

Inhalt

Zusammenfassung

Abstract

1. Einleitung und Fragestellung 1

2. Allgemeine Grundlagen 4

2.1 Bathymetrie und geologischer Aufbau 4

2.2 Ozeanographie 4

2.2.1 Atmosphärische 6

2.2.2 Ozeanische Zirkulation 7

3. Material und Methoden 9

3.1 Probenahme 9

3.2 Chemische Aufbereitung der Proben 23

3.3 Auswertung der Streuproben 25

3.3.1 Bestimmung der absoluten Häufigkeiten 25

3.3.2 Klassifizierung der Polynomiophoren 27

3.4 Stratigraphie 28

3.4.1 AMS-<sup>14</sup>C Datierungen 28

3.4.2 Akkumulationsraten 28

4. Polynomiophoren-Gemeinschaften in Oberflächenniederschichten 30

4.1 Einleitung 30

4.2 Diversität und absolute Zysten-Häufigkeiten 30

4.3 Heterotrophe Arten 32

4.4 Autotrophe Arten 32

4.5 Weitere Polynomiophoren-Gemeinschaften 32

5. Polynomiophoren als Auftriebsindikatoren 34

5.1 Auswertung der absoluten Dinzysten-Häufigkeiten 34

5.2 Zusammensetzung der Polynomiophoren-Gemeinschaften 34

5.2.1 Das Vorkommen von *Trifarina angulosa* 34

5.2.2 Das Vorkommen von *Trifarina angulosa* 34

5.2.3 Das Vorkommen weiterer Polynomiophoren 34

5.3 Synthese: Definition von Auftriebsgemeinschaften 34

5.3.1 Dinzysten als Indikatoren für das Auftriebsgeschehen; Der H/A-Index 34

**NICOLE BIEBOW**

**DINOFLAGELLATENZYSTEN  
ALS INDIKATOREN DER SPÄT- UND  
POSTGLAZIALEN ENTWICKLUNG  
DES AUFTRIEBSGESCHEHENS  
VOR PERU**

**GEOMAR**  
Forschungszentrum  
für marine Geowissenschaften  
der Christian-Albrechts-Universität  
zu Kiel

**Kiel 1996**

**GEOMAR REPORT 57**

**GEOMAR**  
Research Center  
for Marine Geosciences  
Christian Albrechts University  
in Kiel

Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel  
Zum Druck genehmigt am 7.2.1996

Redaktion der Serie: Gerhard Haass  
Umschlag: Kerstin Kreis, Harald Gross,  
GEOMAR Technologie GmbH

Managing Editor: Gerhard Haass  
Cover: Kerstin Kreis, Harald Gross,  
GEOMAR Technologie GmbH

**GEOMAR REPORT**  
ISSN 0936 - 5788

**GEOMAR REPORT**  
ISSN 0936 - 5788

**GEOMAR**  
Forschungszentrum  
für marine Geowissenschaften  
D-24148 Kiel  
Wischhofstr. 1-3  
Telefon (0431) 600-2555, 600-2505

**GEOMAR**  
Research Center  
for Marine Geosciences  
D-24148 Kiel / Germany  
Wischhofstr. 1-3  
Telephone (49) 431 / 600-2555, 600-2505



Zusammenfassung

Abstract

1. Einleitung und Fragestellung	1
2. Allgemeine Grundlagen	4
2.1 Bathymetrie und geologischer Aufbau	4
2.2 Ozeanographie	6
2.2.1 Atmosphärische Zirkulation und Auftrieb	6
2.2.2 Ozeanische Zirkulation und Hydrographie	7
2.2.3 Nährstoffgehalte und Primärproduktion	9
2.2.4 Sauerstoffminimumzone	11
2.2.5 El Niño-Ereignisse	12
2.3 Dinoflagellaten und ihre Zysten	13
2.3.1 Die Ökologie der Dinoflagellaten	13
2.3.2 Die Bedeutung der Zysten im Lebenszyklus der Dinoflagellaten	15
2.3.3 Biostratonomie von Dinoflagellatenzysten	17
3. Material und Methoden	19
3.1 Untersuchungsmaterial	19
3.1.1 Oberflächenproben	19
3.1.2 Sedimentkerne	20
3.1.3 Lithologien der Sedimentkerne	21
3.2 Chemische Aufbereitung der Proben	23
3.3 Auswertung der Streupräparate	25
3.3.1 Bestimmung der absoluten Häufigkeiten	25
3.3.2 Klassifizierung der Palynomorphen	27
3.4 Stratigraphie	28
3.4.1 AMS- <sup>14</sup> C Datierungen	28
3.4.2 Akkumulationsraten	28
4. Palynomorphen-Gemeinschaften in Oberflächensedimenten	30
4.1 Einleitung	30
4.2 Diversität und absolute Zysten-Häufigkeiten	32
4.3 Heterotrophe Arten	32
4.4 Autotrophe Arten	35
4.5 Weitere Palynomorphen unterschiedlicher Herkunft	37
4.6 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	39
5. Palynomorphen als Auftriebsindikatoren	41
5.1 Aussagewert der absoluten Dinozysten-Häufigkeiten	42
5.2 Zusammensetzung der Palynomorphen-Gemeinschaften	44
5.2.1 Das Vorkommen heterotropher Arten	44
5.2.2 Das Vorkommen autotropher Arten	46
5.2.3 Das Vorkommen weiterer Palynomorphen	48
5.3 Synthese: Definition von Auftriebsgemeinschaften	49
5.3.1 Dinozysten als Indikatoren für das Auftriebsgeschehen: Der H/A-Index	50

---

6. Palynomorphen-Gemeinschaften in den Sedimentkernen	53
6.1 Zentrum der Auftriebszelle(Sedimentkerne 173 und 158)	53
6.2 Randbereich der Auftriebszelle (Sedimentkern 159)	57
6.3 Außerhalb der Auftriebszelle (Sedimentkern 175)	61
6.4 Alterseinstufung der bearbeiteten Sedimentkerne	61
6.4.1 Sedimentationsraten	63
6.5 Synthese: Entwicklung der Organismen-Gemeinschaften	65
7. Die Entwicklung des Auftriebsgeschehens seit dem letzten Glazial	69
7.1 Der Einfluß einschneidender Klimaveränderungen auf das Auftriebsgeschehen	70
7.2 Langfristige Veränderungen des Auftriebsgeschehens im Holozän	76
7.3 Der Einfluß kurzfristiger Klimaänderungen auf das Auftriebsgeschehen	80
8. Schlußfolgerungen	83
9. Literatur	86
10. Dank	100
Anhang A: Taxonomie	
I: Dinozysten aus dem peruanischen Auftriebsgebiet	
II: Weitere Palynomorphen aus dem peruanischen Auftriebsgebiet	

## Anhang B: Daten

Der Anhang B kann beim GEOMAR, Forschungszentrum für Marine Geowissenschaften der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Wischhofstr. 1-3, D- 24148 Kiel, FRG eingesehen werden.

## Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Arbeit wurden hochauflösende Untersuchungen der Palynomorphen-Gemeinschaften an Oberflächensedimenten und spät- bis postglazialen Sedimentkernprofilen aus dem peruanischen Auftriebsgebiet bei 11°S durchgeführt.

Die Zusammensetzung der Palynomorphen-Gemeinschaften in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes ist von der geographischen Position der gegenwärtig aktiven Auftriebszelle und damit von der Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen und der Intensität des küstennahen Auftriebs abhängig. Ungewöhnlich hohe absolute Dinoflagellatenzysten-Häufigkeiten und eine Dominanz von Zysten heterotropher Dinoflagellaten-Arten kennzeichnen die sehr hohe Fruchtbarkeit der Wassermassen der ganzjährig aktiven Auftriebszelle vor Peru. Viele dieser Zysten wurden bisher ausschließlich im peruanischen Auftriebsgebiet beobachtet. Deutlich geringere absolute Dinoflagellatenzysten-Häufigkeiten und ein größerer Anteil von Zysten autotropher Dinoflagellaten, insbesondere von *Operculodinium centrocarpum*, charakterisieren die nährstoffreichen, aber stabiler geschichteten Wassermassen außerhalb der Auftriebszelle.

Ein Vergleich der eigenen Ergebnisse mit Arbeiten aus anderen Hochproduktionsgebieten ermöglichte es, verschiedene Palynomorphen-Gemeinschaften zu definieren, die Änderungen in der Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen und in der Intensität des Auftriebs anzeigen. Die wichtigsten Merkmale dieser Gemeinschaften wurden in einem Index, der aus dem Verhältnis von heterotrophen zu autotrophen Arten berechnet wurde, zusammengefaßt. Mit diesem H/A-Index konnte das Auftriebsgeschehen vor der peruanischen Küste charakterisiert werden.

In den Sedimentkernen wurden zeitlich übereinstimmende Änderungen in den Palynomorphen-Gemeinschaften erkannt. Sie führten zur Untergliederung der Sedimentkernprofile in ökostratigraphische Horizonte, mit deren Hilfe die Entwicklung des Auftriebsgeschehens seit dem Letzten Glazialen Maximum rekonstruiert werden konnte.

Das Gebiet der gegenwärtig aktiven Auftriebszelle wurde während des Glazials nicht vom Auftrieb beeinflußt. Aufgrund des Meeresspiegeltiefstandes und einer weiter südlich gelegenen Position der Innertropischen Konvergenzzone befand sich die aktive Auftriebszelle weiter seewärts südlich von 12°S. Mit Beginn des Meeresspiegelanstieges während der Termination I setzte die Verlagerung der Auftriebszelle in ihre heutige Position ein. Mit Erreichen des Meeresspiegelhochstandes 6000 J.v.h. befand sich die Auftriebszelle in ihrer heutigen geographischen Position.

Ab dem mittleren Holozän korreliert die Entwicklung des Auftriebsgeschehens mit den Veränderungen im südamerikanischen Landklima. Während des holozänen Wärmeoptimums war die Auftriebsintensität gegenüber heute reduziert und das Auftriebsgeschehen war durch eine stärkere Saisonalität gekennzeichnet. Der Übergang von dem frühholozänen zum heutigen Auftriebsgeschehen vollzog sich im Zeitraum vor 5000 bis 3600 J.v.h.. Eine deutliche Erhöhung in der Produktivität der Oberflächenwassermassen konnte für den Zeitraum von 1800 bis 400 J.v.h. nachgewiesen werden.

Einschneidende Veränderungen im Auftriebsgeschehen hat die kleine Eiszeit hervorgerufen. In diesem Zeitraum nahm die Auftriebsintensität und die Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen deutlich ab.

## Abstract

Palynomorph assemblages of surface sediments and high-resolution sediment cores spanning the last 20,000 years from the Peruvian upwelling region (11°S) have been investigated.

The composition of the palynomorph assemblages in surface sediments is related to the geographic position of the active upwelling cell. The distribution of palynomorph species depends on the high fertility of the surface water masses and on upwelling intensity.

Unusual high absolute abundances of dinoflagellate cysts and a dominance of cysts of heterotrophic dinoflagellates characterize the high fertility of the surface water masses of the upwelling cell. Several of these cysts were recognized only in the Peruvian upwelling area so far. A distinct decrease of absolute dinoflagellate cyst abundance and higher percentages of cysts of autotrophic dinoflagellates, especially *Operculodinium centrocarpum*, mark the nutrient rich, stratified water masses outside the upwelling cell.

The comparison of these palynomorph assemblages with those from other high productivity areas allows to define palynomorph assemblages, which indicate variations in upwelling intensity and fertility. A heterotrophic/autotrophic ratio, the H/A-ratio, was calculated to characterize variations of upwelling conditions off the Peruvian coast.

The downcore record shows synchronous changes in the composition of the palynomorph assemblages. Several ecostratigraphic units were defined, which reflect temporal and spatial variations in upwelling intensity and fertility.

During the last glacial period the area of today's active upwelling cell was not influenced by coastal upwelling. The active upwelling cell was situated in an offshore position south of 12°S, because of a lower sea level and a more southerly position of the innertropical convergence zone. At the same time when sea level began to rise, the upwelling cell started to migrate to the recent geographic position and reached it 6000 B.P. when sea level was as high as today.

Since the middle Holocene the evolution of upwelling intensity and fertility corresponds with variations in terrestrial climate. During the Holocene climatic optimum upwelling conditions were characterized by weak upwelling intensity and stronger seasonality. Since 5000 - 3600 B.P. upwelling conditions changed to today's upwelling intensity and fertility. Between 1800 - 400 B.P. upwelling intensity and productivity were much higher than today.

During the little ice age significant variations of upwelling conditions took place, which lead to the reduction of upwelling intensity and fertility of the surface water masses.

## 1. Einleitung und Fragestellung

Auftriebsgebiete sind durch eine stark erhöhte biologische Produktivität gekennzeichnet, die einen großen Einfluß auf den marinen Kohlenstoff-Kreislauf und damit auf das globale Klima hat. Im Ozean wird 60mal mehr CO<sub>2</sub> gespeichert als in der Atmosphäre. Geringe Variationen im ozeanischen CO<sub>2</sub>-Gehalt ziehen demnach starke Änderungen im atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Gehalt nach sich. Der Gasaustausch zwischen dem Ozean und der Atmosphäre ist besonders intensiv in Auftriebsgebieten entlang des Äquators, der W-Küsten der Kontinente und im Bereich des antarktischen Zirkumpolarstromes (BERGER, 1989). Der Auftrieb bringt CO<sub>2</sub>-reiches Wasser aus größeren Tiefen an die Oberfläche, so daß CO<sub>2</sub> an die Atmosphäre abgegeben wird. Andererseits wird durch die hohe Primärproduktion CO<sub>2</sub> verbraucht und Kohlenstoff als C<sub>org</sub> im Sediment gebunden. So beeinflussen Änderungen in der Intensität und Produktivität des Auftriebs das CO<sub>2</sub>-Budget der Atmosphäre und auch das globale Klima (BERGER & KEIR, 1984; BERGER et al., 1989). Daher wurden in den letzten Jahren verstärkt Anstrengungen unternommen, die Entwicklung von Auftriebsgebieten, vor allem unter dem Gesichtspunkt der Paläoproduktivität, zu rekonstruieren (RICHARDS, 1981; SUESS & THIEDE, 1983; THIEDE & SUESS, 1983; SUESS, VON HUENE et al., 1988; SUMMERHAYES et al., 1992).

Die Paläoproduktivitäten von Oberflächenwassermassen lassen sich sowohl mit Hilfe geochemischer Parameter (zahlreiche Arbeiten in SUMMERHAYES et al., 1992 und ZAHN et al., 1994) als auch durch mikropaläontologische Indikatoren rekonstruieren. Als mikropaläontologische Indikatoren werden bisher nahezu ausschließlich benthische und planktische Foraminiferen (HEINZE, 1990; OBERHÄNSLI et al., 1990; HERGUERA & BERGER, 1991; THIEDE & JÜNGER, 1992, HEINZE & WEFER, 1992), Diatomeen (DeVRIES & SCHRADER, 1981, SCHRADER & SORKNES, 1990; ABRANTES, 1991, 1992; SCHRADER, 1992) und Radiolarien (ROMINE & MOORE, 1981; ROMINE, 1982; MOLINA-CRUZ, 1984; WELLING et al., 1992) benutzt. Diese Organismen bilden Hüllen oder Skelette aus Karbonat oder Opal. Ihre Überlieferung im Sediment ist daher stark von der chemischen Lösung in der Wassersäule und im Sediment abhängig. Außerdem sind mit Ausnahme einiger Diatomeen und benthischer Foraminiferen die meisten dieser Organismen ozeanische Arten und demnach in küstennahen Auftriebsgebieten von geringer Bedeutung. Neben den Diatomeen sind Dinoflagellaten der wichtigste Bestandteil der Planktongemeinschaften in küstennahen Auftriebsgebieten. Dinoflagellaten bilden Zysten aus organischem Material, dem sogenannten Sporopollenin, die fossil erhaltungsfähig sind und nicht der chemischen Lösung unterliegen. Daher spiegeln Dinoflagellatenzysten (im Folgenden kurz Dinozysten genannt) die hydrographischen Signale der Oberflächenwassermassen relativ unverfälscht im Sediment wider. Zahlreiche Untersuchungen



zeigen, daß Dinozysten wertvolle Indikatoren für die hydrographischen Eigenschaften der Oberflächenwassermassen sind und daß mit ihrer Hilfe räumliche und zeitliche Veränderungen der Wassermassen rekonstruiert werden können (z.B. WALL et al., 1977; REID & HARLAND, 1977; HARLAND, 1983; MATTHIESSEN, 1994, 1995). Über die rezenten Dinozysten-Gemeinschaften in Auftriebsgebieten ist bisher allerdings nur sehr wenig bekannt (WALL et al., 1977; MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS, 1991; MARRET, 1994a, b), und Untersuchungen an Dinozysten-Gemeinschaften in Sedimentkernen aus Auftriebsgebieten beschränken sich auf semiquantitative Arbeiten aus dem peruanischen Auftriebsgebiet im Rahmen des ODP-Legs 112 (LEWIS et al., 1990; POWELL et al., 1990) und aus dem Auftriebsgebiet vor W-Afrika (MARRET 1994a, b).

Im Rahmen dieser Arbeit soll daher erstmalig versucht werden, durch hochauflösende Analysen der Palynomorphen-Gemeinschaften in Sedimentkernen, Änderungen in den Nährstoffgehalten der Oberflächenwassermassen und in der Intensität des Auftriebs zu rekonstruieren. Die untersuchten Sedimentkerne stammen aus dem peruanischen Auftriebsgebiet, das das einzige Gebiet der Erde mit ganzjährig aktivem küstennahem Auftrieb ist.

Es ergeben sich daher folgende Fragestellungen:

→ Zunächst soll an einem E-W-Profil durch die gegenwärtig aktive Auftriebszelle bei 11°S untersucht werden, inwieweit die rezente Zusammensetzung der Dinozysten-Gemeinschaften in den Oberflächensedimenten das erhöhte Nährstoffangebot des heutzutage produktivsten Auftriebsgebietes im Sediment widerspiegelt und welche Merkmale der Dinozysten-Gemeinschaft als Indikatoren für Änderungen im Auftriebsgeschehen herangezogen werden können.

→ Um ein umfassendes Abbild des Ökosystems zu erlangen, sollen neben den Dinozysten auch die anderen fossil erhaltungsfähigen Palynomorphen (z.B. Foraminiferen-Tapeten, Acritarchen, Pflanzenreste, Pollen und Sporen) in die Untersuchungen einbezogen werden. Diese gleichzeitige Betrachtung von terrestrischen und marinen, sowie planktischen und benthischen Organismen ermöglicht es, Veränderungen der biotopbestimmenden Parameter (Hydrographie, Nährstoffangebot, terrestrischer Eintrag) besser zu erfassen.

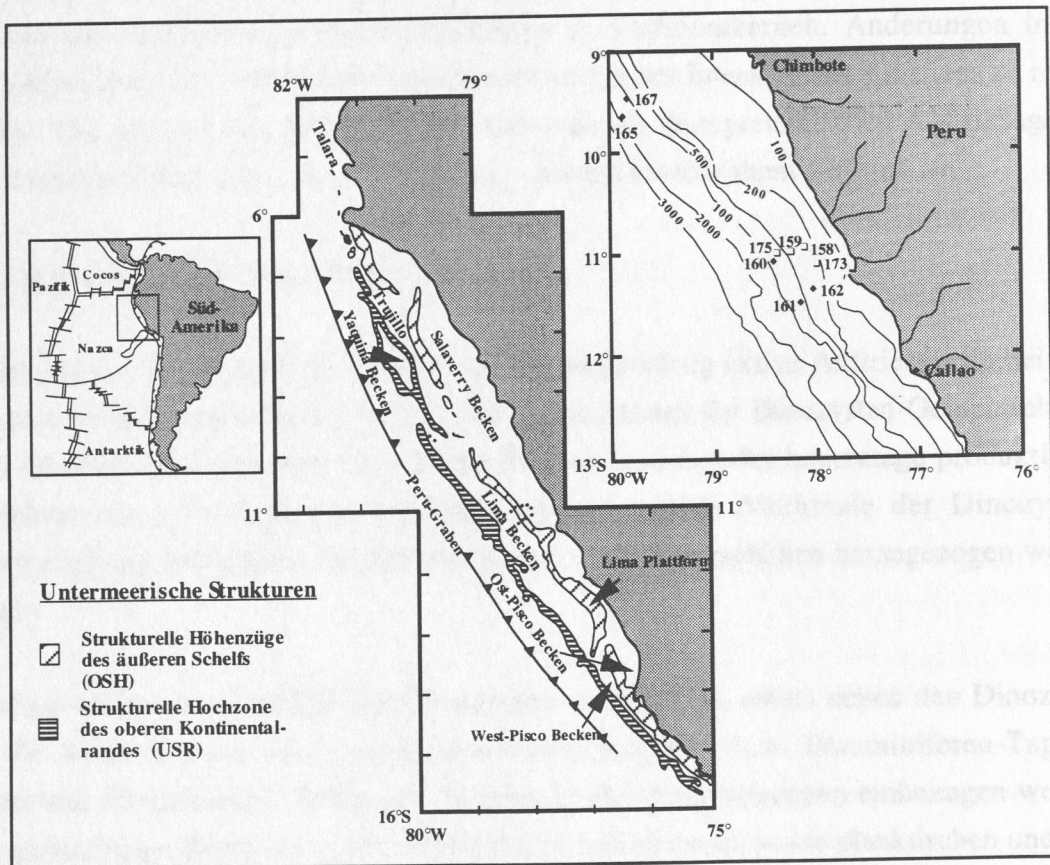
→ Die zeitlichen Änderungen in den Palynomorphen-Gemeinschaften sollen dann in spätglazialen und holozänen Kernprofilen des Auftriebsgebietes untersucht werden, um Variationen in der Intensität und Produktivität des küstennahen Auftriebs zu erkennen und die klimatischen und ozeanographischen Ursachen der Veränderungen zu rekonstruieren. Das Holozän, in dem im Arbeitsgebiet die allerjüngsten klimatischen Schwankungen überliefert

sind (z.B. DeVRIES & SCHRADER, 1981; DeVRIES & PEARCY, 1982), bildet den Schwerpunkt der Kernuntersuchungen. Zeitlich hochauflösende Untersuchungen des Holozäns wurden im peruanischen Auftriebsgebiet bisher noch nicht durchgeführt. Der Einfluß einschneidender Klimaänderungen auf das Auftriebsgeschehen soll am Beispiel des Übergangs vom letzten Glazial zum Holozän untersucht werden.

## 2. Allgemeine Grundlagen

### 2.1 Bathymetrie und geologischer Aufbau

Der peruanische Kontinentalrand ist durch einen 10 bis 20 km schmalen, steilen Schelf gekennzeichnet, der sich nur zwischen 6°S und 10°S auf 100 km aufweitet (SHAFFER, 1982). Der Kontinentalhang fällt steil zum Peru-Graben, dem parallel zur Küste verlaufenden Tiefseegraben (**Abb. 1**), ab. Sowohl der Schelf als auch der obere Kontinentalhang ist in mehrere, den Anden parallele, NW-SE-streichende Sedimentbecken untergliedert, die durch strukturelle Höhenzüge voneinander getrennt sind (THORNBURG & KULM, 1981).



**Abb. 1:** Übersichtskarte des peruanischen Kontinentalrandes und Bathymetrie des Untersuchungsgebietes (◆ = Oberflächenproben, ◻ = Sedimentkerne)(umgezeichnet nach SUESS, VON HUENE et al., 1988).

