tejaswini, 2001. Variability of pollen grain features: A plant strategy to maximize reproductive fitness in two species of *Dianthus*? *Sexual Plant Reproduction*, 14(6): 347-353.
- ter Braak, C.J.F. and Smilauer, P., 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY USA, 352 pp.
- ter Braak, C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetation*, 69: 69-77.
- ter Braak, C.J.F., 1995. Ordination. In: R.H.G. Jongman, C.J.F. Ter Braak and O.F.R. van Tongeren (Editors), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 91-173.
- Tetra Tech, I., 2001. Loading Budget Analsis for Mobile Bay Modeling, Prepared for: Mobile Bay National Estuary Program, Department of the Army, 163 pp.
- Traverse, A., 1988. *Paleopalynology*. Allen & Unwin, Boston, 600 pp.

- Utescher, T. and Mosbrugger, V., 2004. Palaeoflora-Database - Paleoclimate Reconstruction using Tertiary Plant Taxa, <http://www.geologie.uni-bonn.de/Palaeoflora/>.
- Utescher, T., 2005. Emailkontakt.
- von Post, L., 1916. Om skogtradspollen i sydsvenska torfmosselagerföljder (foredragsreferat). Geologiska Föreningen i Stockholm. Föreläsningar, 38: 384-43.
- Walker, D. and Sun, X., 2000. Pollen fall-out from a tropical vegetation mosaic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 110(3-4): 229-246.
- Webb III, T. and McAndrews, J.H., 1976. Corresponding patterns of contemporary pollen and vegetation in central North America. *Geological Society of America Memoir*, 145: 267-299.
- Webb III, T., Howe, S.E., Bradshaw, R.H.W. and Heide, K.M., 1981. Estimating plant abundances from pollen percentages: the use of regression analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 34(3-4): 269-300.
- Welles, J.M. and Norman, J.M., 1991. Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal*, 83(5): 818-825.
- Weng, C., Bush, M.B. and Gomez, A., 2005. Graphic Neotropical Pollen Key, <http://www.fit.edu/biology/bushlab/>. Department of Biological Sciences, Florida Institute of Technology, Melbourne, Florida.
- Willard, D.A., Cooper, S.R., Gamez, D. and Jensen, J., 2004. Atlas of pollen and spores of the Florida everglades. *Palynology*, 28: 175-227.
- Willard, D.A., Weimer, L.M. and Riegel, W.L., 2001. Pollen assemblages as paleoenvironmental proxies in the Florida Everglades. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 113(4): 213-235.
- Williams, J.W., Bartlein, P.J. and Webb III, T., 2000. Data-model comparisons for eastern North America - Inferred biomes and climate values from pollen data. *Proceedings of the Third Paleoclimate Modeling Intercomparison Project Workshop*, October 4-8, 1999.
- Yu, G., Kee, X.K., Xue, B. and Ni, J., 2004. The relationships between the surface arboreal pollen and the plants of the vegetation in China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129(4): 187-198.
- Zheng, D., Chen, J., Bresee, M., Ryu, S.-R., Rademacher, J., Crow, T. and Le Moine, J., 2004. Estimating aboveground biomass using Landsat 7 ETM+ data across a managed landscape in northern Wisconsin, USA. *Remote Sensing of Environment*, 93(3): 402-411.

11 Anlagen

- Anlage 1: Zähl­daten FD , entnommen Riegel (1965)
- Anlage 2: Zähl­daten $MD-I$
- Anlage 3: Pflanzenarten nach Stout et al. (1982)
- Anlage 4: Beschreibung der Datenpunkte des $MD-II$
- Anlage 5: Zähl­daten $MD-II$, Datensatz $MD-II_{\%P}$
- Anlage 6: Zähl­daten $MD-II$, Datensatz $MD-II_{aP}$
- Anlage 7: Zähl­daten $MD-II$, Datensatz $MD-II_{0-1P}$
- Anlage 8: Zähl­daten $MD-II$, Datensatz $zMD-II_{\%P}$
- Anlage 9: Zähl­daten $MD-II$, Datensatz $zMD-II_{aP}$
- Anlage 10: Zähl­daten $MD-II$, zusätzliche Informationen
- Anlage 11: Rohdaten LAI2000
- Anlage 12: Kalibrierungszertifikate der beiden Lichtsensoren LAI-2050 der Firma LI-COR®
- Anlage 13: Faktorenanalyse, R-Modus, FD
- Anlage 14: Faktorenanalyse, R-Modus, rFD
- Anlage 15: Faktorenanalyse, Q-Modus, FD
- Anlage 16: Faktorenanalyse, R-Modus, $MD-II$
- Anlage 17: Faktorenanalyse, Q-Modus, $MD-II$
- Anlage 18: Faktorenanalyse, R-Modus, $rzMD-II$
- Anlage 19: Klimaparameter der verwendeten NLR

Die Anlagen befinden sich als pdf-Dokumente auf der beiliegenden CD.

Bildungsgang

von Tobias Schneck

geboren

30. Dezember 1970 in Stuttgart

Schule

1976 - 1980 Besuch der Grundschule an der Grund- und Hauptschule Sulzgriß, Esslingen a.N.

1980 - 1990 Besuch des Georgii-Gymnasiums Esslingen a.N. mit dem Erwerb der Allgemeinen Hochschulreife im Mai 1990

Studium

1991 - 1998 Studium der Biologie (Diplom) an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

Januar 1998 Hochschulabschluss: Diplom-Biologe

1998 - 2005 Anfertigung der Dissertation am Institut für Geowissenschaften
Betreuer: Prof. Dr. V. Mosbrugger