Der Höhenzug auf dem äußeren Schelf, das sogenannte Outer Shelf High (OSH), gilt als submarine Fortsetzung der Küstenkordillere, die aus präkambrischen bis paläozoischen Kristallingesteinen und metamorphen Sedimenten besteht (THORNBURG & KULM, 1981) (**Abb. 1**). Eine weitere strukturelle Hochzone, der Upper Slope Ridge (USR), die aus defor-

mierten Sedimenten gebildet wird, trennt den oberen vom unteren Kontinentalhang (THORNBURG & KULM, 1981).

Der bathymetrische Aufbau des peruanischen Kontinentalrandes ist auf die komplexe tektonische Entwicklung dieses Gebietes zurückzuführen, die durch die Subduktion der Nazca-Platte unter den südamerikanischen Kontinent hervorgerufen wird. Geophysikalische Untersuchungen entlang der peruanischen Küste ergaben, daß der obere Kontinentalhang durch eine ausgeprägte Bruchtektonik gekennzeichnet ist (VON HUENE et al., 1987). Diese hat eine Absenkung des Schelfes und oberen Kontinentalhanges sowie die Beckenbildung zur Folge. Die Subsidenz der einzelnen Becken verlief seit dem späten Miozän mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Für das Lima Becken sind hohe Subsidenzraten von 275m/ma im Pliozän und mittleren Pleistozän und von 500m/ma im späten Pleistozän (KULM et al., 1981) bekannt. Während des gleichen Zeitraumes sank das Salaverry Becken mit einer Geschwindigkeit von 100m/ma ein und das Trujillo Becken wurde emporgehoben (SUESS, VON HUENE et al., 1988).

Das Untersuchungsgebiet liegt im Zentrum und Randbereich des südlichen Salaverry Beckens und in dem seewärts des OSH gelegenen westlichen Lima Becken (**Abb.1**). Die Stationen 165 und 167 befinden sich im nördlichen Lima Becken.

Das untersuchte Probenmaterial stammt aus einer Schlicklinse ("upper slope mud lens"), die zwischen 10°S und 14°S den Schelf und oberen Kontinentalhang bedeckt (KRISSEK et al., 1980). Die quartären Sedimente der Schlicklinse bestehen aus ungewöhnlich feinkörnigen, an Phosphat, biogenem Opal und organischen Kohlenstoff reichen Tonen oder reinen Diatomeenschlammern (SCHEIDEGGER & KRISSEK, 1983). Sie sind abschnittsweise laminiert und mit zum Teil außergewöhnlich hohen Sedimentationsraten abgelagert worden. Aus dem Bereich der Schlicklinse bei 11°S sind Sedimentationsraten von bis zu 470 cm/ka bekannt (McCAFFREY et al., 1990).

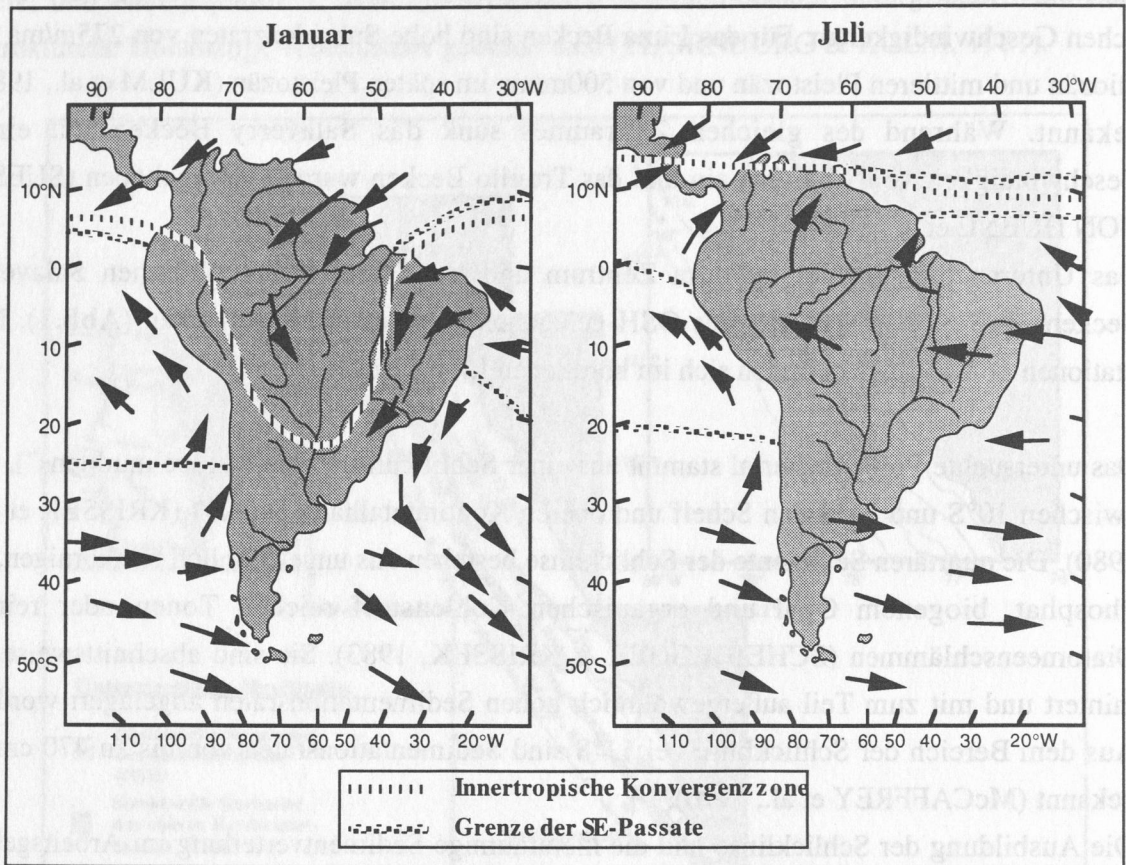
Die Ausbildung der Schlicklinse und die kleinräumige Sedimentverteilung im Arbeitsgebiet sind auf die Morphologie des Schelfes und relativ dazu auf die Position und Intensität des Peru-Unterstroms (**Kap. 2.2.2**) und auf die Ausbildung einer Sauerstoff-Minimum-Zone (**Kap. 2.2.4**) zurückzuführen (SCHEIDEGGER & KRISSEK, 1983). Die höchste Sedimentakkumulation ist auf dem peruanischen Schelf bei 15°S nachgewiesen. Aufgrund von nachlassenden Fließgeschwindigkeiten des Peru-Unterstroms und fluvialem Eintrag, ist dort der organische Kohlenstoff allerdings stark mit klastischem, terrigenem Detritus verdünnt. Daher wird die höchste Konzentration von organischem Kohlenstoff im Bereich der Schlicklinse zwischen 11°S und 14°S beobachtet (REIMERS & SUESS, 1983a).



## 2.2 Ozeanographie

### 2.2.1 Atmosphärische Zirkulation und Auftrieb

Die Zirkulation der Wassermassen und der Auftrieb vor der peruanischen Küste werden durch die Passatwinde gesteuert (**Abb. 2**). Durch die für den Ekman-Transport (BARBER & SMITH, 1981) günstige küstenparallele Windrichtung der SE-Passate (SHAFFER, 1982) wird das Oberflächenwasser von der Küste weggedrückt und kühles, nährstoffreiches Wasser aus Tiefen < 500 m strömt nach (RESIG, 1990).



**Abb. 2:** Atmosphärische Zirkulation und Lage der Innertropischen Konvergenzzone (aus CLAPPERTON, 1993a).

Ausschlaggebend für die atmosphärische und ozeanische Zirkulation im Arbeitsgebiet ist die Lage der Innertropischen Konvergenzzone (ITKZ) (ROMINE & MOORE, 1981; PHILANDER, 1983; GRAF, 1986). Da sie sich in ihrer südlichsten Position (**Abb. 2**) noch immer nördlich des Äquators befindet, liegt die peruanische Küste das ganze Jahr über im Einflußbereich der SE-Passate (CLAPPERTON, 1993a). Deshalb herrscht im Arbeitsgebiet im Vergleich zu den küstennahen Auftriebsgebieten vor Kalifornien oder NW-Afrika ganz-



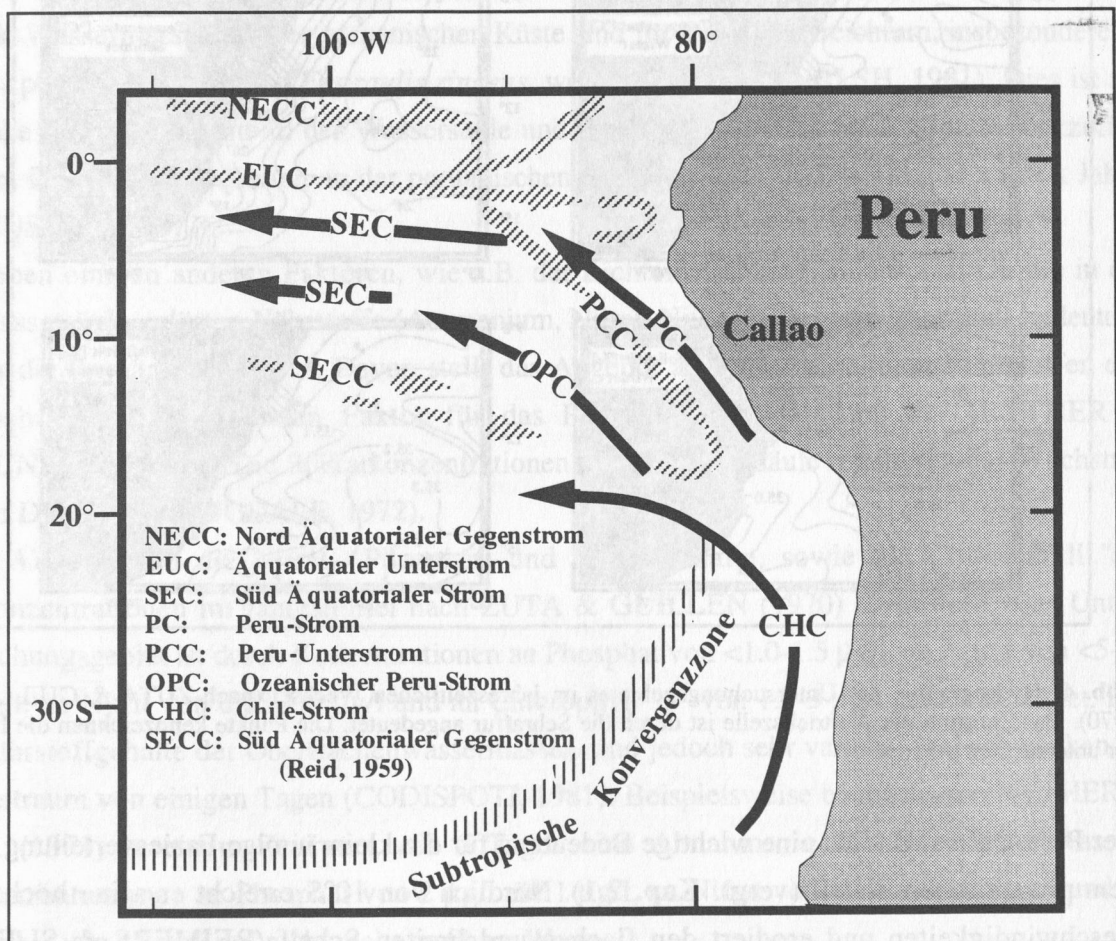
jähriger Auftrieb, der seine höchsten Intensitäten bei 6°S, 9°S, 11°S und 15°S erreicht (DeMENDIOLA, 1981).

Der küstennahe Auftrieb unterliegt saisonalen Schwankungen, da die SE-Passate im jahreszeitlichen Wechsel ihre Lage von 13°S im Südsommer (Januar) zu 3°N im Südwinter (Juli) mit nach Norden zunehmender Stärke verändern (WYRTKI, 1974).

Im Südwinter/-herbst erreicht der Auftrieb seine größte Intensität und eine flächenhafte küstenparallele Ausdehnung von ca. 60 km, während im Südsommer ein nur 10-20 km breites Gebiet vor der Küste vom Auftrieb beeinflusst ist (MAEDA & KISHIMOTO, 1970).

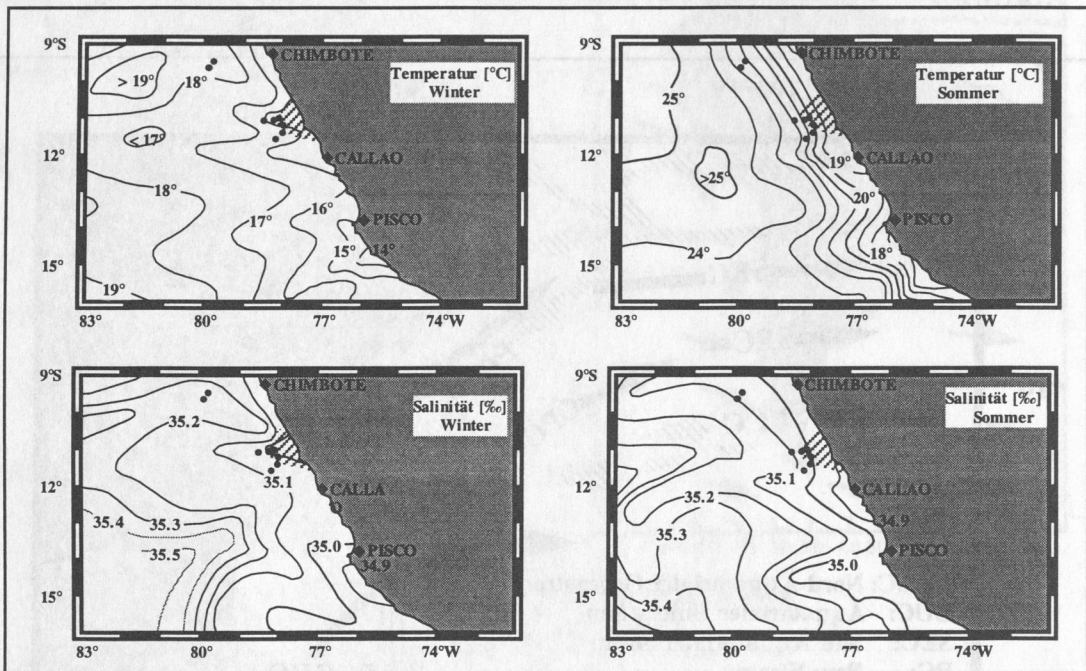
### 2.2.2 Ozeanische Zirkulation und Hydrographie

Zwei küstenparallele, übereinanderliegende Meeresströme, der in nördliche Richtung fließende Peru-Strom und der entgegengesetzt gerichtete Peru-Unterstrom, kennzeichnen die Ozeanographie des peruanischen Kontinentalrandes (Abb. 3).



**Abb. 3:** Schematisiertes Strömungssystem im SE-Pazifik. Die Oberflächenströme sind durch die durchgezogenen Linien, die Unterströme durch die gestrichelten Linien gekennzeichnet (aus OBERHÄNSLI et al., 1990).

Beide Ströme sind durch den SE-Passat in den Auftrieb einbezogen, da die Mächtigkeit der Ekman-Schicht mit 30 m größer ist als die des Peru-Stromes mit ca. 25 m (SMITH, 1983). Der Peru-Strom fließt mit einer Geschwindigkeit von ca. 20 km/Tag (BARBER & SMITH, 1981), wobei sein Zentrum ca. 50 km bis 70 km von der Küste entfernt liegt (ZHUZE, 1971). Er zeichnet sich durch Wassertemperaturen von 17-24°C (RESIG, 1990), eine hohe Salinität und einen hohen Sauerstoffgehalt aus (WYRTKI, 1962; REID, 1973). Der Peru-Unterstrom gilt als Massenausgleichsströmung und wird aus dem äquatorialen Unterstrom gespeist (MOLINA-CRUZ, 1977). Er tritt von ca. 25 m Tiefe bis in eine Tiefe von 200 bis 300 m auf und erstreckt sich im wesentlichen von 5°S bis 15°S (BROCKMANN et al., 1980). Von Norden nach Süden verringert sich die Geschwindigkeit des Unterstromes von 20 cm/sec auf 5 cm/sec, die Temperatur von 16°C auf 15°C und die Sauerstoffsättigung von 20% auf <5% (BROCKMANN et al., 1980).



**Abb. 4:** Hydrographie des Untersuchungsgebietes im jahreszeitlichen Wechsel (nach ZUTA & GUILLEN, 1970). Das Zentrum der Auftriebszelle ist durch die Schraffur angedeutet. Die Punkte kennzeichnen die Lage der untersuchten Stationen.

Der Peru-Unterstrom hat eine wichtige Bedeutung für die kleinräumige Faziesverteilung auf dem peruanischen Schelf (vergl. **Kap. 2.1**). Nördlich von 10°S erreicht er seine höchsten Geschwindigkeiten und erodiert den flachen und breiten Schelf (REIMERS & SUESS, 1983a). Demgegenüber fließt der Peru-Unterstrom im Bereich der Schlicklinse zwischen 11°S und 14°S oberhalb des schmalen, steilen Schelfes, so daß die Strömungs-



geschwindigkeiten am Boden vernachlässigbar klein sind und es zur Ablagerung von feinkörnigen, an organischem Kohlenstoff reichen Sedimenten kommt (SUESS et al., 1987).

Die Oberflächenwassermassen weisen im Untersuchungsgebiet saisonal unterschiedliche Temperaturen- und Salinitäten auf (**Abb. 4**), die auf Änderungen in der Auftriebsintensität zurückzuführen sind. Im Winter (Juli bis September), wenn der Auftrieb seine höchste Intensität erreicht, ist das Untersuchungsgebiet durch Oberflächenwassertemperaturen von  $<16^{\circ}\text{C}$  bis  $18^{\circ}\text{C}$  und durch Salinitäten von 35 bis  $35.2\text{‰}$  gekennzeichnet (ZUTA & GUILLEN, 1970). Das Gebiet der gegenwärtig aktiven Auftriebszelle vor Callao weist Temperaturen von  $<16^{\circ}\text{C}$  und Salinitäten von  $35\text{‰}$  auf (**Abb. 4**). Im Sommer (Januar bis März) steigen die Oberflächenwassertemperaturen bei geringerer Auftriebsintensität auf  $20^{\circ}\text{C}$  bis  $24^{\circ}\text{C}$  an, während die Salinitäten geringfügig reduziert sind (ZUTA & GUILLEN, 1970).

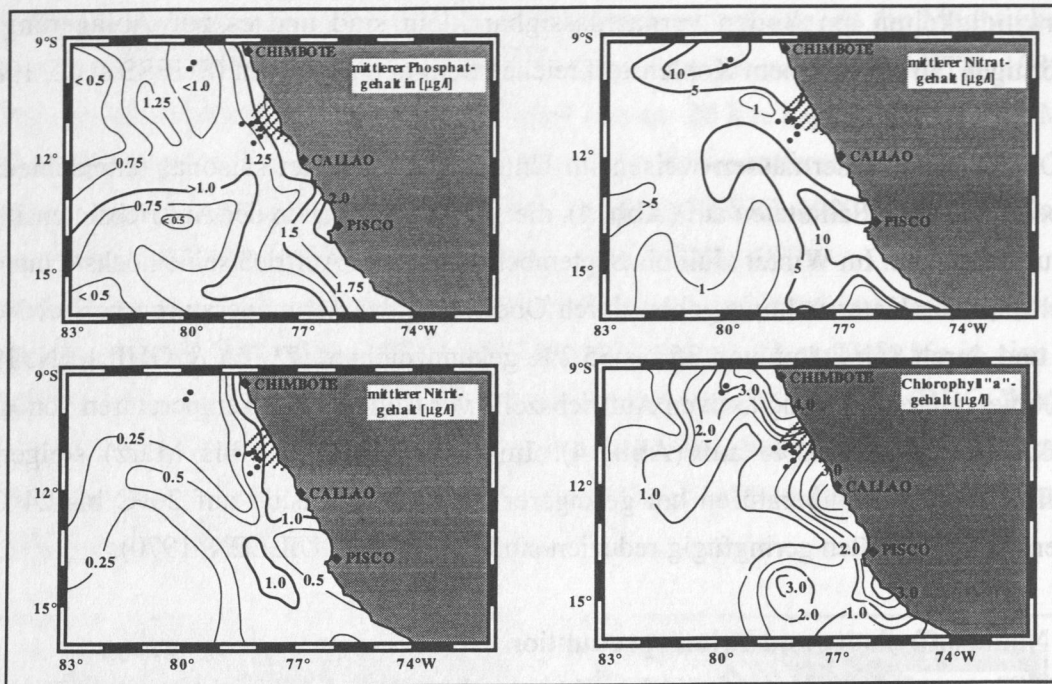
### 2.2.3 Nährstoffgehalte und Primärproduktion

Die Wassermassen vor der peruanischen Küste sind für ihren Fischreichtum, insbesondere an der phytophagen Sardine *Engraulis ringens* weltweit bekannt (WALSH, 1981). Dies ist auf hohe Nährstoffgehalte in der Wassersäule und eine enorme Primärproduktion zurückzuführen. Die Primärproduktion an der peruanischen Küste beträgt  $300$  bis  $500 \text{ g C} \times \text{m}^{-2} \times \text{Jahr}^{-1}$  (CUSHING, 1971).

Neben einigen anderen Faktoren, wie z.B. der Lichteinstrahlung, sind vor allem die in der Wassersäule gelösten Nährstoffe (Ammonium, Nitrat, Nitrit, Silikat und Phosphat) bedeutend für die Primärproduzenten. Davon stellt das Angebot an stickstoffhaltigen Nährstoffen den wichtigsten limitierenden Faktor für das Phytoplanktonwachstum dar (RYTHER & DUNSTAN, 1971). Die Silikatkonzentrationen in der Wassersäule regulieren das Wachstum der Diatomeen (DUGDALE, 1972).

In **Abb. 5** sind die Nitrat-, Phosphat- und Nitrit-Gehalte, sowie die Chlorophyll "a"-Konzentrationen im Jahresmittel nach ZUTA & GUILLEN (1970) dargestellt. Das Untersuchungsgebiet ist durch Konzentrationen an Phosphat von  $<1.0$ - $1.5 \mu\text{g/l}$ , an Nitrat von  $<5$ - $10 \mu\text{g/l}$ , an Nitrit von  $0.25$ - $1.0 \mu\text{g/l}$  und an Chlorophyll "a" von  $1.5$ - $3 \mu\text{g/l}$  gekennzeichnet. Die Nährstoffgehalte der Oberflächenwassermassen sind jedoch sehr variabel und schwanken im Zeitraum von einigen Tagen (CODISPOTI, 1981). Beispielsweise beobachteten RYTHER et al. (1971) in einem Zeitraum von 5 Tagen eine Abnahme in den Oberflächenwasserkonzentrationen an Phosphat von  $2 \mu\text{g/l}$  auf  $1 \mu\text{g/l}$ , an Nitrat von  $15 \mu\text{g/l}$  auf  $5 \mu\text{g/l}$  und an Silikat von  $15 \mu\text{g/l}$  auf nicht mehr meßbare Werte.

Weitere Angaben über die Nährstoffkonzentrationen in der Wassersäule entlang der peruanischen Küste sind bei DUGDALE et al. (1977), CODISPOTI & PACKARD (1980), BRINK et al. (1981), FRIEDERICH & CODISPOTI (1981) und CODISPOTI (1983) zu finden.



**Abb. 5:** Mittlere Nitrat-, Phosphat-, Nitrit- und Chlorophyll "a" - Gehalte des Oberflächenwassers im Untersuchungsgebiet (nach ZUTA & GUILLEN, 1970). Das Zentrum der Auftriebszelle ist durch die Schraffur angedeutet. Die Punkte kennzeichnen die Lage der untersuchten Stationen.

Ein weiterer wichtiger Faktor, der in Auftriebsgebieten die Primärproduktion beeinflusst, ist die Verweildauer der Planktonorganismen in den nährstoffreichen Wassermassen. Der Auftriebsprozeß führt zu starken, von der Küste weg gerichteten Strömungen (Ekman-Strom) und zu einer hohen Turbulenz in der Wassersäule. Nur die Diatomeen sind in der Lage, sich ausreichend schnell zu reproduzieren und somit ihr Abdriften zu kompensieren. Ohne die Diatomeen wird daher die Nahrungskette in Auftriebsgebieten stark gestört (WROBLEWSKI, 1977).

Die Phytoplankton-Konzentrationen und die Zusammensetzung der Phytoplankton-Gemeinschaften im Untersuchungsgebiet spiegeln die hohe zeitliche und räumliche Veränderlichkeit der Nährstoffgehalte in den Oberflächenwassermassen wider. Im Sediment können diese täglichen Änderungen jedoch nicht aufgelöst werden, daher sind für die vorliegenden Untersuchungen die langfristigen Änderungen in den Phytoplankton-Gemeinschaften von größerer Bedeutung.

Die Phytoplankton-Konzentrationen im Untersuchungsgebiet schwanken durchschnittlich zwischen  $1 \times 10^5$  Zellen/l im Winter und  $5 \times 10^5$  Zellen/l im Sommer (DeMENDIOLA, 1981). Das Phytoplankton besteht im küstennahen Bereich zu 95% aus Diatomeen (SUKHANOVA et al., 1978; SELNER et al., 1983), wobei große kettenbildende Diatomeen der Gattung *Chaetoceros* die Gemeinschaft dominieren (DeMENDIOLA, 1981). Während



der Diatomeenblüten können Diatomeen-Konzentrationen von  $4 \times 10^6$  Zellen/l nachgewiesen werden (DeMENDIOLA, 1981).

Dinoflagellaten sind neben den Diatomeen die zweithäufigste Phytoplanktongruppe. Die Dinoflagellaten-Konzentrationen im Untersuchungsgebiet betragen im Mittel  $1 \times 10^3$  Zellen/l (OCHOA & GOMEZ, 1987). Die wichtigsten Dinoflagellaten-Arten sind *Gymnodinium sanguineum*, *Ceratium furca* und zahlreiche Arten der Gattung *Protoperdinium* (BLASCO, 1971; DeMENDIOLA, 1981; OCHOA & GOMEZ, 1987). Im Sommer und Herbst, wenn durch eine nachlassende Stärke der SE-Passate die Auftriebsintensität abnimmt, treten Dinoflagellaten entlang der peruanischen Küste deutlich häufiger auf (DeMENDIOLA, 1981) (vergl. **Kap. 2.3.1**).

Seewärts, außerhalb des Zentrums des küstennahen Auftriebs, wird die Phytoplankton-Gemeinschaft zum größten Teil von Dinoflagellaten, kleineren Diatomeen und Coccolithophoriden gebildet (SELLNER et al., 1983).

Bei der Betrachtung von Phytoplankton-Gemeinschaften in Auftriebsgebieten muß berücksichtigt werden, daß die Planktonorganismen und deren fossil erhaltungsfähige Skelette und Hüllen einem starken horizontalen und vertikalen Transport unterliegen (BARBER & SMITH, 1981). Kleine und langsam absinkende Organismen werden mit dem Ekman-Strom in weiter von der Küste entfernte Gebiete transportiert (MALONE, 1975). Größere und schnell sinkende Organismen, oder Organismen, die in der Lage sind, sich vertikal in der Wassersäule zu bewegen, werden mit den aufgetriebenen Wassermassen immer wieder an die Oberfläche zurücktransportiert (BARBER & SMITH, 1981). So ist z.B. der Dinoflagellat *G. sanguineum* in der Lage, vertikal in den Peru-Unterstrom zu wandern und damit sein äquatorwärtiges Abdriften zu verhindern (HUNTSMANN et al., 1981).

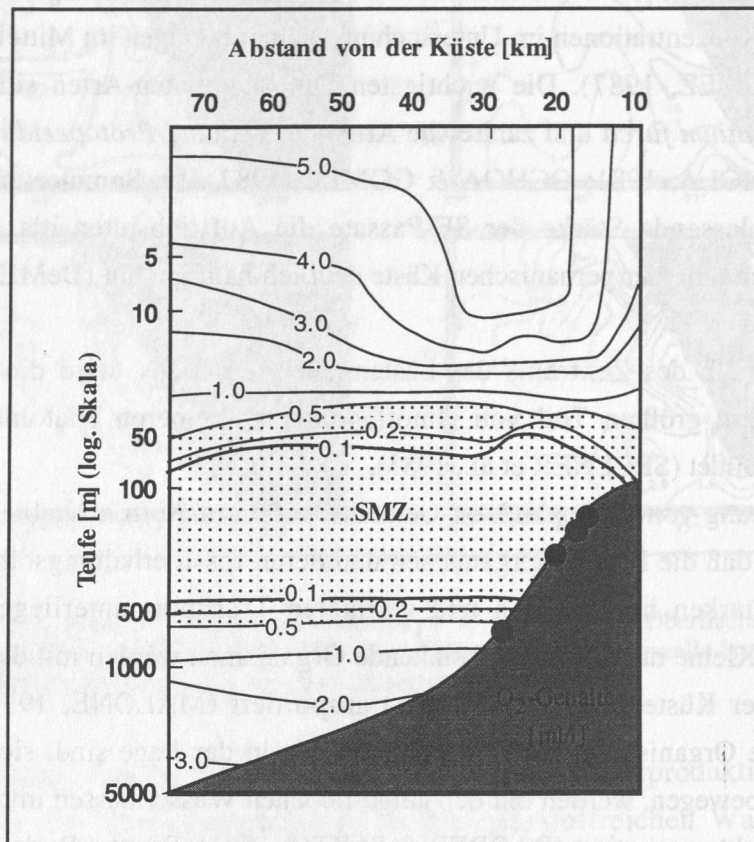
#### 2.2.4 Sauerstoff-Minimum-Zone

Aufgrund des ganzjährigen Auftriebs und der damit verbundenen hohen Produktion an organischem Kohlenstoff und dessen Umsetzung in der Wassersäule entsteht auf dem peruanischen Schelf eine Sauerstoff-Minimum-Zone (SMZ) (**Abb. 6**) (BROCKMANN et al., 1980). Sie ist als Bereich mit  $<0.5$  ml/l  $O_2$  im Bodenwasser definiert (ROSENBERG et al., 1983, MULLINS et al., 1985). Nach WOOSTER & GILMARTIN (1961), BROCKMANN et al. (1980), BURNETT et al. (1980) und ARNTZ (1986) variieren die Sauerstoffgehalte der SMZ im Untersuchungsgebiet in dem Wassertiefenbereich von 50 bis 300 m zwischen 0.5 und 0.1 ml/l.

Die SMZ ist entlang der peruanischen Küste durch einen steilen N-S-Gradienten in den Sauerstoffgehalten gekennzeichnet, der in Stromrichtung des Peru-Unterstroms die zunehmende  $O_2$ -Zehrung abbildet. Dabei kann es sogar in der Wassersäule kurzfristig zur voll-



ständigen Denitrifikation und über die Sulfatreduktion zur Bildung von freiem Schwefelwasserstoff kommen (DUGDALE et al., 1977).



**Abb. 6:** Schematisierte Tiefen-Struktur der Sauerstoff-Minimum-Zone (aus EMEIS et al., 1991). Die Punkte kennzeichnen die Position der untersuchten Sedimentkerne.

Die Sauerstoffgehalte und die Topographie der SMZ sind für die Sedimentation vor der peruanischen Küste von großer Bedeutung, da in den anoxischen Wassermassen so gut wie kein Benthos lebt (SOUTAR et al., 1982). Deshalb sind die quartären Sedimente kaum durch Bioturbation vermischt und weisen eine ausgeprägte Lamination auf.

### 2.2.5 El Niño-Ereignisse

Als El Niño-Ereignis wird das jahreszeitlich zu frühe Auftreten anormal warmer Wassermassen entlang der Küste Ecuadors und Perus (bis 12°S) bezeichnet (QUINN et al., 1987). El Niño-Ereignisse dauern zwischen 6 und 18 Monate und treten durchschnittlich alle 4 Jahre auf, wobei die Intervalle zwischen den Ereignissen zwischen 2 und 10 Jahren schwanken können (CANE, 1983; BARBER & CHAVEZ, 1983). El Niño-Ereignisse stehen in Zusammenhang mit Schwankungen in der Southern Oscillation, die das Wettersystem im

pazifischen Raum beeinflusst (KERR, 1983; RASMUSSEN & WALLACE, 1983; KÄSE, 1985).

Während eines El Niño-Ereignisses dringen wärmere, nährstoffärmere äquatoriale Wassermassen in das Untersuchungsgebiet ein. Dies hat ein Absinken der Thermokline und Nutrikline zur Folge (LEETMA et al., 1987). Die küstennahen Temperaturanomalien können dabei bis zu +12°C betragen (QUINN et al., 1987). Außerdem wird eine Erhöhung der Geschwindigkeit der Bodenströmung, die im Bereich der Schlicklinse normalerweise bei <1 cm/sec liegt, auf >36 cm/sec beobachtet (SMITH, 1983). Die Sauerstoffgehalte in der Wassersäule steigen auf 2 ml/l bis 5 ml/l bis in Wassertiefen von 300 m an (SALZWEDEL et al., 1987) und erreichen sogar für Makrobenthos ausreichende Werte (TARAZONA et al., 1988).

Die flächenhafte Ausdehnung der Auftriebszellen nimmt auf 10% ihrer normalen Größe ab (BARBER & KOGELSCHATZ, 1990), und es kommt zu gravierenden Änderungen in den Phytoplankton-Gemeinschaften (BARBER & CHAVEZ, 1983). Die Konzentrationen der Diatomeen nehmen drastisch ab und die Häufigkeiten von Dinoflagellaten und Coccolithophoriden deutlich zu. Dies ist auf eine Änderung in der Hydrographie und in den Nährstoffkonzentrationen der Wassermassen und nicht auf eine Abschwächung der Auftriebsintensität, die im Gegenteil noch zunehmen kann, zurückzuführen (ENFIELD, 1981). In El Niño-Jahren werden entlang der Küste häufig "red tides" ("aguajes") beobachtet, die durch Blüten des Dinoflagellaten *Gymnodinium sanguineum* oder des Ciliaten *Mesodinium rubrum* hervorgerufen werden (DUGDALE et al., 1977; BARBER & CHAVEZ, 1983; OCHOA & GOMEZ, 1987).

An der peruanischen Küste kommt es während eines El Niño-Ereignisses zu starken Regenfällen, die ein Aufblühen der dortigen Pflanzenwelt zur Folge haben (DILLON & RUNDEL, 1990). Daher ist in diesen Zeiten ein stärkerer Eintrag von terrestrischem Material in das Untersuchungsgebiet zu erwarten.

## 2.3. Dinoflagellaten und ihre Zysten

### 2.3.1 Die Ökologie der Dinoflagellaten

Dinoflagellaten sind einzellige, eukaryotische, biflagellate Organismen. Einige Dinoflagellaten-Arten (z.B. *Gymnodinium catenatum*) leben miteinander verbunden in Kolonien. Dinoflagellaten kommen in allen aquatischen Ökosystemen vor, der größte Teil (ca. 90%) besteht aus marinen planktischen oder benthischen Formen (TAYLOR & POLLINGHER, 1987).

Dinoflagellaten haben sehr unterschiedliche Ernährungsstrategien entwickelt; es gibt autotrophe, heterotrophe und mixotrophe Formen. Sie gehören daher sowohl zum Phyto- als auch

zum Zooplankton. Die photoautotrophen Dinoflagellaten sind neben den Diatomeen die wichtigsten marinen Primärproduzenten (TAYLOR & POLLINGHER, 1987).

Die Intensität, Dauer und Wellenlänge der Lichteinstrahlung, die von der Jahreszeit und der geographischen Breite abhängig sind, regulieren das Vorkommen autotropher Dinoflagellaten. Viele autotrophe Dinoflagellaten-Arten sind an geringe Lichtintensitäten (1-10% des Oberflächenlichts) angepasst und gehören zur sogenannten Schattenflora (SOURNIA, 1982). Heterotrophe Dinoflagellaten sind nicht von der Lichteinstrahlung abhängig und können deshalb in größeren Wassertiefen leben (TAYLOR & POLLINGHER, 1987).

Das Nährstoffangebot (Stickstoff, Phosphor, Schwefel und Spurenelemente wie Eisen und Kupfer) der Oberflächenwassermassen bestimmt das Wachstum und die Vermehrung der autotrophen Organismen. Dinoflagellaten sind im Gegensatz zu den Diatomeen, ihren wichtigsten Konkurrenten um das Licht und das Nährstoffangebot, nicht von den Silikatkonzentrationen in der Wassersäule abhängig.

Heterotrophe Dinoflagellaten ernähren sich ausschließlich von anderen Organismen oder durch die Aufnahme von in der Wassersäule gelöster organischer Substanz (SCHNEPF & ELBRÄCHTER, 1992). Ihre Verbreitung wird daher nur indirekt über die Nahrungskette vom Nährstoffgehalt der Wassermassen reguliert. Die bevorzugte Nahrung vieler heterotropher Arten, insbesondere der Gattung *Protoperdinium*, sind Diatomeen, vor allem Diatomeen der Gattung *Chaetoceros* (JACOBSON & ANDERSON, 1986). Heterotrophe Dinoflagellaten müssen daher nicht wie die autotrophen Dinoflagellaten mit den Diatomeen konkurrieren, sondern sind im Gegensatz dazu von ihnen als Nahrungsquelle abhängig.

Die Temperatur der Oberflächenwassermassen beeinflusst die Verbreitung sowohl der autotrophen als auch der heterotrophen Dinoflagellaten. Ihre größten Häufigkeiten und die höchste Diversität erreichen Dinoflagellaten in tropischen Wassermassen, sie werden aber auch in polaren Wassermassen oder in Extrembiotopen wie Meereis und Schnee beobachtet (DODGE, 1985; TAYLOR & POLLINGHER, 1987). In den gemäßigten Breiten erreichen sie ihr Häufigkeitsmaximum während der wärmeren Monate (TAYLOR & POLLINGHER, 1987).

Zusätzlich zu den genannten ökologischen Parametern sind andere Faktoren, wie die Hydrodynamik und Salinität der Wassermassen, die Wassertiefe, die Gezeitenwirkung und der terrigene Eintrag für einzelne Dinoflagellaten-Arten lokal von Bedeutung.



In Auftriebsgebieten sind die Konkurrenz mit den Diatomeen und die Hydrodynamik der Oberflächenwassermassen die wichtigsten Faktoren, die das Vorkommen von autotrophen Dinoflagellaten regulieren (BARBER & SMITH, 1981; HUNTSMAN et al., 1981; CHAN, 1978). Die Diatomeen verdrängen die autotrophen Dinoflagellaten aus den nährstoffreichen Oberflächenwassermassen, da sie sich mit 2 bis 3 Zellteilungen am Tag wesentlich schneller vermehren als Dinoflagellaten, die nur eine Teilung pro Tag durchführen (TAYLOR & POLLINGHER, 1987). Außerdem können Dinoflagellaten sich bei hoher Auftriebsintensität und daher starker wind-induzierter Turbulenz, nicht in ihrer optimalen Wassertiefe halten. Diatomeen werden dagegen durch die vertikale Durchmischung immer wieder an die Oberfläche zurücktransportiert. Deshalb sind Dinoflagellaten häufiger in den oligotrophen Wassermassen außerhalb der Hochproduktionszone zu beobachten (DODSON & THOMAS, 1977; SCHNACK & ELBRÄCHTER, 1981).

Bei geringerer Auftriebsintensität und stärkerer Schichtung der Wassermassen sind Dinoflagellaten den Diatomeen überlegen, da sie in der Lage sind, vertikale Wanderungen zwischen der photischen Zone und den tieferen, nährstoffreichen Wassermassen zu vollziehen (HUNTSMANN, et al., 1981; TAYLOR & POLLINGHER, 1987). Deshalb kommen die autotrophen Dinoflagellaten im peruanischen Auftriebsgebiet häufiger bei geringerer Auftriebsintensität und in den wärmeren, durch stärkeren Süßwassereintrag stabil geschichteten Wassermassen der Sommermonate vor (HUNTSMAN et al., 1981).

Die heterotrophen Dinoflagellaten profitieren im Gegensatz zu den autotrophen Arten von hohen Diatomeen-Konzentrationen als Nahrungsquelle. Folglich kommen heterotrophe Arten in Gebieten mit einer großen Diatomeen-Population, wie beispielsweise in Auftriebsgebieten, häufiger vor als autotrophe Dinoflagellaten (DeMENDIOLA, 1981; CHAVEZ et al., 1990).

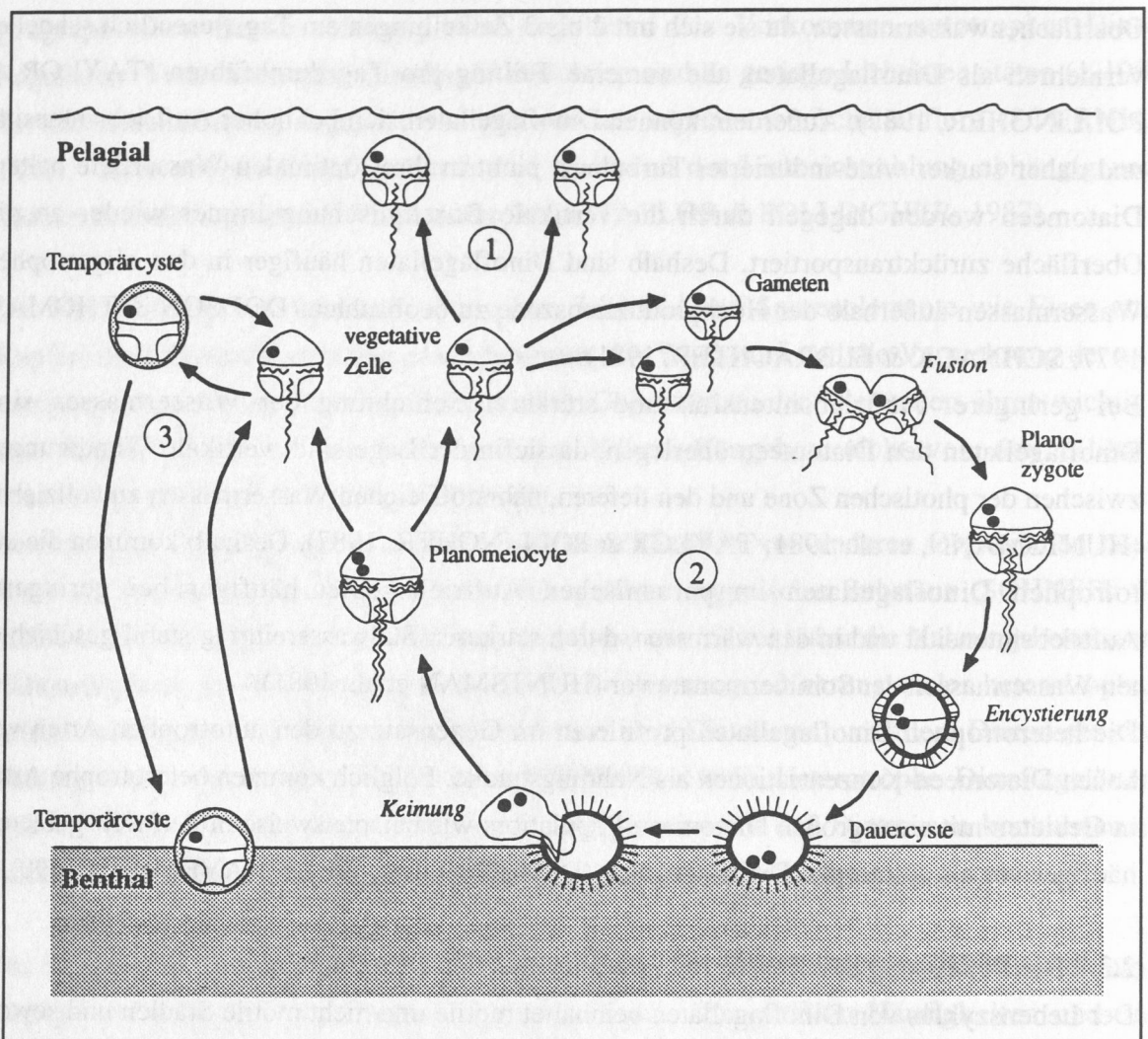
### **2.3.2 Die Bedeutung der Zysten im Lebenszyklus der Dinoflagellaten**

Der Lebenszyklus von Dinoflagellaten beinhaltet motile und nicht motile Stadien und sowohl eine asexuelle wie sexuelle Fortpflanzung (**Abb. 7**).

Im motilen Stadium tragen die Dinoflagellaten zwei Geißeln, die es ihnen ermöglichen, aktiv zu schwimmen und somit ihre Position in der Wassersäule zu optimieren. Es treten sowohl nackte als auch mit Zelluloseplatten besetzte Formen (Theken) auf. Sie sind fossil nicht erhaltungsfähig. In diesem Stadium ihres Lebenszyklus vermehren sich Dinoflagellaten durch vegetative Zellteilung. Um ungünstige Umweltbedingungen zu überstehen, werden zeitweise temporäre Zysten gebildet (DALE, 1986).

Der Bildung von Dinoflagellatenzysten geht die sexuelle Fortpflanzung voraus. Jeweils zwei Gameten verschmelzen zu einer Planozygote, die bis zu 20 Tage in der Wassersäule verbleiben kann (DALE, 1983). In dieser Phase wird die Dinoflagellatenzyste gebildet, die dann durch den Zerfall der Theka freigesetzt wird. Diese Zyste besteht entweder aus Sporopollenin

oder aus Kalzit (DALE, 1986, NEHRING, 1994). Die Zystenbildung findet zu verschiedenen Jahreszeiten statt, meistens jedoch nach Dinoflagellatenblüten oder nach einem Zeitraum exponentiellen Wachstums der Theken (WALL & DALE, 1968).



**Abb. 7:** Schematische Darstellung des Lebenszyklus von Dinoflagellaten.

(1) Ungeschlechtliche Vermehrung der vegetativen Zelle, (2) Geschlechtliche Fortpflanzung mit Bildung einer Dauerzyste, (3) Abkapselung der vegetativen Zelle in eine temporäre Zyste (aus NEHRING, 1994).

Dinozysten haben wichtige Funktionen im Generationswechsel der Dinoflagellaten. Sie schützen die Zelle vor ungünstigen Umweltbedingungen, beispielsweise dienen sie in den höheren Breiten als Überwinterungsstadium (DALE, 1983). Eine Zelle kann innerhalb der Zyste mehrere Jahre überleben (DALE, 1983). Durch lateralen Transport in der Wassersäule und am Meeresboden können sie verdriftet werden und so neue Lebensräume besiedeln (DALE, 1983, 1986).



### 2.3.4 Biostratonomie von Dinoflagellatenzysten

Die Verbreitung von Dinozysten im Sediment ist in erster Linie von den ökologischen Ansprüchen ihrer jeweiligen Theken abhängig. Da aber nur ein geringer Prozentsatz der Dinoflagellaten Zysten bildet, bestehen zwischen der Dinoflagellaten-Biozönose in den Oberflächenwassermassen und der Dinozysten-Taphozönose im Sediment große Unterschiede. Diese müssen berücksichtigt werden, wenn Dinozysten als Indikatoren für die Hydrographie und die Nährstoffgehalte bestimmter Wassermassen herangezogen werden sollen.

Von etwa 2000 rezenten Dinoflagellaten ist nur bei ca. 77 marinen und ca. 29 Süßwasserarten eine Zystenbildung nachgewiesen (NEHRING, 1994). Bekannt sind bisher ungefähr 170 verschiedene Dinozysten-Arten und Morphotypen, die zum größten Teil von nur zwei Gattungen, *Gonyaulax* und *Protoperidinium*, gebildet werden. Davon bilden einige Dinoflagellaten, wie zum Beispiel *Gonyaulax spinifera*, unterschiedliche Zystenmorphotypen aus (WALL & DALE, 1968). Das Theken-Zysten-Verhältnis kann ebenfalls zwischen verschiedenen Dinoflagellaten-Arten stark schwanken (DALE, 1976).

Dinozysten verhalten sich in der Wassersäule wie Feinsilt- oder Tonpartikel und werden deshalb in feinkörnigen Sedimenten angereichert (DALE, 1976; ROGERS & BREMNER, 1991). In sandigen Sedimenten werden sie entsprechend seltener beobachtet (ROSSIGNOL, 1961, 1969).

Da nur ein Teil der Dinoflagellaten-Arten Zysten bildet, sind die Häufigkeiten von Dinozysten im Sediment keine Indikatoren für die Konzentrationen von Dinoflagellaten im Plankton (WALL et al., 1977; EVITT, 1985). Die Dinozysten-Häufigkeiten im Sediment spiegeln vielmehr die Produktion von Zysten in den Oberflächenwassermassen und somit indirekt die Konzentration von zystenbildenden Dinoflagellaten wider. Der größte Teil der im peruanischen Auftriebsgebiet beobachteten, zystenbildenden Dinoflagellaten, sind heterotrophe Arten (BLASCO, 1971; DeMENDIOLA, 1981). Diese sind in ihrer Verbreitung von den Diatomeen-Konzentrationen in den Oberflächenwassermassen als Nahrungsquelle abhängig. Die Häufigkeiten von heterotrophen Dinozysten im Sediment spiegeln somit indirekt die Häufigkeiten der wichtigsten Primärproduzenten im Untersuchungsgebiet wider. Daher kann man annehmen, daß die absoluten Dinozysten-Häufigkeiten in Auftriebsgebieten ein vielversprechender qualitativer Indikator für die Nährstoffgehalte und die Primärproduktion der Oberflächenwassermassen sind.

Die Zusammensetzung der Dinozysten-Gemeinschaften im Sediment kann als ein weiterer Indikator für die Eigenschaften bestimmter Oberflächenwassermassen und für deren

Nährstoffgehalte herangezogen werden (WALL et al., 1977). Einige Dinozysten-Arten sind kosmopolitisch verbreitet, während andere nur unter ganz bestimmten ökologischen Bedingungen vorkommen und sich daher als Indikatoren für bestimmte Wassermassen eignen. Veränderungen in den Dinozysten-Gemeinschaften werden einerseits in Abhängigkeit von der Entfernung zum Festland beobachtet. Es können ästuarine, ästuarin-neritische, neritische und ozeanische Gemeinschaften unterschieden werden. Andererseits werden Änderungen in den Gemeinschaften durch unterschiedliche Wassertemperaturen und damit in Abhängigkeit von der geographischen Breite hervorgerufen (WALL et al., 1977). In Hochproduktionsgebieten kann das Verhältnis von heterotrophen zu autotrophen Arten im Sediment als ein Indikator für die Nährstoffgehalte und die Primärproduktion der Wassermassen herangezogen werden (DALE & FJELLSÅ, 1994; MARRET (1994a).

### 3. Material und Methoden

#### 3.1 Untersuchungsmaterial

Die untersuchten Oberflächensedimente und Sedimentkerne wurden im Frühjahr 1992 auf der SONNE 78-Ausfahrt gewonnen. Das primäre Ziel bei der Auswahl der Kernstationen war, das durch die WECOMA 7706-Ausfahrt und das ODP Leg 112 bereits vorhandene Probenetz aus dem peruanischen Auftriebsgebiet bei 11° S zu verdichten.

Es wurde Sedimentmaterial aus Großkastengreifern und Multicorern sowie aus langen Sedimentkernen (Kasten- und Schwerelote) bearbeitet.

##### 3.1.1 Oberflächenproben

Alle zur Verfügung stehenden Oberflächenproben aus dem Auftriebsgebiet vor Callao und dem oberen Kontinentalhang vor Chimbote wurden im Rahmen dieser Arbeit untersucht. Die Stations- und Kerndaten der Oberflächenproben sind in **Tab. 1** zusammengefaßt.

Die Entnahme der Oberflächenproben erfolgte direkt an Bord. Die Beprobung der Großkastengreifer-Oberflächen erfolgte mittels eines 10 x 10 cm großen Aluminiumrahmens, aus dem ca. 1 cm tief Sediment entnommen wurde.

**Tab.1:** Bearbeitete Oberflächenproben und deren Stationen (MUC = Multicorer, GKG = Großkastengreifer).

Kern-Nummer	Gerät	Geographische Position Breite / Länge	Wassertiefe
173-3	MUC	11° 05.71'S / 77° 59.85'W	205 m
158-1	GKG	10° 55.23'S / 78° 06.26'W	235 m
162-3	GKG	11° 19.71'S / 78° 01.41'W	281 m
159-4	GKG	10° 58.77'S / 78° 13.75'W	372 m
161-1	GKG	11° 28.17'S / 78° 09.54'W	511 m
160-4	GKG	11° 04.03'S / 78° 25.56'W	804 m
167-1	GKG	9° 25.59'S / 79° 47.08'W	1291 m
165-1	GKG	9° 35.97'S / 79° 54.01'W	1767 m

Auf der SONNE 78-Ausfahrt wurden keine Proben aus dem direkten Zentrum der Auftriebszelle entnommen (vergl. **Abb. 4, 5, 12**). Die Proben 162, 158 und 173 befinden sich am äußersten Rand des Auftriebszentrums. Sie sind aus der Schlicklinse (**Kap. 2.1**) entnommen worden, in der das Produktivitätssignal der Oberflächenwassermassen besser erhalten ist als auf dem flachen Schelf. Daher wird im Rahmen dieser Arbeit dieses Gebiet als das

Zentrum der Auftriebszelle betrachtet. Es ist durch eine Primärproduktion von  $>0.7 \text{ gC} \times \text{m}^{-2} \times \text{Tag}^{-1}$  (**Abb. 12**) und durch Winter-Oberflächenwassertemperaturen von  $<16^\circ\text{C}$  und Sommertemperaturen von  $\leq 20^\circ\text{C}$  definiert (**Abb. 4**). Die Oberflächenproben decken somit den Gradienten in den Nährstoffkonzentrationen vom Zentrum (Proben 158, 162, 173) über den Randbereich (Proben 159, 160, 161) bis außerhalb der Auftriebszelle (Proben 165, 167) ab.

### 3.1.2 Sedimentkerne

Es wurde ein E-W-Profil durch die gegenwärtig aktive Auftriebszelle vor Callao bearbeitet. Die Stations- und Kerndaten der untersuchten Sedimentkerne sind in der **Tab. 2** aufgeführt. Die Sedimentkerne wurden entweder direkt an Bord oder später im Labor aus Archivkästen mit 10 ml Spritzen beprobt. Die Großkastengreifer- bzw. Multicorerproben wurden im Abstand von 3-5 cm entnommen, die längeren Sedimentkerne wurden im Abstand von 5-10 cm beprobt. Ein detailliertes Beprobungsschema ist dem Fahrtbericht der SONNE 78-Expedition (SUESS, 1992) zu entnehmen.

**Tab. 2:** Bearbeitete Sedimentkerne und deren Stationen (MUC = Multicorer, GKG = Großkastengreifer, KAL = Kastenlot, SL = Schwerelot).

Kern-Nummer	Gerät	Geographische Position Breite / Länge	Wassertiefe	Kerngewinn
173-3	MUC	11° 05.71'S / 77° 59.85'W	205 m	53 cm
173-4	KAL	11° 05.64'S / 78° 00.81'W	204 m	514 cm
158-1	GKG	10° 55.23'S / 78° 06.26'W	235 m	57 cm
158-3	KAL	10° 55.33'S / 78° 06.23'W	237 m	450 cm
159-1	GKG	10° 58.61'S / 78° 13.92'W	375 m	22 cm
159-3	SL	10° 58.79'S / 78° 13.80'W	373 m	163 cm
159-4	GKG	10° 58.77'S / 78° 13.75'W	372 m	50 cm
175-1	KAL	11° 03.12'S / 78° 23.91'W	695 m	299 cm

An dem bearbeiteten Kernmaterial wurden von Frau A. Schiebel und Frau B. Domeyer paläontologische, sedimentologische und isotope-geochemische Untersuchungen durchgeführt. Diese bisher unveröffentlichten Daten wurden freundlicherweise für diese Arbeit zur Verfügung gestellt.

Außerdem steht für den Sedimentkern 173 eine Oberflächenwassertemperaturkurve zur Verfügung (MÜLLER, unveröff. Daten). Sie wurde nach der Methode von PRAHL et al. (1988) aus dem  $\text{Uk}_{37}$ -Index von Alkenonen ermittelt. Nach PRAHL & WAKEHAM (1987) und PRAHL et al. (1988) steigt der  $\text{Uk}_{37}$ -Index im Temperaturbereich zwischen  $10^\circ\text{C}$  und

28°C linear mit der Wassertemperatur an und kann daher zur Rekonstruktion der Paläotemperaturen des Oberflächenwassers verwendet werden.

Da Kastenlote (KAL) und Schwerelote (SL) aus technischen Gründen keine ungestörte Sedimentoberfläche enthalten, wird zusätzlich an derselben Station ein Großkastengreifer (GKG) oder Multicorer (MUC) entnommen, der eine ungestörte Meeresbodenoberfläche liefert. Die Korrelation der KAL/SL-Kerne mit den MUC/GKG-Kernen erfolgte anhand der makroskopischen Kernbeschreibungen, sowie der Verteilung der sedimentologischen Parameter ( $C_{org}$  und  $CaCO_3$ ) und der Häufigkeitskurven der Palynomorphen.

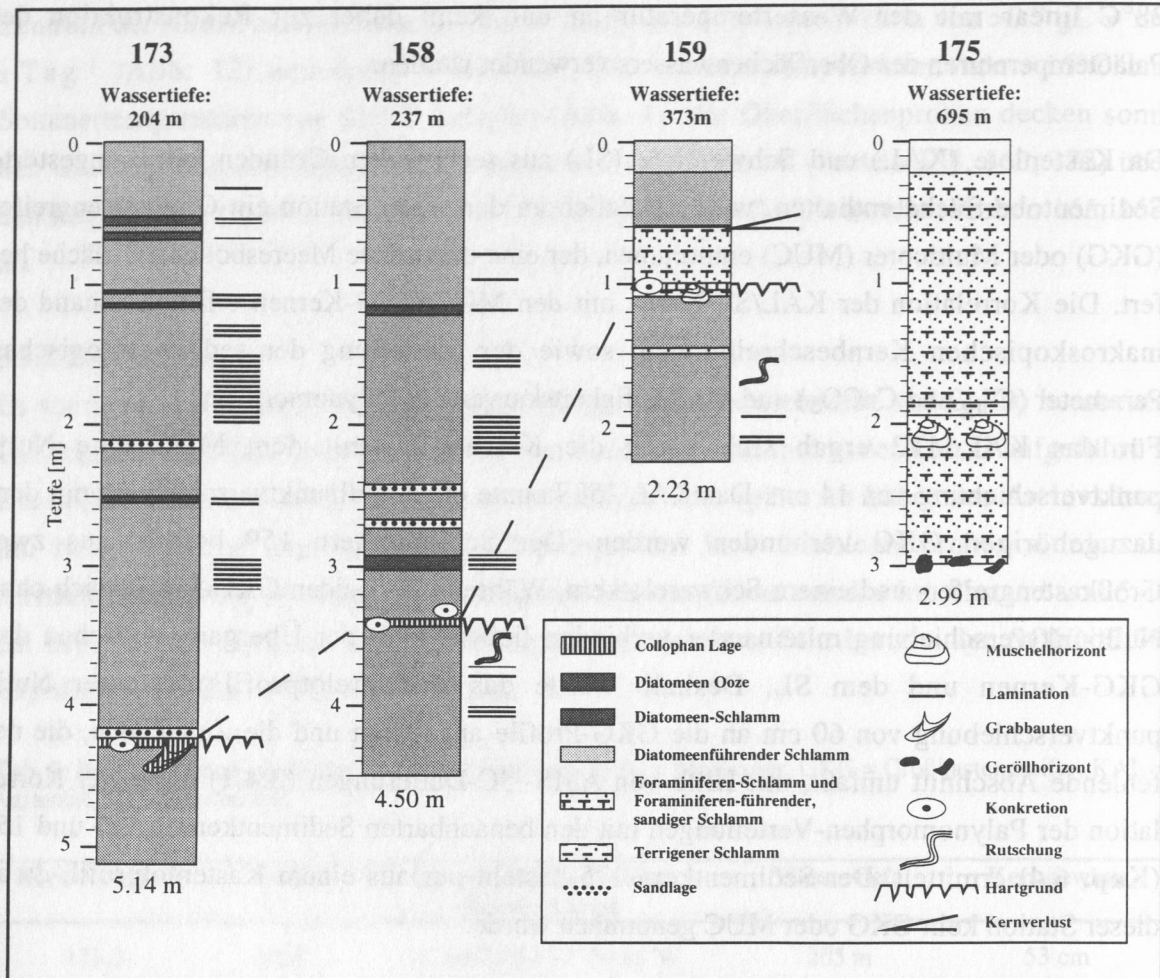
Für das KAL 173 ergab sich durch die Korrelation mit dem MUC eine Nullpunktverschiebung von 14 cm. Das KAL 158 konnte ohne Nullpunktverschiebung mit dem dazugehörigen GKG verbunden werden. Der Sedimentkern 159 besteht aus zwei Großkastengreifer- und einem Schwerelotkern. Während die beiden GKG-Profile sich ohne Nullpunktverschiebung miteinander verbinden ließen, fehlt der Übergang zwischen den GKG-Kernen und dem SL. Deshalb wurde das Schwerelotprofil mit einer Nullpunktverschiebung von 60 cm an die GKG-Profile angehängt und die Zeitspanne, die der fehlende Abschnitt umfaßt, mit Hilfe von AMS- $^{14}C$ -Datierungen (3.4.1) und einer Korrelation der Palynomorphen-Verteilungen mit den benachbarten Sedimentkernen 173 und 158 (Kap. 6.4) ermittelt. Der Sedimentkern 175 besteht nur aus einem Kastenlotprofil, da an dieser Station kein GKG oder MUC genommen wurde.

### 3.1.3 Lithologien der Sedimentkerne

Die bearbeiteten Sedimentkerne stammen aus einer Wassertiefe von 200-800 m und zeigen eine deutliche Beziehung zur Hochproduktionszone. Die Hauptlithologien der Sedimentkerne sind in **Abb. 8** dargestellt.

Die Sedimentkerne 173 und 158 aus dem Zentrum der Auftriebszelle bestehen zum größten Teil aus Diatomeen-reichen bzw. -führenden Schlämmen. Die Auswertung der Radiographie-Präparate ergab, daß beide Sedimentkerne sehr inhomogen aufgebaut sind. In geringem Abstand wechseln laminierte Horizonte mit homogenen Abschnitten, die teilweise bioturbiert sind. Dazwischen eingeschaltet sind zahlreiche Sandlagen, Mikroturbidite und synsedimentäre Rutschungen.

Der Sedimentkern 159 aus dem Randbereich der Auftriebszelle wird im oberen und im unteren Abschnitt aus Diatomeen-führenden Schlämmen gebildet. Der mittlere Teil besteht aus einem sandigen Foraminiferen-führenden Schlamm (**Abb. 8**). Der Sedimentkern ist ebenfalls sehr inhomogen aufgebaut und weist Sandlagen, Mikroturbidite und synsedimentäre Rutschungen auf. Laminierte Abschnitte wurden nicht beobachtet.



**Abb. 8:** Schematische Übersicht über die Lithologien der untersuchten Sedimentkerne (verändert nach SUESS, 1992)

In allen drei Sedimentkernen wurde ein Hiatus nachgewiesen, der durch einen Hartgrund gekennzeichnet ist. Dieser Hartgrund ist als Collophan-reiche Lage mit teilweise verfestigten Knollen von Phosphaten, deren Oberflächen deutliche Bioturbationsspuren aufweisen, ausgebildet (SUESS, 1992). Der Sedimentkern 159 weist einen zweiten Hiatus in 63 cm Teufe auf, der auf einen Kernverlust zurückzuführen ist (Abb. 8).

Der außerhalb der Auftriebszelle gelegene Sedimentkern 175 besteht aus sandigem Foraminiferen-reichen oder -führenden Schlämmen (Abb. 8). Er ist wesentlich homogener aufgebaut als die oben genannten Sedimentkerne. In 202 cm Teufe ist ein charakteristischer Muschelhorizont und an der Basis ein Geröllhorizont mit Geröllkomponenten von bis zu 10 cm ausgebildet (SUESS, 1992).



### 3.2 Chemische Aufbereitung der Proben

Das organische Material der Sedimente des Auftriebsgebietes besteht zu >90% aus amorphem Kerogen (POWELL et al., 1990), so daß die identifizierbaren biogenen Partikel nahezu vollständig überdeckt sind und eine definitive Zuordnung der organisch-wandigen Mikrofossilien in vielen Fällen unmöglich ist. Daher wurde das übliche palynologische Standardverfahren, wie von DOHER (1980) und PHIPPS & PLAYFORD (1984) beschrieben, zur Aufbereitung der Proben stark abgewandelt. Es wurde ein spezifischer Aufbereitungsweg entwickelt, bei dem der amorphe Anteil des Kerogens nahezu vollständig gelöst wird, ohne daß die organischen Mikrofossilien selektiv zerstört werden.

Die Sedimentprobe wird gefriergetrocknet, anschließend gewogen und aufbereitet (**Abb. 9**). Der gewogenen Probe (1-5 g) werden je nach Sedimenttyp 3-10 Tabletten von *Lycopodium clavatum* Batch-Nr. 307862 mit bekanntem Sporengelalt zugesetzt. Das Material wird dann ca. 24 h durch Zugabe von Tensiden (Capasal<sup>®</sup>) dispergiert, anschließend homogenisiert und mit heißem Wasser durch 6 µm Polyester gaze gesiebt. Danach werden bei karbonatreichen Sedimenten die Karbonate mit 10%iger HCl gelöst. Bei Sedimenten, die wenig oder kein Karbonat enthalten, entfällt dieser Arbeitsschritt.

Die organischen Bestandteile des Sediments werden dann durch Zugabe von 100%iger HNO<sub>3</sub> nitriert (ca. 30 sec.), danach das amorphe Kerogen mit heißer 10%iger KOH verseift (ca. 10 min.) und die silikatischen Partikel durch 40%ige HF gelöst. Nach jedem dieser chemischen Trennungsgänge wird die Probe durch 6 µm-Gaze mit entmineralisiertem Wasser naßgesiebt. Nach der chemischen Behandlung des Materials wird ein Teil des homogenisierten Materials in Glyceringelatine eingebettet. Der Rückstand der Probe wird aufbewahrt.

Bei der Aufbereitung wurden ausschließlich kalte Säuren verwendet, um eine selektive Zerstörung der dünnwandigen protoperidinioiden Zysten zu vermeiden (DALE, 1976). Um sicherzustellen, daß nicht einige Palynomorphen durch die Behandlung mit 100%iger HNO<sub>3</sub> gelöst werden, wurden unbehandelte Vergleichsproben ausgewertet.

Um systematische Fehler bei dieser aufwendigen Aufbereitungsmethode zu minimieren, wurden alle Proben von derselben Person präpariert. Kleinere Verluste von Probenmaterial durch das häufige Sieben sind bei homogenen Mischungen der Probe mit den *Lycopodium*-Sporen unproblematisch, da davon ausgegangen werden kann, daß die Palynomorphen und die Referenzsporen im gleichen Verhältnis verloren gehen.

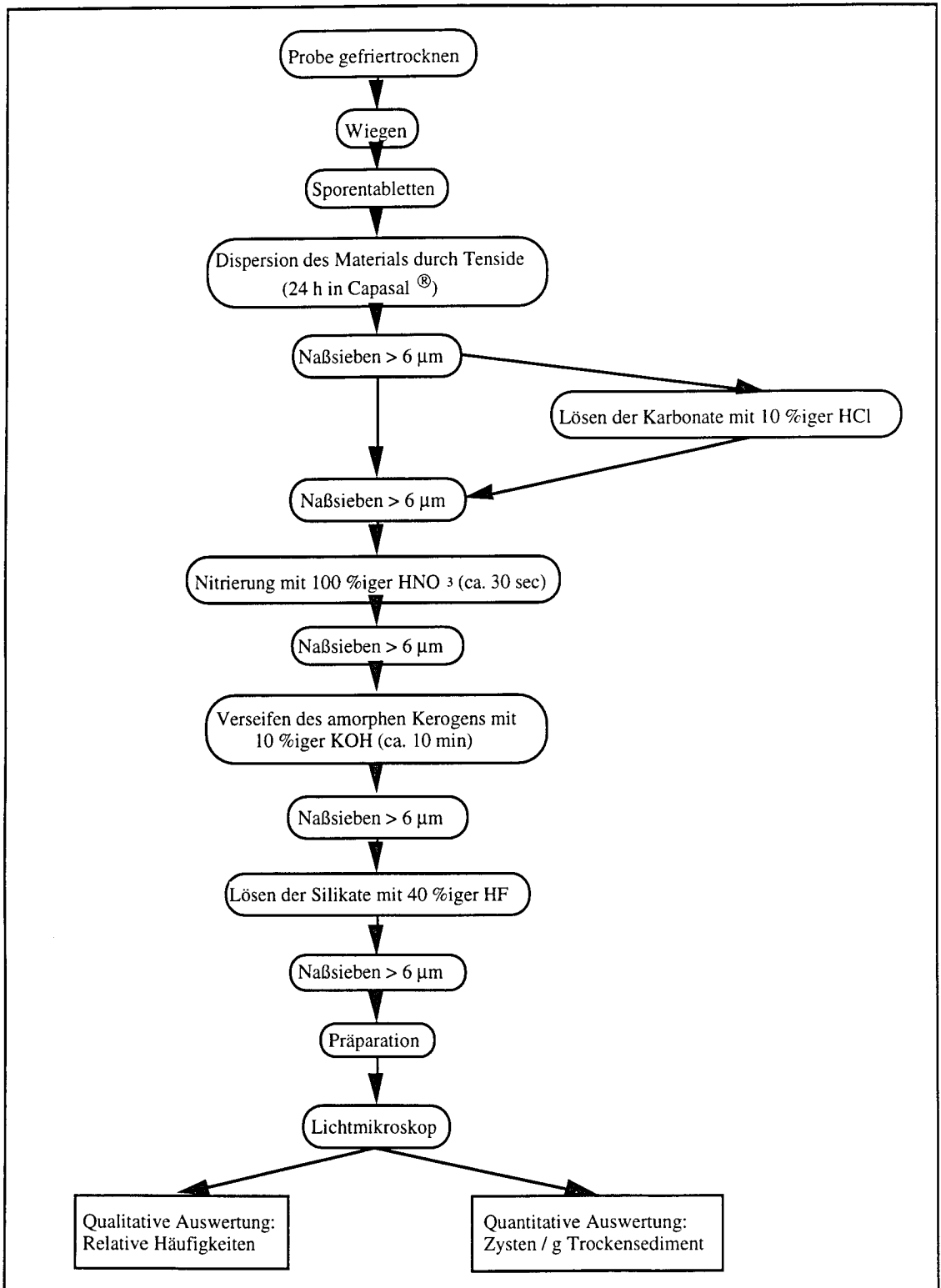


Abb. 9: Flußdiagramm der Probenaufbereitung.



### 3.3 Auswertung der Streupräparate

Die Streupräparate wurden unter einem Durchlichtmikroskop vom Typ Axiophot der Firma ZEISS mit verschiedenen optischen Standardverfahren (NORMASKI-Interferenzkontrast, Phasenkontrast, UV-Anregung) ausgewertet. Die organisch-wandigen Mikrofossilien wurden bei hohen Vergrößerungen (630x und 1000x) bestimmt. Anschließend wurden die Präparate bei 400x Vergrößerung ausgezählt.

Es wurden mindestens 300 Dinozysten pro Probe gezählt, um das Artenspektrum und die prozentualen Anteile einzelner Arten an der Gemeinschaft quantitativ zu erfassen. Alle anderen Palynomorphen wurden gleichzeitig miterfaßt. Da diese sehr unterschiedlichen biologischen Gruppen angehören, wurden ihre relativen Häufigkeiten in Bezug auf die Grundsumme von gezählten Dinozysten berechnet. Deshalb erreichen einige organisch-wandige Mikrofossilien relative Häufigkeiten von >100%.

Aufgrund der hohen Konzentrationen von Dinozysten in den Streupräparaten der holozänen Sedimente war es häufig nicht nötig, ganze Präparate auszuzählen. Es wurden daher zahlreiche Traversen in gleichmäßigen Abständen ausgezählt. Das gesamte Streupräparat wurde anschließend durchgesehen, um möglichst alle vorhandenen Dinozysten-Arten zu erfassen.

Bei geringeren Zysten-Häufigkeiten wurde mindestens ein Präparat, zum Teil auch mehrere, ausgezählt, um die gewünschte Anzahl zu erreichen. Proben, bei denen eine Grundsumme von 100 Dinozysten trotzdem nicht erreicht wurde, sind nicht in die statistische Auswertung einbezogen worden.

Schlecht erhaltene Taxa wurden nur dann mitgezählt, wenn mehr als die Hälfte des Exemplars vorhanden war.

#### Fehler

Der Fehler bei der Bestimmung der relativen Häufigkeiten ergibt sich aus der Quadratwurzel der gezählten Exemplare geteilt durch die Anzahl der gezählten Exemplare (Abb. 3 in STOCKMARR, 1971). Bei 100 gezählten Exemplaren liegt er bei 10%, und bei 300 Exemplaren bei 6 % .

#### 3.3.1. Bestimmung der absoluten Häufigkeiten

Die absoluten Häufigkeiten der organisch-wandigen Mikrofossilien wurden nach der "marker grain" Methode von STOCKMARR (1971) mit Hilfe von zugefügten *Lycopodium clavatum* Sporen ermittelt.

Die absoluten Häufigkeiten der organisch-wandigen Mikrofossilien wurden wie folgt berechnet:

$$OM (g^{-1}) = \frac{n \times n_{OM}}{n_L \times m_P}$$

$n$  = Anzahl der zugesetzten *Lycopodium*-Sporen

$n_{OM}$  = Anzahl der gezählten organisch-wandigen Mikrofossilien

$n_L$  = Anzahl der gezählten *Lycopodium*-Sporen

$m_P$  = Trockengewicht der Probe

Es wurden Sporentabletten der Batch-Nr. 307862, hergestellt von Dansk Droge A/S, Ishøj, Danmark (Bezugsquelle: Department of Quaternary Geology, Lund, Schweden), mit folgenden Kennwerten benutzt.

$x = 13.500$  Sporen pro Tablette

$s = \pm 1543$

$V = \pm 2,3 \%$

### Fehler

Mit dieser Methode erhält man keine absoluten Werte, sondern Abschätzungen innerhalb eines Konfidenzintervalls. Der Fehler in den absoluten Häufigkeiten berechnet sich aus der Quadratwurzel der Summe der Einzelfehler (STOCKMARR, 1971).

$$\sigma (\%) = \pm 100 \times \sqrt{(v^2 + \frac{n_{OM}^2}{n_{OM}} + \frac{n_L^2}{n_L})}$$

Die Genauigkeit der Methode hängt von der Kalibrierung der Tabletten (Varianz  $V$ ), von der Summe der mitgezählten *Lycopodium*-Sporen und der Summe der gezählten Palynomorphen ab. Für Proben, bei denen die Anzahl der mitgezählten Sporen  $n_L < 50$  ist, wurden keine absoluten Häufigkeiten errechnet.

### 3.3.2 Klassifizierung der Palynomorphen

Organisch-wandige Mikrofossilien botanischer Zugehörigkeit, wie Dinozysten, Sporen und Pollen, werden nach der botanischen Nomenklatur (International Code of Botanical Nomenclature) klassifiziert. Nach wie vor werden Dinoflagellaten nach der biologischen und deren Zysten nach der paläontologischen Nomenklatur benannt.

In den vergangenen Jahren konnten von ca. 170 rezenten Zysten-Arten etwa 50 motilen Dinoflagellaten zugeordnet werden (z.B. WALL & DALE, 1968; LEWIS et al., 1984; LEWIS & DODGE, 1987), so daß sich in zunehmenden Maße eine Nomenklatur durchgesetzt hat, bei der die natürlichen Zusammenhänge zwischen den Dinozysten und den dazugehörigen Theken berücksichtigt werden. Einzelne Zysten erhielten deswegen keinen paläontologischen Namen mehr (z.B. Zysten von *Polykrikos schwartzii*, DALE, 1976; Zysten von *Protoperidinium americanum*, LEWIS & DODGE, 1987 usw.).

In dieser Arbeit wird für Dinozysten weiterhin die paläontologische Nomenklatur verwendet, da bei dem größten Teil der rezenten Dinoflagellaten der Zusammenhang zwischen Zyste und dazugehöriger Theka noch immer unklar ist. Zysten, die keinen paläontologischen Namen haben, werden als Zysten von... (biologischer Artname der Theka) aufgeführt.

Die Bestimmung der Gattungen erfolgte nach der in **Anhang A** vorgestellten Systematik. Für die Taxonomie der Gattungen und Arten wurde neben der unter den einzelnen Taxa aufgeführten Literatur die Arbeiten von STOVER & EVITT (1978) und LENTIN & WILLIAMS (1993) verwendet. Auf eine vollständige Synonomie-Liste ist verzichtet worden, da dies den Rahmen einer überwiegend ökologisch/sedimentologischen Arbeit sprengen würde. Um dem Schwerpunkt der Arbeit gerecht zu werden, wurde eine detaillierte ökologische Klassifikation der Arten vorgenommen.

Die Dinozysten wurden, soweit es der Erhaltungszustand zuließ, bis auf Artebene bestimmt. Schlecht erhaltene oder ungünstig orientierte Zysten wurden unter den entsprechenden Gattungen (z.B. *Brigantedinium* spp., *Spiniferites* spp.) oder bei Zugehörigkeit zu verschiedenen Gattungen zu größeren Formgruppen (z.B. spinose braune Zysten) zusammengefaßt.

Acritarchen und Grünalgen wurden bis zur Gattung bestimmt, Pollen und Sporen wurden als Klasse erfaßt. Die anderen organisch-wandigen Mikrofossilien (Foraminiferen-Tapeten, Copepoden-Eier) wurden zu Formgruppen zusammengefaßt.

### 3.4 Stratigraphie

#### 3.4.1 AMS-<sup>14</sup>C Datierungen

Insgesamt 9 Proben der Sedimentkerne 173, 159 und 175 wurden mittels Accelerator Mass Spectrometry (AMS) am Institut für Physik und Astronomie der Universität Aarhus, Dänemark, datiert. Aufgrund der hohen Karbonatlösung (WEFER et al., 1983) im Bereich der aktiven Auftriebszelle enthielten nur wenige Proben ausreichende Mengen an Foraminiferen, insbesondere an planktischen Arten (SCHIEBEL, unveröff. Daten). Daher wurden für die Messungen in den Sedimentkernen 173 und 159 ca. 8000 Gehäuse der benthischen Foraminifere *B. seminuda* und im Kern 175 1500-2000 Gehäuse der planktischen Foraminifere *N. dutertrei* ausgelesen. Die stratigraphische Einordnung des Sedimentkernes 158 wurde durch Korrelation der Palynomorphen-Verteilungen mit den Sedimentkernen 173 und 159 vorgenommen (vergl. Kap. 6.4)

Tab. 3: Altersfixpunkte der bearbeiteten Sedimentkerne mit Reservoirkorrektur und Analysenfehler.

Kern	Teufe org. [cm]	Teufe korr. [cm]	Proben- typ	<sup>14</sup> C-Alter	<sup>14</sup> C- Alter Reservoir korr.	Fehler (1 $\sigma$ )
173-3	25	25	<i>B. seminuda</i>	785	235	80
173-4	151	165	<i>B. seminuda</i>	2250	1700	50
	272	286	<i>B. seminuda</i>	4380	3830	75
	480	494	<i>B. seminuda</i>	19700	19150	230
159-1	1	1	<i>B. seminuda</i>	795	245	55
159-3	5	65	<i>B. seminuda</i>	3620	3070	60
	100	160	<i>B. seminuda</i>	23190	22640	310
175-1	45	45	<i>N. dutertrei</i>	11140	10590	110
	190	190	<i>N. dutertrei</i>	15610	15060	130

Die Alter wurden um einen marinen Reservoir-Effekt von 550 Jahren (TAYLOR & BERGER, 1967) korrigiert und sind als <sup>14</sup>C-Alter (J.v.h.) angegeben (Tab. 3).

Auf eine Umrechnung der <sup>14</sup>C-Alter in Kalenderjahre wurde verzichtet, um einen Vergleich der eigenen Daten mit den Ergebnissen älterer Arbeiten, vor allem der WECOMA 7706-Ausfahrt (DeVRIES & SCHRADER, 1981; DeVRIES & PEARCY, 1982; REIMERS & SUESS, 1983a,b; WEFER et al., 1983; MOLINA-CRUZ, 1984), zu vereinfachen.

#### 3.4.2 Akkumulationsraten

Um die zeitlichen Veränderungen der Organismen-Gemeinschaften erfassen, und deren Ursachen rekonstruieren zu können, sind Akkumulationsraten von Mikrofossilien trotz der Ungenauigkeiten der einfließenden Parameter besser geeignet als absolute Häufigkeiten. In die Berechnung der Akkumulationsraten gehen die linearen Sedimentationsraten und die



Dichteunterschiede innerhalb der Kernprofile ein, so daß die Akkumulationsraten bestimmter Komponenten aus einzelnen Sedimentkernen miteinander vergleichbar sind.

Die Akkumulationsrate des Gesamtsediments ( $AR_{\text{Bulk}}$ ), deren Herleitung u.a. in VAN ANDEL et al. (1975) und BOHRMANN (1988) beschrieben ist, berechnet sich aus dem Produkt aus der linearen Sedimentationsrate (LSR) und der Trockenraumdicke (DBD).

$$AR_{\text{Bulk}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] = \text{LSR} [\text{cm} \times \text{ka}^{-1}] \times \text{DBD} [\text{g} \times \text{cm}^{-3}]$$

Zur Berechnung der Palynomorphen-Akkumulationsraten ( $AR_{\text{Pal.}}$ ) wurden die absoluten Häufigkeiten der einzelnen Organismen [ $\text{Ind.} \times \text{g}^{-1}$ ] mit der  $AR_{\text{bulk}}$  multipliziert.

$$AR_{\text{Pal.}} [\text{Ind.} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] = [\text{Ind} \times \text{g}^{-1}] \times AR_{\text{bulk}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}]$$

Die Akkumulationsraten des organischen Kohlenstoffs und der benthischen Foraminiferen als Komponenten der Grobfraction ( $> 63 \mu\text{m}$ ) wurden in Anlehnung an EHRMANN & THIEDE (1985) nach folgenden Formeln berechnet.

$$AR_{\text{corg}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] = AR_{\text{bulk}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] \times C_{\text{org}} [\%] \times 100^{-1}$$

$$AR_{>63 \mu\text{m}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] = AR_{\text{bulk}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] \times >63\mu\text{m} [\text{Gew.}\%] \times 100^{-1}$$

$$AR_{\text{Komp}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] = AR_{>63 \mu\text{m}} [\text{g} \times \text{cm}^{-2} \times \text{ka}^{-1}] \times \text{Komp X} [\%] \times 100^{-1}$$

Die verwendeten Daten der sedimentologischen Parameter sind von SCHIEBEL (unveröff. Daten), SUESS (unveröff. Daten) und ANDRESEN (1995) zur Verfügung gestellt worden.

## 4. Palynomorphen-Gemeinschaften in Oberflächensedimenten

### 4.1 Einleitung

Änderungen in den Gemeinschaften fossil erhaltungsfähiger Mikroorganismen können zur Charakterisierung von Paläo-Umweltbedingungen herangezogen werden. Um zeitliche und räumliche Variationen im Vorkommen einzelner Arten oder in der Zusammensetzung der Arten-Vergesellschaftungen im palökologischen und paläo-ozeanographischen Sinne interpretieren zu können, ist es notwendig, die Ökologie und Biogeographie der Taxa zu kennen. Die Voraussetzung dafür liefern Untersuchungen der Mikrofossil-Gemeinschaften in rezenten Sedimenten und die Klassifikation dieser Gemeinschaften in Hinblick auf ökologische Parameter, wie Wassertemperatur, Salinität, Nährstoffangebot.

Während die Biogeographie von rezenten Dinozysten gut bekannt ist und deutlich unterschiedliche Zysten-Gemeinschaften in den einzelnen Klimazonen vorkommen (z.B. WALL et al., 1977; DALE, 1983), fehlen bisher Untersuchungen, die die Verbreitung von einzelnen Arten und Gemeinschaften in Bezug zu den Nährstoffgehalten der Oberflächenwassermassen setzen.

Untersuchungen über die Dinozysten-Gemeinschaften in Auftriebsgebieten beschränken sich bisher auf die Arbeiten von MARRET (1994 a,b) vor W-Afrika, DAVEY & ROGERS (1975) vor S-Afrika und MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS (1991) aus dem Golf von Kalifornien. Außerdem bearbeiteten WALL et al. (1977) im Rahmen einer weltweiten Studie einige Proben vom peruanischen Schelf bei 11°S und 15°S, sowie aus dem Benguela-Auftriebsgebiet vor S-Afrika.

Untersuchungen an weiteren organisch-wandigen Mikrofossil-Gruppen, wie z.B. den Foraminiferen-Tapeten und den Zooplanktonresten, in rezenten marinen Sedimenten sind bisher von VAN WAVEREN (1993) in der indonesischen Banda und Java See durchgeführt worden.

Im Folgenden werden nur die Taxa dargestellt, die in den Oberflächenproben regelmäßig vorkommen und relevant für die Interpretation der Kernprofile sind. Eine ausführliche Beschreibung der Biogeographie und Ökologie aller beobachteter Arten ist dem **Anhang A** zu entnehmen. Die Begriffe selten (> 0-1%), regelmäßig (1-10%), häufig (10-30%), sehr häufig (30-50%) und dominant (>50%) kennzeichnen die unterschiedlichen relativen Häufigkeiten der einzelnen Arten.

Aufgrund der geringen Entfernung zwischen den einzelnen Probenstationen sind die Unterschiede in der Wassertemperatur und Salinität (vergl. **Abb. 4**) sehr gering. Änderungen in den Palynomorphen-Gemeinschaften müssen im Untersuchungsgebiet daher in erster

**Tab. 4:** Zuordnung der im Untersuchungsgebiet beobachteten Dinozysten zu ihren vegetativen Stadien. Die unterstrichenen Taxa wurden in den Oberflächenproben nicht beobachtet.

Name der Theka	Name der Zyste
<i>Gonyaulax grindley</i>	<i>Operculodinium centrocarpum</i>
<i>Gonyaulax polyedra</i>	<i>Lingulodinium machaerophorum</i>
<i>Gonyaulax scrippsae</i>	<u><i>Spiniferites belerius</i></u>
" "	<i>Spiniferites bulloideus</i>
<i>Gonyaulax spinifera</i>	<i>Nematosphaeropsis labyrinthus</i>
" "	<i>Spinifertes ramosus</i>
" "	<i>Spiniferites membranaceus</i>
" "	<i>Spiniferites mirabilis</i>
" "	<i>Tecatodinium pellitum</i>
<i>Gonyaulax sp.</i>	<i>Impagidinium sphaericum</i>
" "	<i>Spiniferites pachydermus</i>
" "	<i>Achomosphaera sp.</i>
<i>Pentapharsodinium dalei</i>	Zyste von <i>Pentapharsodinium dalei</i>
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i>	Zyste von <i>Pheopolykrikos hartmannii</i>
<i>Polykrikos kofoidii</i>	Zyste von <i>Polykrikos kofoidii</i>
<i>Polykrikos schwartzii</i>	Zyste von <i>Polykrikos schwartzii</i>
<i>Protoperidinium americanum</i>	Zyste von <i>Protoperidinium americanum</i>
<i>Protoperidinium avellana</i>	<i>Brigantedinium cariaeoense</i>
<i>Protoperidinium claudicans</i>	<i>Votadinium spinosum</i>
<i>Protoperidinium conicum</i>	<i>Selenopemphix quanta</i>
<i>Protoperidinium compressum</i>	<i>Stelladinium stellatum</i>
<i>Protoperidinium denticulatum</i>	Zyste von <i>Protoperidinium denticulatum</i>
<i>Protoperidinium leonis</i>	<i>Quinquecuspis concretum</i>
<i>Protoperidinium oblongum</i>	<i>Votadinium calvum</i>
<i>Protoperidinium pentagonum</i>	<u><i>Brigantedinium majusculum</i></u>
" "	<i>Trinovantedinium capitatum</i>
<i>Protoperidinium subinermis</i>	<i>Selenopemphix nephroides</i>
? <i>Protoperidinium excentricum</i>	Zyste Form C (Wall et al., 1977)
<i>Protoperidinium sp.</i>	Zyste von <i>Protoperidinium sp.</i> 1 (Bolch & Hallegraeff, 1990)
Unbekannt	Zyste Form A (Wall et al., 1977)
" "	Zyste Form B (Wall et al., 1977)
" "	Zyste Form D (Wall et al., 1977)
" "	Zyste Typ 1
" "	Zyste Typ 2
" "	Zyste Typ 3

Linie auf die Position der Proben in Bezug auf die Hochproduktionszelle und die damit verbundenen unterschiedlichen Nährstoff- und Phytoplankton-Konzentrationen in den Wassermassen zurückgeführt werden. Daher sind deutliche Unterschiede in der Verbreitung der Zysten von heterotrophen und autotrophen Dinoflagellaten-Arten zu erwarten (vergl. **Kap. 2.3**).

## 4.2 Diversität und absolute Zysten-Häufigkeiten

Es wurden insgesamt 33 verschiedene Dinozysten-Arten in den Oberflächenproben des Arbeitsgebietes beobachtet (**Tab. 4**). Den größten Anteil an der Gemeinschaft haben heterotrophe Arten (**Tab. 5**).

**Tab. 5:** Im Untersuchungsgebiet vorkommende Dinozysten, gruppiert nach der Ernährungsweise ihrer motilen Stadien. Bei den Taxa in Klammern ist die Zuordnung unsicher.

Heterotrophe Taxa		Autotrophe Taxa
gymnodinioid/sonstige	protoperidinioid	gonyaulacoid
<i>(Pheopolykrikos hartmannii)</i>	<i>(Brigantedinium cariacense)</i>	<i>Achomosphaera</i> sp.
<i>Polykrikos kofoidii</i>	<i>Brigantedinium majuskulum</i>	<i>Impagidinium sphaericum</i>
<i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Quinquecuspis concretum</i>	<i>Lingulodinium machaerophorum</i>
(Zyste Form A (Wall et al., 1977))	<i>Selenopemphix nephroides</i>	<i>Nematosphaeropsis labyrinthus</i>
(Zyste Form B (Wall et al., 1977))	<i>Selenopemphix quanta</i>	<i>Operculodinium centrocarpum</i>
(Zyste Form D (Wall et al., 1977))	<i>Stelladinium stellatum</i>	<i>Spiniferites belearius</i>
(Zyste Typ 1)	<i>Trinovantedinium capitatum</i>	<i>Spiniferites bulloideus/ramosus</i>
(Zyste Typ 2)	<i>Votadinium calvum</i>	<i>Spiniferites membranaceus</i>
(Zyste Typ 3)	<i>Votadinium spinosum</i>	<i>Spiniferites mirabilis</i>
	<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Spiniferites pachydermus</i>
	<i>(Protoperidinium denticulatum)</i>	<i>Tectatodinium pellitum</i>
	<i>(Protoperidinium sp. 1)</i>	<i>Pentapharsodinium dalei</i>
	Zyste Form C (Wall et al., 1977)	

**Quellen:** HOOLIGAN et al. (1980), GAINES & TAYLOR (1984), JACOBSON & ANDERSON (1986), GAINES & ELBRÄCHTER (1987), LEWIS & DODGE (1987).

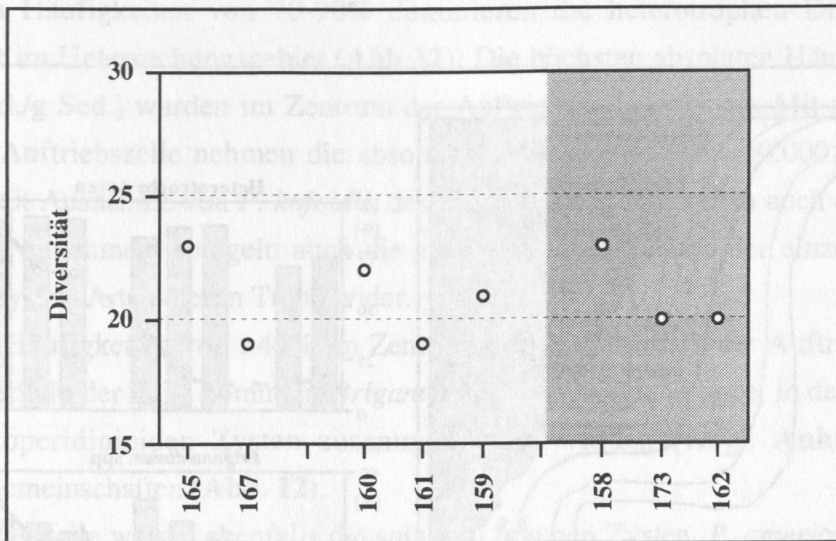
Die Anzahl der Arten in den einzelnen Proben (**Abb. 10**) schwankt zwischen 19 und 23 eindeutig identifizierbaren Taxa. Die Diversität der Dinozysten-Gemeinschaften innerhalb der Auftriebszelle unterscheidet sich kaum von der der Gemeinschaften außerhalb der Auftriebszelle.

Die Oberflächensedimente aus dem Zentrum der Auftriebszelle sind durch sehr hohe Dinozysten-Häufigkeiten von >200.000 [Ind./g Sed.] gekennzeichnet (**Abb. 11**). Mit dem Abstand zur Hochproduktionszelle nehmen die absoluten Häufigkeiten deutlich ab. Außerhalb der Auftriebszelle wurden Häufigkeiten von  $\pm 50.000$  [Ind./g Sed.] ermittelt.

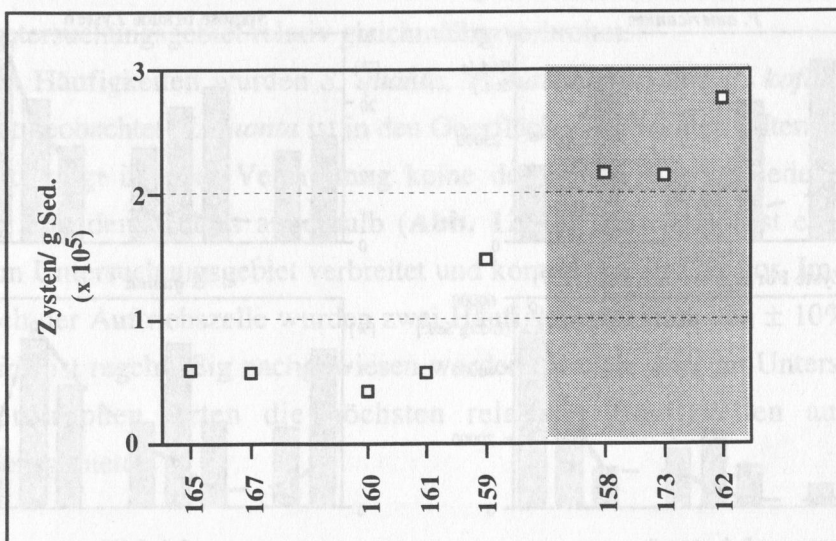
## 4.3 Heterotrophe Arten

Die Verbreitung der wichtigsten heterotrophen Dinozysten-Arten in den Oberflächensedimenten ist in der **Abb. 12** dargestellt. Außerdem ist die Primärproduktion in  $\text{gC} \times \text{m}^{-2} \times \text{Tag}^{-1}$  im Jahresmittel nach ZUTA & GUILLEN (1970) abgebildet, um die Position der Probenstationen in Relation zur aktiven Auftriebszelle zu kennzeichnen.





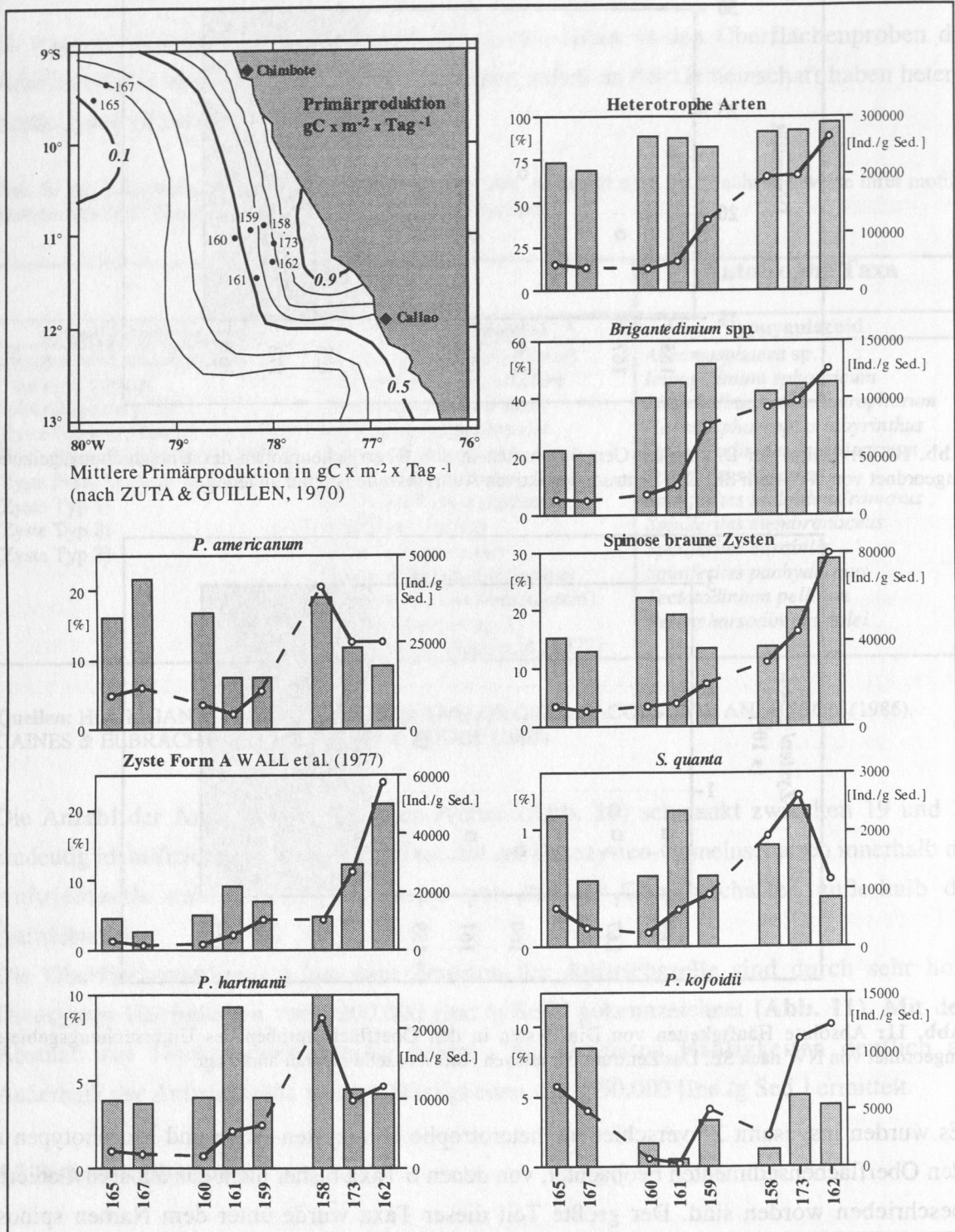
**Abb. 10:** Diversität der Dinozysten-Gemeinschaften in den Oberflächenproben des Untersuchungsgebietes angeordnet von NW nach SE. Das Zentrum der aktiven Auftriebszelle ist grau hinterlegt.



**Abb. 11:** Absolute Häufigkeiten von Dinozysten in den Oberflächenproben des Untersuchungsgebietes angeordnet von NW nach SE. Das Zentrum der aktiven Auftriebszelle ist grau hinterlegt.

Es wurden insgesamt 21 verschiedene heterotrophe Dinozysten-Arten und Morphotypen in den Oberflächensedimenten beobachtet, von denen 6 Taxa bisher nicht aus anderen Gebieten beschrieben worden sind. Der größte Teil dieser Taxa wurde unter dem Namen spinose braune Zysten zusammengefaßt (vergl. **Anhang A**). Eine der spinosen braunen Zysten, die Zyste Form A (WALL et al., 1977), ist in den Oberflächenproben häufiger beobachtet worden und wird daher zusätzlich dargestellt (**Abb. 12**).

Abb. 12: Relative Häufigkeit (Y-Achse) und absolute Häufigkeit (X-Achse) der spinosen braunen Zysten in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes. Man beachte die unterschiedlichen Maßstäbe.



**Abb. 12:** Relative (Säulen) und absolute (Linien) Häufigkeiten ausgewählter heterotropher Dinoflagellaten in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes. Man beachte die unterschiedlichen Maßstäbe.



Mit relativen Häufigkeiten von 70-90% dominieren die heterotrophen Dinozysten die Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet (**Abb 12**). Die höchsten absoluten Häufigkeiten von >250.000 [Ind./g Sed.] wurden im Zentrum der Auftriebszelle ermittelt. Mit zunehmenden Abstand zur Auftriebszelle nehmen die absoluten Häufigkeiten auf <50.000 [Ind./g Sed.] deutlich ab. Mit Ausnahme von *P. kofoidii*, dessen absolute Häufigkeiten auch außerhalb der Auftriebszelle zunehmen, spiegeln auch die absoluten Häufigkeiten der einzelnen heterotrophen Dinozysten-Arten diesen Trend wider.

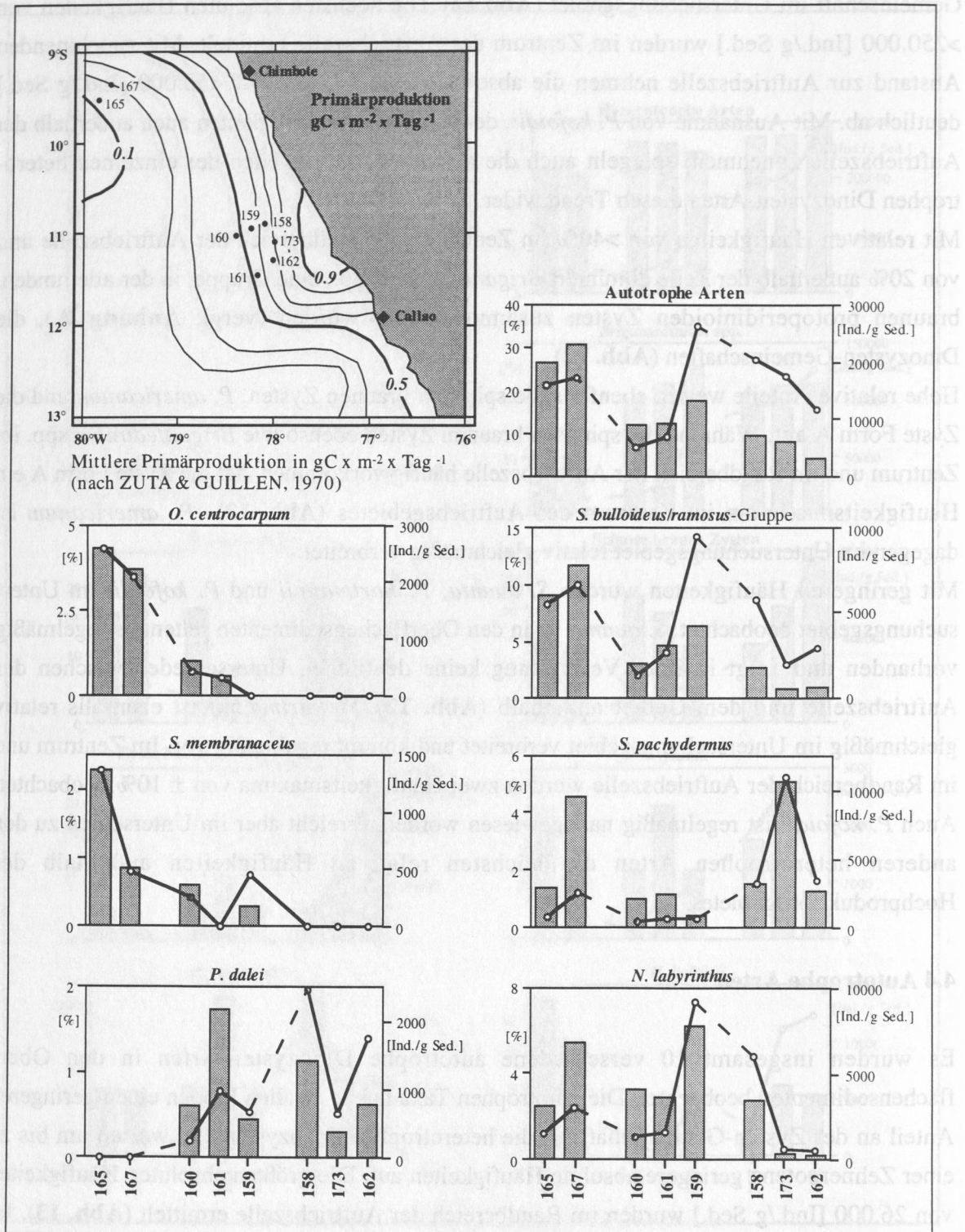
Mit relativen Häufigkeiten von >40% im Zentrum und Randbereich der Auftriebszelle und von 20% außerhalb der Zelle dominiert *Brigantedinium* spp., eine Gruppe, in der alle runden, braunen protoperidinioiden Zysten zusammengefaßt wurden (vergl. **Anhang A**), die Dinozysten-Gemeinschaften (**Abb. 12**).

Hohe relative Anteile weisen ebenfalls die spinosen braunen Zysten, *P. americanum* und die Zyste Form A auf. Während die spinosen braunen Zysten ebenso wie *Brigantedinium* spp. im Zentrum und im Randbereich der Auftriebszelle häufig vorkommen, hat die Zyste Form A ein Häufigkeitsmaximum im Zentrum des Auftriebsgebietes (**Abb. 12**). *P. americanum* ist dagegen im Untersuchungsgebiet relativ gleichmäßig verbreitet.

Mit geringeren Häufigkeiten wurden *S. quanta*, *P. hartmannii* und *P. kofoidii* im Untersuchungsgebiet beobachtet. *S. quanta* ist in den Oberflächensedimenten selten bis regelmäßig vorhanden und zeigt in ihrer Verbreitung keine deutlichen Unterschiede zwischen der Auftriebszelle und dem Gebiet außerhalb (**Abb. 12**). *P. hartmannii* ist ebenfalls relativ gleichmäßig im Untersuchungsgebiet verbreitet und kommt regelmäßig vor. Im Zentrum und im Randbereich der Auftriebszelle wurden zwei Häufigkeitsmaxima von  $\pm 10\%$  beobachtet. Auch *P. kofoidii* ist regelmäßig nachgewiesen worden, erreicht aber im Unterschied zu den anderen heterotrophen Arten die höchsten relativen Häufigkeiten außerhalb des Hochproduktionsgebietes.

#### 4.4 Autotrophe Arten

Es wurden insgesamt 10 verschiedene autotrophe Dinozysten-Arten in den Oberflächensedimenten beobachtet. Die autotrophen Taxa haben in allen Proben einen geringeren Anteil an der Zysten-Gemeinschaft als die heterotrophen Dinozysten und weisen um bis zu einer Zehnerpotenz geringere absolute Häufigkeiten auf. Die größten absoluten Häufigkeiten von 26.000 [Ind./g Sed.] wurden im Randbereich der Auftriebszelle ermittelt (**Abb. 13**). Im Gegensatz zu den heterotrophen Dinozysten nehmen die absoluten Häufigkeiten der autotrophen Arten ebenfalls außerhalb der Auftriebszelle zu, wo die autotrophen Taxa auch ihr Häufigkeitsmaximum von >25% erreichen (**Abb. 13**).



**Abb. 13:** Relative (Säulen) und absolute (Linien) Häufigkeiten ausgewählter autotropher Dinozysten in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes. Man beachte die unterschiedlichen Maßstäbe.



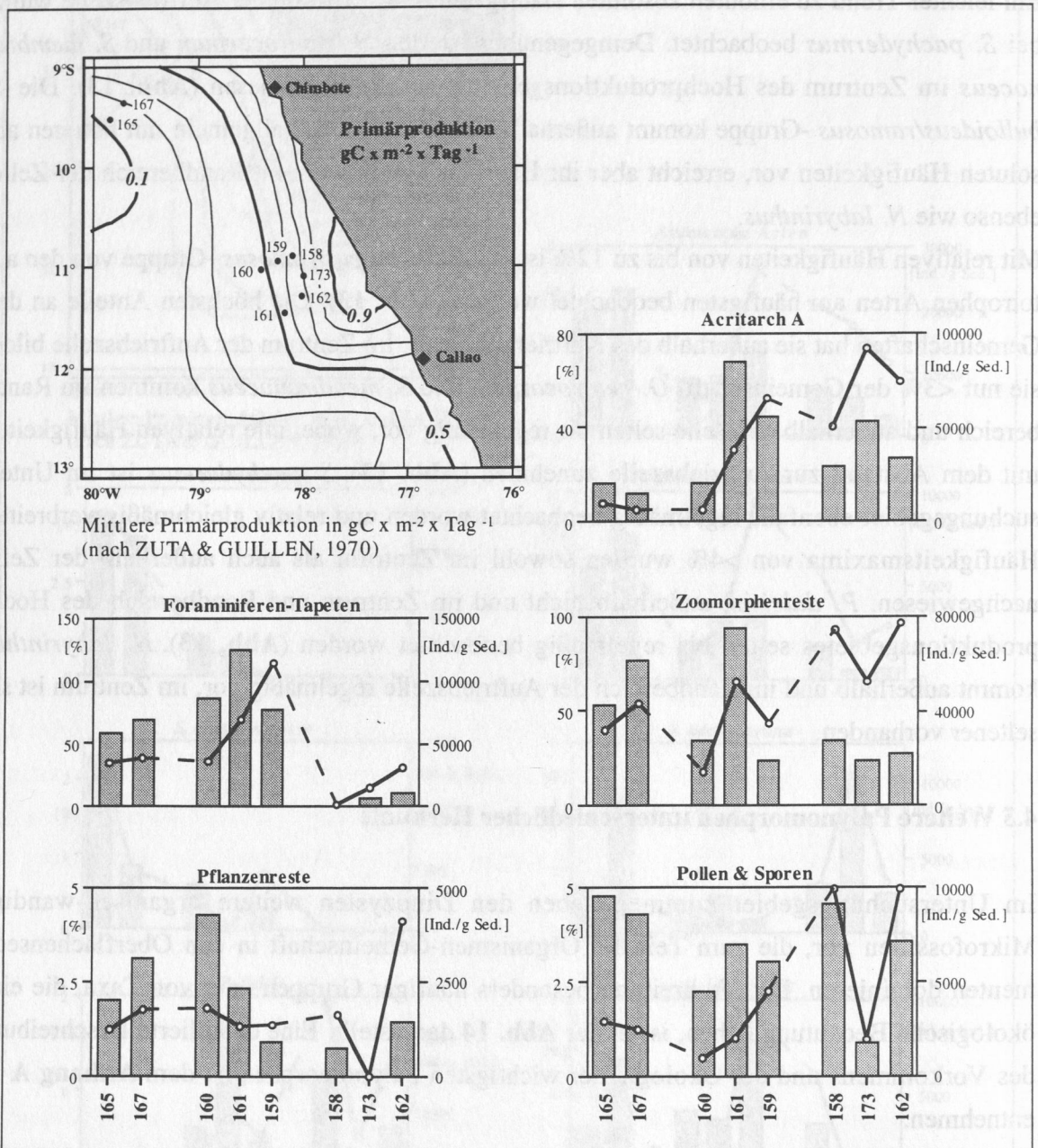
Die absoluten Häufigkeiten der einzelnen autotrophen Dinozysten-Arten zeigen im wesentlichen einen entgegengesetzten Verlauf als die der heterotrophen Arten. Nur *P. dalei* kommt mit sehr geringen Häufigkeiten ausschließlich im Bereich der Auftriebszelle vor (**Abb. 13**). Ein leichter Trend zu erhöhten absoluten Häufigkeiten im Zentrum der Auftriebszelle wurde bei *S. pachydermus* beobachtet. Demgegenüber wurden *O. centrocarpum* und *S. membranaceus* im Zentrum des Hochproduktionsgebietes nicht nachgewiesen (**Abb. 13**). Die *S. bulloideus/ramosus* -Gruppe kommt außerhalb der Auftriebszelle allgemein mit höheren absoluten Häufigkeiten vor, erreicht aber ihr Häufigkeitsmaximum im Randbereich der Zelle, ebenso wie *N. labyrinthus*.

Mit relativen Häufigkeiten von bis zu 12% ist die *S. bulloideus/ramosus* -Gruppe von den autotrophen Arten am häufigsten beobachtet worden (**Abb. 13**). Die höchsten Anteile an den Gemeinschaften hat sie außerhalb des Auftriebsgebietes. Im Zentrum der Auftriebszelle bildet sie nur <3% der Gemeinschaft. *O. centrocarpum* und *S. membranaceus* kommen im Randbereich und außerhalb der Zelle selten bis regelmäßig vor, wobei ihre relativen Häufigkeiten mit dem Abstand zur Auftriebszelle zunehmen (**Abb. 13**). *S. pachydermus* ist im Untersuchungsgebiet ebenfalls regelmäßig beobachtet worden und relativ gleichmäßig verbreitet. Häufigkeitsmaxima von >4% wurden sowohl im Zentrum als auch außerhalb der Zelle nachgewiesen. *P. dalei* ist außerhalb nicht und im Zentrum und Randbereich des Hochproduktionsgebietes selten bis regelmäßig beobachtet worden (**Abb. 13**). *N. labyrinthus* kommt außerhalb und im Randbereich der Auftriebszelle regelmäßig vor, im Zentrum ist sie seltener vorhanden.

#### 4.5 Weitere Palynomorphen unterschiedlicher Herkunft

Im Untersuchungsgebiet kommen neben den Dinozysten weitere organisch-wandige Mikrofossilien vor, die zum Teil die Organismen-Gemeinschaft in den Oberflächensedimenten dominieren. Die Verbreitung besonders häufiger Gruppen oder von Taxa, die eine ökologische Bedeutung haben, ist in der **Abb. 14** dargestellt. Eine detaillierte Beschreibung des Vorkommens und der Ökologie der wichtigsten Palynomorphen ist dem **Anhang A** zu entnehmen.

Das Acritarch A ist ein Taxon, daß bisher nicht beschrieben worden ist und dessen biologische Zugehörigkeit unbekannt ist, das aber in den Oberflächenproben des Untersuchungsgebietes sehr häufig vorkommt. Die größten absoluten Häufigkeiten von bis zu 90.000 [Ind./ g Sed.] wurden in den Sedimenten der Auftriebszelle ermittelt. Die höchsten Anteile an der Gemeinschaft hat das Acritarch A im Zentrum und im Randbereich der Auftriebszelle (**Abb. 14**).



**Abb. 14:** Relative (Säulen) und absolute (Linien) Häufigkeiten ausgewählter Palynomorphen unterschiedlicher Herkunft in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes. Man beachte die unterschiedlichen Maßstäbe.



Foraminiferen-Tapeten sind die inneren organischen Hüllen von benthischen, kalkigen oder agglutinierenden Foraminiferen (STANCLIFFE, 1989; DeVERNAL et al., 1992). Es wurden einzelne Proloculi, sowie planspirale, biserial und uniserial Morphotypen beobachtet. Die Foraminiferen-Tapeten kommen mit absoluten Häufigkeiten von bis zu 100.000 [Ind./g Sed.] in den Oberflächensedimenten außerhalb und im Randbereich der Auftriebszelle deutlich häufiger vor als im Zentrum der Zelle (**Abb. 14**). Sie dominieren mit zum Teil mehr als 100% (bezogen auf die Dinozysten) die Gemeinschaft im Randbereich der Auftriebszelle und sind auch außerhalb der Zelle sehr häufig.

Die Formgruppe der Zoomorphenreste besteht hauptsächlich aus einer Vielzahl unterschiedlicher Formen von Copepoden-Eiern, sowie Eiern von anderen marinen Organismen (z.B. Rotorien). Außerdem beinhaltet diese Gruppe Exoskelette, Zähne und Stacheln von Arthropoden oder Anneliden. Die höchsten absoluten Häufigkeiten von Zoomorphenresten wurden im Zentrum der Auftriebszelle ermittelt. Mit wachsendem Abstand zur Zelle nehmen die Häufigkeiten ab (**Abb. 14**). Die Zoomorphenreste kommen in den Oberflächensedimenten häufig bis dominant vor, wobei sie im Zentrum des Hochproduktionsgebietes die geringsten Anteile an der Gemeinschaft haben. Außerhalb und im Randbereich der Auftriebszelle wurden Häufigkeitsmaxima beobachtet.

Pflanzenreste, wie Tracheiden, Kutikulen, Sporen und Pollen, werden hauptsächlich durch Flußfracht, oder im Falle der Sporen und Pollen äolisch, in das Arbeitsgebiet eingetragen. Sie erreichen ihre höchsten absoluten Häufigkeiten in den küstennahsten Proben und kommen regelmäßig vor.

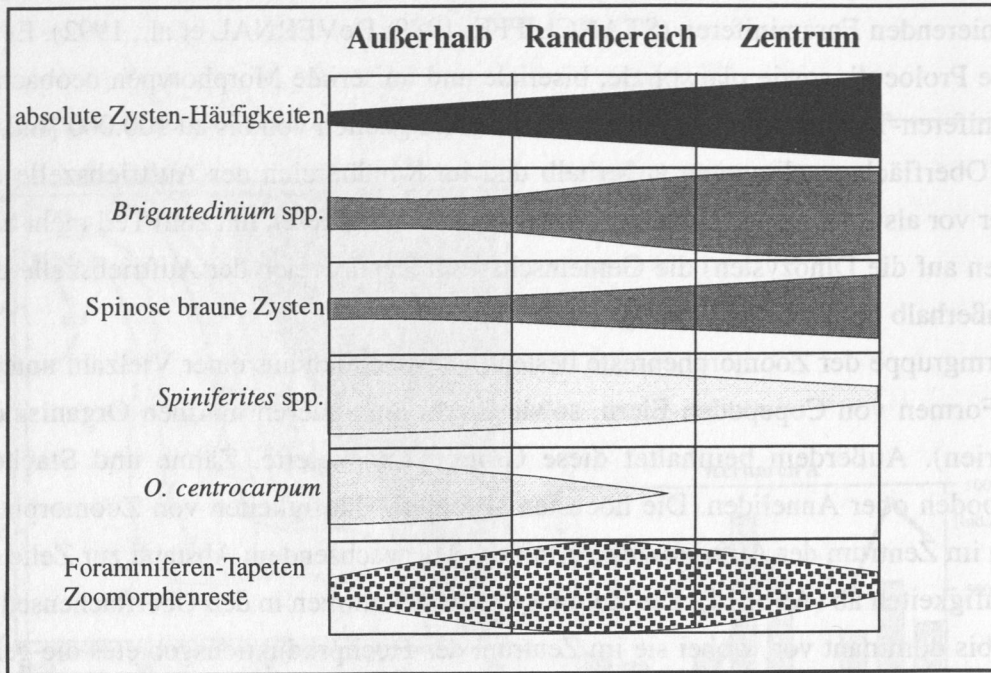
#### 4.6 Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Die wichtigsten Merkmale der Palynomorphen-Gemeinschaften in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes sind in der **Abb. 15** schematisch dargestellt.

→ Die Oberflächensedimente des Untersuchungsgebietes sind durch ungewöhnlich hohe absolute Zysten-Häufigkeiten gekennzeichnet. Ein deutliches Maximum wurde im Bereich der Auftriebszelle beobachtet.

→ Die Zysten-Gemeinschaft in den Sedimenten des Arbeitsgebietes zeichnet sich durch eine hohe Diversität und eine Dominanz von Zysten heterotropher Dinoflagellaten-Arten aus. Das Verbreitungsmuster der meisten Taxa spiegelt einen deutlichen Trend zu erhöhten absoluten und relativen Häufigkeiten im Zentrum der Auftriebszelle wider.

Es wurden zahlreiche heterotrophe Taxa nachgewiesen, die bisher nicht beschrieben worden sind.



**Abb. 15:** Verbreitung der wichtigsten Palynomorphen in Abhängigkeit von der geographischen Position der Auftriebszelle (stark schematisiert).

→ Die Zysten autotropher Dinoflagellaten-Arten haben einen deutlich geringeren Anteil an der Zysten-Gemeinschaft und wurden allgemein häufiger außerhalb der aktiven Auftriebszelle beobachtet. Die einzelnen autotrophen Arten zeigen, im Gegensatz zu den heterotrophen Dinozysten, sehr unterschiedliche Verbreitungsmuster im Untersuchungsgebiet.

→ Neben den Dinozysten sind zahlreiche andere Palynomorphen in den Oberflächensedimenten vorhanden, die im Randbereich der Auftriebszelle zum Teil die Organismen-Gemeinschaft dominieren. Besonders häufig wurden Foraminiferen-Tapeten, Zoomorphenreste und ein bisher unbekanntes Taxon, das Acritarch A, beobachtet. Terrestrische Palynomorphen, wie Pflanzenreste, Sporen und Pollen, kommen regelmäßig in den Oberflächensedimenten vor, erreichen aber nie größere Häufigkeiten.

## 5. Palynomorphen als Auftriebsindikatoren

Die Verbreitung der einzelnen Taxa in den rezenten Sedimenten des Untersuchungsgebietes ist von der geographischen Position der aktiven Auftriebszelle und damit von der "Fruchtbarkeit" der Oberflächenwassermassen und der Intensität und des küstennahen Auftriebs abhängig.

In diesem Abschnitt werden diese Ergebnisse mit Arbeiten aus anderen Auftriebsgebieten verglichen. Es wird diskutiert, welche charakteristischen Merkmale die Palynomorphen-Gemeinschaften in Hochproduktionsgebieten kennzeichnen und welche Taxa geeignet sind, um als Indikatoren für Variationen in der Produktivität- und Intensität des Küstenauftriebes herangezogen werden zu können. Anschließend werden Gemeinschaften definiert, die unterschiedliche Auftriebsintensitäten im Sediment widerspiegeln und mit deren Hilfe Änderungen im Auftriebsgeschehen rekonstruiert werden können.

Abschließend wird ein Index vorgestellt, der die wichtigsten Merkmale der Organismen-Gemeinschaft in den rezenten Sedimenten des Untersuchungsgebietes widerspiegelt und als Indikator für zeitliche Änderungen im Auftriebsgeschehen benutzt werden kann.

Im Folgenden wird der Begriff "**Auftriebsintensität**" verwendet, um die Hydrographie und die Hydrodynamik der Wassermassen im Auftriebsgebiet zu beschreiben. Die Auftriebsintensität im Untersuchungsgebiet ist abhängig von der Richtung und der Stärke der SE-Passate. Eine hohe Auftriebsintensität zeichnet sich durch kühle Oberflächenwassermassen und eine starke Turbulenz innerhalb der Wassersäule aus. Eine schwache Auftriebsintensität ist durch eine verminderte Zirkulation und durch höhere Oberflächenwassertemperaturen gekennzeichnet.

Der Begriff "**Fruchtbarkeit**" beschreibt die Nährstoffgehalte und die Primärproduktion der Oberflächenwassermassen. Die "Fruchtbarkeit" des Auftriebs ist abhängig von der Zufuhr nährstoffreicher Wassermassen und damit von der Auftriebsintensität.

Die "**Produktivität**" des küstennahen Auftriebs wird als Anzeiger für den Export des in den Oberflächenwassermassen produzierten Materials zum Meeresboden definiert. Sie ist abhängig von der "Fruchtbarkeit" der Oberflächenwassermassen.



## 5.1 Aussagewert der absoluten Dinozysten-Häufigkeiten

In den bereits untersuchten Hochproduktionsgebieten, wie z.B. dem Golf von Kalifornien (MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS, 1991), dem Auftriebsgebiet vor W-Afrika (MARRET, 1994a,b), oder vor S-Afrika (WALL et al., 1977), ebenso wie im peruanischen Auftriebsgebiet bei 15°S wurden Zysten-Häufigkeiten von <15.000 [Ind./g Sed.] nachgewiesen. In ihren beiden Proben aus dem peruanischen Auftriebsgebiet bei 11°S ermittelten WALL et al. (1977) sogar nur Häufigkeiten von <2000 [Ind./g Sed.]. Daher galt bisher eine geringe Zystenproduktion in den Oberflächenwassermassen und damit geringe Zysten-Häufigkeiten im Sediment als charakteristisch für Auftriebsgebiete (DALE & FJELLSÅ, 1994). Demgegenüber wurden im Untersuchungsgebiet mit 50.000-280.000 [Ind./g Sed.] wesentlich höhere Häufigkeiten ermittelt. Zusätzlich zeigt sich ein deutlicher Trend zu höheren Häufigkeiten im Zentrum der Auftriebszelle (vergl. **Abb. 11**).

Diese Unterschiede können auf verschiedene Aufbereitungsmethoden, unterschiedliche Sedimentationsbedingungen und auf Unterschiede in der Qualität der Auftriebsgebiete zurückgeführt werden.

Verschiedene Aufbereitungsmethoden und Methoden zur Bestimmung der absoluten Häufigkeiten sind ein wichtiger Faktor, mit dem die sehr unterschiedlichen Dinozysten-Häufigkeiten erklärt werden können. Beispielsweise behandelten WALL et al. (1977) ihre Proben vom peruanischen Schelf nicht mit HNO<sub>3</sub> und KOH. Daher ist es wahrscheinlich, daß zahlreiche Dinozysten übersehen worden sind. Die eigenen Untersuchungen zeigen, daß bei unbehandelten Proben das amorphe organische Material die Zysten zum größten Teil überdeckt. Außerdem bestimmten WALL et al. (1977) die Dinozysten-Häufigkeiten nach der Aliquot-Methode (JØRGENSEN, 1967) im Gegensatz zu der in dieser Arbeit verwendeten "marker grain" Methode nach STOCKMARR (1971). Bei einem Vergleich dieser beiden Methoden stellten DeVERNAL et al. (1987) fest, daß die "marker grain" Methode im Vergleich um ca. 33% höhere absolute Häufigkeiten liefert. Dies ist darauf zurückzuführen, daß bei der Aliquot-Methode, bei der mit geeichten Suspensionen gearbeitet wird, geringe Verluste von Probenmaterial, wie sie bei der sehr aufwendigen palynologischen Aufbereitung sehr oft vorkommen, zu großen Fehlern führen.

Ein weiterer wichtiger Faktor, der Auswirkungen auf die Zysten-Häufigkeiten im Sediment hat, ist das Ablagerungsmilieu und die Sedimentationsrate des untersuchten Gebietes. Nach WALL et al. (1977) korreliert die Akkumulation von feinkörnigen Sedimenten mit hohen Zysten-Häufigkeiten. So wurden in Sedimenten mit einem Tonanteil von 50-60% die höchsten absoluten Dinozysten-Häufigkeiten ermittelt. Das untersuchte Probenmaterial stammt aus einer Schlicklinse (vergl. **Kap. 2.1**), deren Sedimente durch hohe Tongehalte von >60% (SCHEIDEGGER & KRISSEK, 1983) und außergewöhnlich hohe Sedimentationsraten

(McCAFFREY et al., 1990) gekennzeichnet sind. Vernachlässigbar geringe Bodenströmungen (vergl. **Kap. 2.2.2**) und die Ausbildung einer Sauerstoff-Minimum-Zone (vergl. **Kap. 2.2.4**) führen dazu, daß die höchsten Konzentrationen an organischem Kohlenstoff im peruanischen Auftriebsgebiet im Bereich dieser Schlicklinse beobachtet werden (REIMERS & SUESS, 1983a). Die von WALL et al. (1977) vom peruanischen Schelf bei 11°S untersuchten Proben wurden aus einer Wassertiefe von 5 und 6 m entnommen und stammen, ebenso wie die Proben aus dem Auftriebsgebiet bei 15°S, nicht aus dieser Schlicklinse. Im Auftriebsgebiet bei 15°S wird durch einen höheren terrestrischen Eintrag gröberes Material abgelagert und das organische Material durch klastischen, terrigenen Detritus stark verdünnt (REIMERS & SUESS, 1983a).

Die im Sediment dokumentierten absoluten Zysten-Häufigkeiten sind demnach stark von abiotischen Faktoren abhängig. Diese müssen berücksichtigt werden, um verschiedene Auftriebsgebiete miteinander vergleichen zu können. Deshalb können Auftriebsgebiete nicht ausschließlich mit Hilfe der absoluten Häufigkeiten von Dinozysten im Sediment charakterisiert werden.

Unterschiede in den absoluten Dinozysten-Häufigkeiten von mehr als einer Zehnerpotenz können allerdings nicht allein auf abiotische Faktoren zurückgeführt werden, sondern haben offensichtlich auch biologische Ursachen. Ein wesentliches Merkmal, in dem sich die anderen Auftriebsgebiete von dem peruanischen Auftriebsgebiet unterscheiden, ist die Qualität des Auftriebs. Das peruanische Auftriebsgebiet ist das einzige mit ganzjährig aktivem Auftrieb. Es weist die höchste Primärproduktion (ARISTEGUI, 1995; LONGHURST et al., 1995) und die höchste Akkumulation von organischem Kohlenstoff auf (Abb. 3 in MÜLLER & SUESS, 1979). Die im Vergleich zu den saisonalen Auftriebsgebieten ungewöhnlich hohen absoluten Häufigkeiten von Dinozysten kommen deshalb auch durch eine höhere Produktion von Dinozysten zustande, die auf den ganzjährigen Auftrieb nährstoffreicher Wassermassen und die sehr hohe Primärproduktion zurückzuführen ist. Die absoluten Dinozysten-Häufigkeiten sind daher ein wesentlicher Faktor in dem sich das peruanische Auftriebsgebiet von den saisonalen Auftriebsgebieten unterscheidet.

Im Untersuchungsgebiet kann außerdem aufgrund der geringen Bodenströmungen und der fehlenden Bioturbation davon ausgegangen werden, daß die absoluten Zysten-Häufigkeiten die Zystenproduktion in den Oberflächenwassermassen nahezu unverändert widerspiegeln. Daher sind die Dinozysten-Häufigkeiten im Untersuchungsgebiet ein sehr guter Indikator für die Qualität und die Produktivität des küstennahen Auftriebs. Änderungen der absoluten Dinozysten-Häufigkeiten in den Sedimentkernen können somit als Anzeiger für Variationen im Auftriebsgeschehen herangezogen werden.

## 5.2 Zusammensetzung der Palynomorphen-Gemeinschaften

Ein Vergleich der Palynomorphen-Gemeinschaften des Untersuchungsgebietes ist mit Gemeinschaften aus den saisonalen Auftriebsgebieten vor W-Afrika und Kalifornien (MARRET, 1994 a,b; MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS, 1991) und der peruanischen Auftriebszelle bei 11°S und 15°S (WALL et al., 1977) möglich. Außerdem stehen einige Ergebnisse aus den kurzfristig vom Auftrieb beeinflussten Gebieten vor Chile, Mauretanien, Island und den Faeroer-Inseln zur Verfügung (DALE & FJELLSÅ, 1994).

Die Zusammensetzung der Arten-Gemeinschaften stimmt im allgemeinen zwischen den einzelnen Auftriebsgebieten gut überein, so daß Zusammenhänge zwischen den Dinozysten-Gemeinschaften und dem Auftrieb kühler, nährstoffreicher Wassermassen deutlich werden.

Die Verbreitung der einzelnen Arten unterscheidet sich jedoch deutlich in den verschiedenen Auftriebsgebieten. Diese Variationen ermöglichen es, verschiedene Arten von küstennahem Auftrieb, vor allem saisonalen von ganzjährigem Auftrieb, zu unterscheiden.

### 5.2.1 Das Vorkommen heterotropher Arten

Die Dinozysten-Gemeinschaften aller bisher untersuchten Auftriebsgebiete werden durch heterotrophe Taxa dominiert. Die häufigste Gruppe in allen Auftriebsgebieten sind runde, braune protoperidinioide Zysten, die im Arbeitsgebiet durch *Brigantedinium* spp. und *P. americanum* vertreten sind (vergl. **Abb. 12**). In der Gruppe *Brigantedinium* spp. wurden 6 verschiedene Arten (vergl. **Anhang A**) von runden braunen protoperidinioiden Zysten zusammengefaßt, von denen 3 Arten bisher nur sporadisch beschrieben sind.

*Brigantedinium* spp. zeigt im Untersuchungsgebiet einen deutlichen Trend zu höheren absoluten und relativen Häufigkeiten im Einflußbereich der aktiven Auftriebszelle. Diese Tendenz spiegelt sich auch in den von WALL et al. (1977) aus dem peruanischen und dem Benguela-Auftriebsgebiet untersuchten Proben wider. *P. americanum* ist im Untersuchungsgebiet relativ gleichmäßig verbreitet (**Abb. 12**). Ähnliche relative Häufigkeiten von *P. americanum* wie im peruanischen Auftriebsgebiet sind bisher nur aus den saisonalen Auftriebsgebieten vor Mauretanien, Chile und den Faeroer-Inseln beschrieben worden (DALE & FJELLSÅ, 1994). Allerdings wird *P. americanum* häufig nicht von den anderen runden braunen protoperidinioiden Zysten unterschieden.

*Brigantedinium* spp. dominiert ebenfalls die Dinozysten-Gemeinschaften in Regionen, in denen Nährstoffe durch fluviatilen Eintrag angereichert werden (MATSUOKA, 1987; DeVERNAL et al., 1991) und in Gebieten mit saisonaler oder permanenter Eisbedeckung (DALE, 1983), wie beispielsweise auf dem Ostgrönlandschelf (MATTHIESSEN, 1991) und im Arktischen Ozean (MUDIE, 1992). In diesen Regionen ist die Gemeinschaft der runden braunen Zysten allerdings nicht so divers wie im Untersuchungsgebiet, und es wurde *B.*

*simplex* nachgewiesen (DALE, 1983; MATTHIESSEN, 1991; MUDIE, 1992), die im Arbeitsgebiet nicht vorhanden ist. Die Diversität dieser Gruppe ist ein wesentliches Merkmal, in dem sich das peruanische Auftriebsgebiet von allen anderen Gebieten, die durch diese Zysten dominiert werden, unterscheidet. Die Zusammensetzung der Gemeinschaften kann daher als zusätzliches Kriterium benutzt werden, um Auftriebsgebiete von Regionen, in denen Nährstoffe durch Meereis oder fluviatilen Eintrag angereichert werden, zu unterscheiden.

Im Unterschied zu den Dinozysten-Gemeinschaften aus anderen Auftriebsgebieten ist die Dinozysten-Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet durch einen hohen Anteil von spinosen braunen Zysten, zu denen auch die Zyste Form A gehört, gekennzeichnet (**Abb. 12**). Außer der Zyste Form A, die auch im Benguela-Auftriebsgebiet beobachtet wurde (WALL et al., 1977), sind alle anderen spinosen, braunen Zysten bisher nicht oder nur in offener Nomenklatur beschrieben worden. Die spinosen braunen Zysten zeigen ebenso wie *Brigantedinium* spp. einen Trend zu höheren relativen und absoluten Häufigkeiten im Zentrum der Auftriebszelle, besonders klar spiegelt dies die Zyste Form A wider (**Abb. 12**). Diese Tendenz zeigen auch die Ergebnisse von WALL et al. (1977) aus dem peruanischen Auftriebsgebiet bei 15°S und aus dem Benguela-Auftriebsgebiet.

Die hohen Häufigkeiten und die hohe Diversität von spinosen, braunen Zysten sind das wesentliche Merkmal der Dinozysten-Gemeinschaft, in dem sich das ganzjährige peruanische Auftriebsgebiet von den saisonalen Auftriebsgebieten vor W-Afrika (MARRET, 1994a) und vor Kalifornien (MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS, 1991) unterscheidet. Ihre Verbreitung im Untersuchungsgebiet ist von der geographischen Position der aktiven Auftriebszelle abhängig. Daher sind sie neben *Brigantedinium* spp. die wichtigsten Anzeiger für den Auftrieb nährstoffreicher Wassermassen und die hohe "Fruchtbarkeit" der Oberflächenwassermassen.

Ein weiteres spinoses Taxon, das ebenfalls nicht aus anderen Auftriebsgebieten beschrieben worden ist, ist *P. hartmannii*. Im Untersuchungsgebiet weist auch *P. hartmannii* erhöhte relative und absolute Häufigkeiten im Zentrum und Randbereich der Auftriebszelle auf (**Abb. 12**). Daher scheinen *P. hartmannii* und die spinosen braunen Zysten im Arbeitsgebiet sehr ähnliche ökologische Ansprüche zu haben.

Auch *S. quanta* ist eine spinose Form, die aber im Untersuchungsgebiet deutlich seltener vorkommt (**Abb. 12**). DALE & FJELLSÅ (1994) beobachteten *S. quanta* mit relativen Häufigkeiten von bis zu 53% in kurzfristig vom Auftrieb beeinflussten Gebieten vor Mauretanien, Chile, Island und den Faeroer-Inseln. Im Gegensatz dazu, hat *S. quanta* im Untersuchungsgebiet, ebenso wie vor W-Afrika (MARRET, 1994a) und im Benguela-Auftriebsgebiet (WALL et al., 1977), nur sehr geringe Anteile (<2%) an der Zysten-Gemeinschaft. Es wird also ein Unterschied zwischen Gebieten, die nur periodisch vom

Auftrieb beeinflusst werden und küstennahen Auftriebsgebieten deutlich. Höhere relative Häufigkeiten von *S. quanta* in den Sedimentkernen, können daher einen Hinweis auf eine zunehmende Saisonalität im Auftriebsgeschehen und eine geringere Auftriebsintensität geben. Die einzige heterotrophe Art, die im Untersuchungsgebiet höhere Anteile an der Gemeinschaft außerhalb der Auftriebszelle hat, ist *P. kofoidii* (**Abb. 12**). Sie ist mit relativen Häufigkeiten von 35-40 % vor W-Afrika beobachtet worden (MARRET, 1994 a,b). Sie erreicht auch dort ihr Häufigkeitsmaximum außerhalb des eigentlichen Auftriebsgebietes. Aus anderen Auftriebsgebieten ist sie bisher nicht beschrieben worden. Im Unterschied zu den anderen heterotrophen Taxa scheint *P. kofoidii* in ihrer Verbreitung stärker von der Wassertemperatur beeinflusst zu werden und große Häufigkeiten, wie vor W-Afrika, nur in tropischen Wassermassen zu erreichen.

### 5.2.2 Das Vorkommen autotropher Arten

Die autotrophen Arten haben in den bisher untersuchten Auftriebsgebieten, ebenso wie im Arbeitsgebiet deutlich geringere Anteile an der Zysten-Gemeinschaft als die heterotrophen Arten (vergl. **Abb. 13**). Außerdem nehmen im Untersuchungsgebiet die relativen Häufigkeiten der autotrophen Arten mit zunehmendem Abstand zur Auftriebszelle zu.

Eine der wichtigsten autotrophen Gruppen ist in allen Gebieten *Spiniferites* spp., die im Untersuchungsgebiet hauptsächlich *S. bulloideus/ramosus*, *S. membranaceus* und *S. pachydermus* beinhaltet.

*S. bulloideus/ramosus* ist sowohl in den Sedimenten des Arbeitsgebietes als auch in den anderen Auftriebsgebieten relativ gleichmäßig verbreitet (WALL et al., 1977; MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS, 1991; MARRET, 1994a). Auch *S. pachydermus* kommt im gesamten Untersuchungsgebiet gleichmäßig vor und scheint kein Gebiet deutlich zu bevorzugen (**Abb. 13**). Ein Verbreitungsmuster von *S. pachydermus* ist aus den anderen Hochproduktionsgebieten nicht bekannt. *S. membranaceus* kommt im Untersuchungsgebiet, ebenso wie vor W-Afrika (MARRET, 1994a) nur außerhalb des eigentlichen Auftriebsgebietes vor. Demnach ist die Verbreitung der verschiedenen *Spiniferites*-Arten im Untersuchungsgebiet nicht vom küstennahen Auftrieb abhängig.

Eine Art, die in allen bisher untersuchten Auftriebsgebieten beobachtet wurde, ist *O. centrocarpum*. Die relativen Häufigkeiten von *O. centrocarpum* nehmen im Bereich aller untersuchter Auftriebsgebiete mit zunehmender Entfernung vom Zentrum zu (**Abb. 13**). Besonders deutlich zeigt sich dieser Trend in den Ergebnissen von WALL et al. (1977) aus dem peruanischen Auftriebsgebiet bei 15°S und aus dem Benguela-Auftriebsgebiet, wo *O. centrocarpum* mit Häufigkeiten von >80% die dominante Art außerhalb der Hochproduktionsgebiete ist. Größere Häufigkeiten von *O. centrocarpum* sind auch in geschützten



Buchten und Ästuaren mit geschichteten Wassermassen und einem erhöhten Nährstoffgehalt durch fluviatilen Eintrag (WALL et al., 1977) oder anthropogenen Einfluß (McMINN, 1990; DALE & FJELLSÅ, 1994) beobachtet worden. Offensichtlich kann *O. centrocarpum* in den turbulenten Oberflächenwassermassen der Auftriebsgebiete nicht mit den sich schnell reproduzierenden Diatomeen konkurrieren und wird in die nährstoffärmeren, stabiler geschichteten Wassermassen außerhalb dieser Gebiete abgedrängt. Dort gehen die Konzentrationen der Diatomeen wegen des abnehmenden Nahrungsangebotes und der zunehmenden Schichtung zurück, so daß das Nahrungsangebot für heterotrophe Zysten geringer wird. *O. centrocarpum* findet wegen des abnehmenden Konkurrenzdrucks in diesen Habitaten optimale Bedingungen vor, so daß die Produktion dieser Zysten zunimmt und *O. centrocarpum* die Gemeinschaft dominiert. Demzufolge charakterisiert *O. centrocarpum* im Bereich von Auftriebsgebieten die Wassermassen außerhalb der Auftriebszentren, die zwar gegenüber dem offenen Ozean deutlich erhöhte Nährstoffgehalte aufweisen aber stabiler geschichtet sind. Folglich sind im Untersuchungsgebiet bei reduzierter Windstärke und verminderter Zirkulation höhere Häufigkeiten von *O. centrocarpum* in den Sedimenten zu erwarten.

Die einzige autotrophe Art, die im Untersuchungsgebiet mit sehr geringen Häufigkeiten nur im Einflußbereich der Auftriebszelle vorkommt, ist *P. dalei* (Abb. 13). Sie ist außerdem vor W-Afrika vorhanden, wo sie ihre größten Häufigkeiten außerhalb des Auftriebsgebietes erreicht (MARRET, 1994a). *P. dalei* dominiert die Dinozysten-Gemeinschaften in den periodisch vom Auftrieb beeinflussten Wassermassen vor Island und den Faeroer-Inseln (MATTHIESSEN 1991, 1994). In anderen Gebieten zeigt *P. dalei* ein ähnliches Verbreitungsmuster wie *O. centrocarpum* (DALE, 1985; DeVERNAL et al., 1991; MARRET, 1994b) und ist in geschützten Buchten und Fjorden mit geschichteten Wassermassen häufig (DALE, 1976, 1985). Im Oslofjord und im Golf von St. Lawrence korrelieren höhere Häufigkeiten von *P. dalei* mit nährstoffreichen Oberflächenwassermassen (DeVERNAL et al., 1991; DALE & FJELLSÅ, 1994). *P. dalei* scheint daher in Hinsicht auf das Nährstoffangebot und vor allem auf die Hydrodynamik der Wassermassen, ähnliche ökologische Ansprüche aufzuweisen wie *O. centrocarpum*. Außerdem charakterisiert sie, ebenso wie *S. quanta*, Gebiete, die periodisch vom Auftrieb beeinflusst werden. Folglich kennzeichnen höhere Häufigkeiten von *P. dalei* eine geringere Intensität und höhere Saisonalität des Auftriebs.

*N. labyrinthus* kommt in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes regelmäßig vor und weist die geringsten relativen Häufigkeiten im Zentrum der Auftriebszelle auf (Abb. 13). MARRET (1994a) beobachtete vor W-Afrika eine deutliche Häufigkeitszunahme von *N. labyrinthus* mit dem Abstand zur Küste. Auch WALL et al. (1977) wiesen diese Art im pe-

ruanischen Auftriebsgebiet bei 15°S nur in den am weitesten von den Küste entfernten Proben nach. Da *N. labyrinthus* eine ozeanische Art ist (WALL et al., 1977; HARLAND, 1983; MATTHIESSEN, 1991), steht das Vorkommen auf dem Schelf in keinem direkten Zusammenhang mit der Auftriebszelle. Einzelne Exemplare dieser Art werden durch laterale Advektion in die Auftriebszelle transportiert, so daß *N. labyrinthus* als Indikator für den Einstrom ozeanischer Wassermassen in das Auftriebsgebiet benutzt werden kann.

### 5.2.3 Das Vorkommen weiterer Palynomorphen

Im Untersuchungsgebiet sind neben den Dinozysten verschiedene andere organisch-wandige Mikrossil-Gruppen beobachtet worden (vergl. **Abb. 14**), die in den anderen Auftriebsgebieten zum größten Teil nicht erfaßt worden sind. Im Folgenden wird daher versucht, die ökologischen Ansprüche der einzelnen Taxa und ihre Aussagekraft in Hinblick auf Änderungen im Auftriebsgeschehen mit Hilfe der Biologie der Organismen zu erarbeiten.

Foraminiferen-Tapeten dominieren die Palynomorphen-Gemeinschaften im Randbereich der untersuchten Auftriebszelle, im Zentrum wurden sie deutlich seltener beobachtet (**Abb. 14**). Im Golf von Kalifornien (CROSS et al., 1966) und vor der Küste NW-Afrikas (MELIA, 1984) sind Foraminiferen-Tapeten sehr häufig. In beiden Gebieten nehmen die Konzentrationen dieser Gruppe im Bereich starken Auftriebs zu. Daher vermuten STANCLIFFE (1989) und POWELL et al. (1990, 1992), daß die Häufigkeiten von Foraminiferen-Tapeten im Sediment ein Indikator für Auftriebsgebiete sind. ROCHON & DeVERNAL (1994) beobachteten eine Häufigkeitszunahme von Foraminiferen-Tapeten bei erhöhter Primärproduktion und höherer Akkumulation von organischem Kohlenstoff in der Labrador See. Im Untersuchungsgebiet kommen Foraminiferen-Tapeten deutlich häufiger im Randbereich der Auftriebszelle vor (**Abb. 14**). Die Ausbildung einer Sauerstoff-Minimum-Zone (SMZ) und die daraus resultierenden geringen Häufigkeiten von benthischen Foraminiferen (SCHIEBEL, unveröff. Daten) schränken im Zentrum des Auftriebs das Vorkommen von Foraminiferen-Tapeten im Sediment ein. Im Untersuchungsgebiet eignen sich Foraminiferen-Tapeten daher als ein Anzeiger für die Sauerstoffgehalte der SMZ.

Ebenfalls sehr häufig wurden Zoomorphenreste in den Sedimenten des Untersuchungsgebietes beobachtet (**Abb. 14**). Da die Zoomorphenreste von einer Vielzahl unterschiedlicher Organismen gebildet werden (vergl. **Anhang A**), ist es schwierig, genauere Aussagen zu der Ökologie dieser Gruppe zu machen. Erste Ansätze, verschiedene Zoomorphenreste im Sediment als Anzeiger für die Produktivität der Oberflächenwassermassen zu nutzen, machte VAN WAVEREN (1992, 1993). Sie konnte in den Sedimenten der

indonesischen Banda- und Java See zwei Gemeinschaften von Copepoden-Eiern beobachten, die unterschiedliche Nährstoffgehalte in den Oberflächen-Wassermassen widerspiegeln. Arbeiten an den rezenten Zooplankton-Gemeinschaften auf dem peruanischen Schelf zeigen, daß die Diversität und Häufigkeit des Zooplanktons mit dem Abstand zur Küste und damit zur aktiven Auftriebszelle zunimmt und im Bereich des Kontinentalhanges ein Maximum erreicht (SANTANDER BUENO, 1981). Dieses Bild spiegeln auch die relativen Häufigkeiten der Zoomorphenreste in den Sedimenten des Untersuchungsgebietes wider. Die Gründe für dieses Verbreitungsmuster konnte SAMYSHEV (1973) nachweisen. Er beobachtete, daß die Akkumulation von Zooplankton von der Auftriebsintensität abhängig ist. Bei starker Auftriebsintensität werden die Organismen mit dem Oberflächenwasser in weiter von der Küste entfernte Gebiete transportiert und bei schwacher Intensität halten sie sich im küstennahen Bereich der Auftriebszelle auf. Daher sind bei nachlassender Auftriebsintensität höhere Häufigkeiten von Zoomorphenresten in den Sedimenten aus dem Zentrum der Auftriebszelle zu erwarten.

Das Acritarch A ist im Zentrum und im Randbereich der aktiven Auftriebszelle sehr häufig (**Abb. 14**). Dieses Taxon ist bisher nicht beschrieben worden und seine biologische Zugehörigkeit ist unbekannt. Das Vorkommen des Acritarchen A ist im Untersuchungsgebiet offensichtlich an die nährstoffreichen Wassermassen der Auftriebszelle gebunden. Welche ökologischen Faktoren sein Verbreitungsmuster bestimmen, ist allerdings nicht bekannt.

Terrestrische Palynomorphe, wie Pollen, Sporen und Pflanzenreste sind regelmäßig im Untersuchungsgebiet beobachtet worden und weisen keine signifikanten Häufigkeitsunterschiede zwischen den einzelnen Gebieten auf (**Abb. 14**). Terrestrische Palynomorphe sind ein Bestandteil des allochthonen terrestrischen Materials, das äolisch und fluviatil in das Untersuchungsgebiet eingetragen wird. Daher zeigen größere Häufigkeiten dieser Gruppe einen stärkeren Transport von terrestrischem Material und eine Veränderung im Landklima, z.B. in der Richtung und Intensität der Passatwinde oder in der Niederschlagsmenge an der peruanischen Küste, an.

### **5.3 Synthese: Definition von Auftriebsgemeinschaften**

Die Palynomorphen-Gemeinschaften in küstennahen Auftriebsgebieten weisen charakteristische Merkmale auf. Diese ermöglichen es, Auftriebsgebiete von Regionen, in denen Nährstoffe durch Meereis oder fluviatilen Eintrag angereichert werden, zu unterscheiden und auch im Fossilen zu rekonstruieren. Darüber hinaus kann anhand der Dinozysten-Gemeinschaften zwischen saisonalem und ganzjährigem Auftrieb unterschieden werden.

Das wichtigste Merkmal der Palynomorphen-Gemeinschaften in Auftriebsgebieten ist die Dominanz heterotropher Arten. Im Gegensatz zu anderen nährstoffreichen Gebieten ist die Gemeinschaft dieser heterotrophen Dinozysten im Untersuchungsgebiet sehr divers und beinhaltet zahlreiche Taxa, die nur sporadisch in anderen Gebieten vorkommen.

Im Unterschied zu den saisonalen Auftriebsgebieten wurden im Arbeitsgebiet sehr hohe Dinozysten-Häufigkeiten ermittelt. Außerdem kommen zahlreiche Taxa, wie die spinosen braunen Zysten und *P. hartmannii* vor, die in den saisonalen Auftriebsgebieten nicht vorhanden sind.

Es lassen sich also Palynomorphen-Gemeinschaften definieren, die verschiedene Qualitäten des Auftriebs im Sediment widerspiegeln.

→ Die sehr hohe "Fruchtbarkeit" der Oberflächenwassermassen und die hohe Intensität des ganzjährigen küstennahen Auftriebs vor Peru ist durch hohe Zysten-Häufigkeiten, eine Dominanz und eine hohe Diversität von heterotrophen Arten definiert. Die wichtigsten Indikator-Arten dafür sind *Brigantedinium* spp., *P. americanum* und die spinosen braunen Zysten, vor allem die Zyste Form A. Im Randbereich der ganzjährigen Auftriebszelle sind ebenfalls hohe Häufigkeiten von Foraminiferen-Tapeten und Zoomorphenresten kennzeichnend.

→ Nährstoffreiche aber stabiler geschichtete Wassermassen, wie sie im Untersuchungsgebiet außerhalb der Auftriebszelle beobachtet werden, sind durch geringere Zysten-Häufigkeiten und höhere Häufigkeiten von autotrophen Arten, vor allem von *O. centrocarpum* definiert. *Brigantedinium* spp. ist ebenfalls ein wichtiges Mitglied der Zysten-Gemeinschaft.

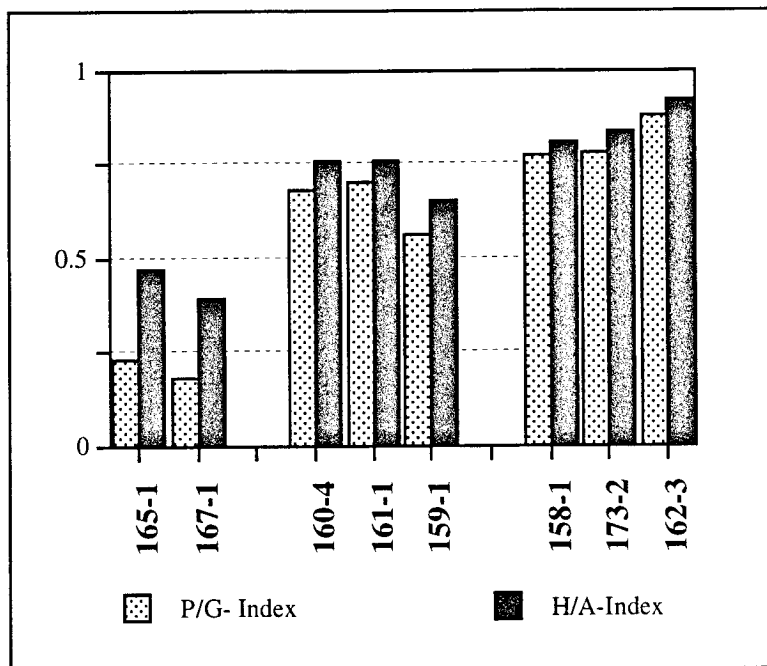
→ Die geringere Auftriebsintensität und -produktivität von saisonalen oder periodisch vom Auftrieb beeinflussten Gebieten sind durch geringe absolute Zysten-Häufigkeiten und höhere Häufigkeiten von Arten, wie *S. quanta* und *P. dalei* definiert. Außerdem sind die spinosen braunen Zysten nicht vorhanden.

### 5.3.1 Dinozysten als Indikatoren für das Auftriebsgeschehen: Der H/A-Index

In der Literatur wird der sogenannte P/G-Index benutzt, um Paläo-Produktivitätsbedingungen zu rekonstruieren (LEWIS et al., 1990; POWELL et al., 1990; ESHET et al., 1994). Dieser Index wurde von LEWIS et al. (1990) eingeführt, um das quartäre Auftriebsgeschehen vor der peruanischen Küste zu rekonstruieren. Er wird aus dem Verhältnis von peridinioiden (P-Zysten) zu gonyaulacoiden (G-Zysten) gebildet:  $P/G = (P-G)/(P+G)$  (LEWIS et al., 1990). Dabei wird vorausgesetzt, daß sich die peridinioiden Dinoflagellaten heterotroph ernähren, während die gonyaulacoiden Dinoflagellaten ausschließlich autotroph sind. LEWIS et al.

(1990) beziehen sich mit diesem Index auf die Klassifikation von peridinioiden Zysten nach EVITT (1985). Diese baut allerdings ausschließlich auf morphologischen Unterschieden und nicht verschiedenen ökologischen Ansprüchen auf. So sind einige der P-Zysten von LEWIS et al. (1990) und POWELL et al. (1990), wie beispielsweise *P. dalei* autotroph, während heterotrophe Arten, die nicht zu der Familie *Peridinium* gehören, wie beispielsweise *P. kofoidii* und die spinosen braunen Zysten nicht erfaßt worden. Daher sollte zur Charakterisierung rezenter und fossiler Gemeinschaften nach DALE & FJELLSÅ (1994) statt des P/G-Indexes das Verhältnis von heterotrophen zu autotrophen Arten, der H/A-Index, herangezogen werden, um Aussagen über die Produktivität der Wassermassen machen zu können.

Beide Indizes sind in **Abb. 16** für die Oberflächensedimente des Untersuchungsgebietes dargestellt. Vor allem in den Proben außerhalb der Auftriebszelle zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Indizes. In diesen Proben spiegelt der P/G-Index höhere Anteile von autotrophen Arten als der H/A-Index wider. Dies ist darauf zurückzuführen, daß zahlreiche heterotrophe Arten des Untersuchungsgebietes nicht zu den peridinioiden Dinozysten gehören und deshalb mit dem P/G-Index nicht erfaßt wurden.



**Abb. 16:** P/G-Index im Vergleich zum H/A-Index in den Oberflächenproben des Untersuchungsgebietes angeordnet von NW-SE.

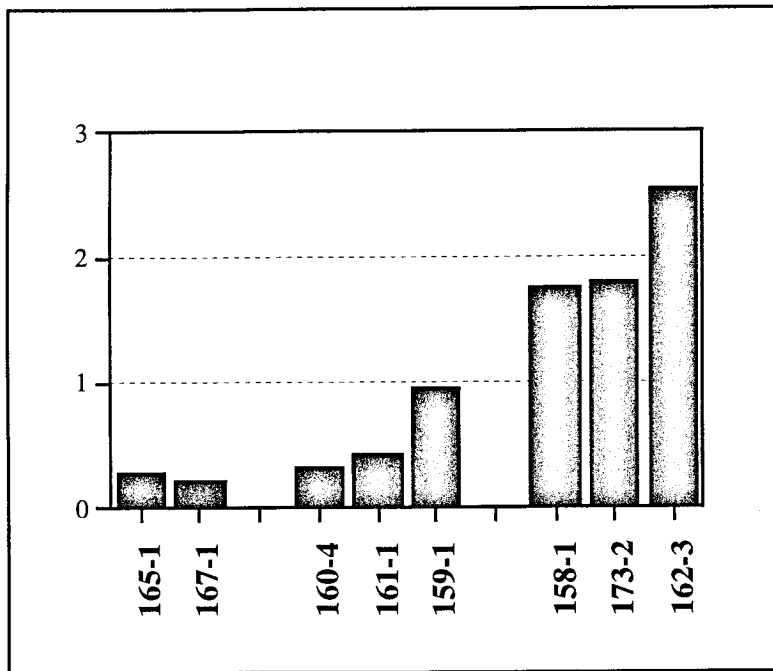
Um die Produktivität der aktiven Auftriebszelle im Untersuchungsgebiet noch deutlicher zu kennzeichnen, bietet sich ein H/A-Index an, der auch die absoluten Häufigkeiten von Dinozysten, die im Arbeitsgebiet ein wesentliches Merkmal der aktiven Auftriebszelle sind,



einschließt. Dieser Index ist in **Abb. 17** dargestellt und wurde folgendermaßen berechnet:

$$H/A = \frac{(H-A)}{(H+A)} \times \frac{\text{Ind.}}{(\text{g. Sed.} \times 100.000)}$$

Ein positiver H/A-Index steht für eine Dominanz von heterotrophen, ein negativer H/A-Index für eine Dominanz von autotrophen Arten.



**Abb. 17:** Modifizierter H/A-Index in den Oberflächenproben des Untersuchungsgebietes angeordnet von NW-SE.

Der H/A-Index weist ein klares Maximum im Zentrum der aktiven Auftriebszelle auf (**Abb. 17**) und ist daher ein Anzeiger für eine hohe Produktivität- und Intensität des Auftriebs.

Ein H/A-Index von  $>0.5$  ist kennzeichnend für die Sedimente des Zentrums der Auftriebszelle und daher für eine hohe Intensität und Produktivität des küstennahen Auftriebs.

Ein H/A-Index von  $0 - 0.5$  charakterisiert die Sedimente außerhalb der Auftriebszelle, also eine geringere Auftriebsintensität.

Ein negativer Index ist kennzeichnend für Wassermassen, die nicht vom Auftrieb beeinflusst werden.

## 6. Palynomorphen-Gemeinschaften in den Sedimentkernen

Es wurde ein E-W-Profil durch die gegenwärtig aktive Auftriebszelle vor Callao (vergl. **Kap. 3.1.2**) bearbeitet. Die stratigraphische Gliederung der Sedimentkerne wurde zum Teil mit Hilfe der Palynomorphen-Verteilung vorgenommen. Die Ergebnisse der Sedimentkernuntersuchungen werden deshalb in diesem Kapitel gegen die Teufe dargestellt. Das stratigraphische Modell wird anschließend vorgestellt.

Die Palynomorphen-Verteilungen der Sedimentkerne wurden in mehrere Vergesellschaftungstypen gegliedert, die anhand des H/A-Indexes und der absoluten Dinozysten-Häufigkeiten definiert sind (**Tab. 6**). In Abhängigkeit von der Position der Sedimentkerne in Relation zur gegenwärtig aktiven Auftriebszelle wurden die Vergesellschaftungstypen mit dem Kürzel **Z** für Zentrum, **R** für Randbereich und **A** für außerhalb der Auftriebszelle versehen.

**Tab. 6:** Merkmale der Dinozysten-Gemeinschaften anhand derer die Vergesellschaftungstypen definiert wurden.

	H/A-Index	Absolute Dinozysten-Häufigkeiten [Ind./ g Sed.]
<b>Vergesellschaftungstyp I</b>	> 0.5	> 50.000
<b>Vergesellschaftungstyp II</b>	0 - 0.5	< 50.000
<b>Vergesellschaftungstyp III</b>	< 0	< 50.000

Die einzelnen Vergesellschaftungstypen sind durch unterschiedliche Organismen-Gemeinschaften gekennzeichnet, die im Folgenden vorgestellt werden.

### 6.1 Zentrum der Auftriebszelle (Sedimentkerne 173 und 158)

Die Palynomorphen-Verteilungen der Sedimentkerne 173 und 158 aus dem Zentrum der Auftriebszelle sind in **Abb. 18** und **19** dargestellt. Beide Sedimentkerne weisen einen Hiatus auf. Im Sedimentkern 173 wurde dieser Hiatus in 440 cm Teufe, im Sedimentkern 158 in 340 cm Teufe beobachtet.

Mit Hilfe der Vergesellschaftungstypen lassen sich beide Sedimentkerne in drei verschiedene Abschnitte gliedern (**Abb. 18, 19**), die sich durch markante Änderungen in den Organismen-Gemeinschaften voneinander unterscheiden.

Im **Vergesellschaftungstyp IZ** ist *Brigantedinium* spp. sehr häufig. *P. americanum* und die spinosen braunen Zysten kommen ebenfalls häufig vor. Alle anderen heterotrophen Taxa sind

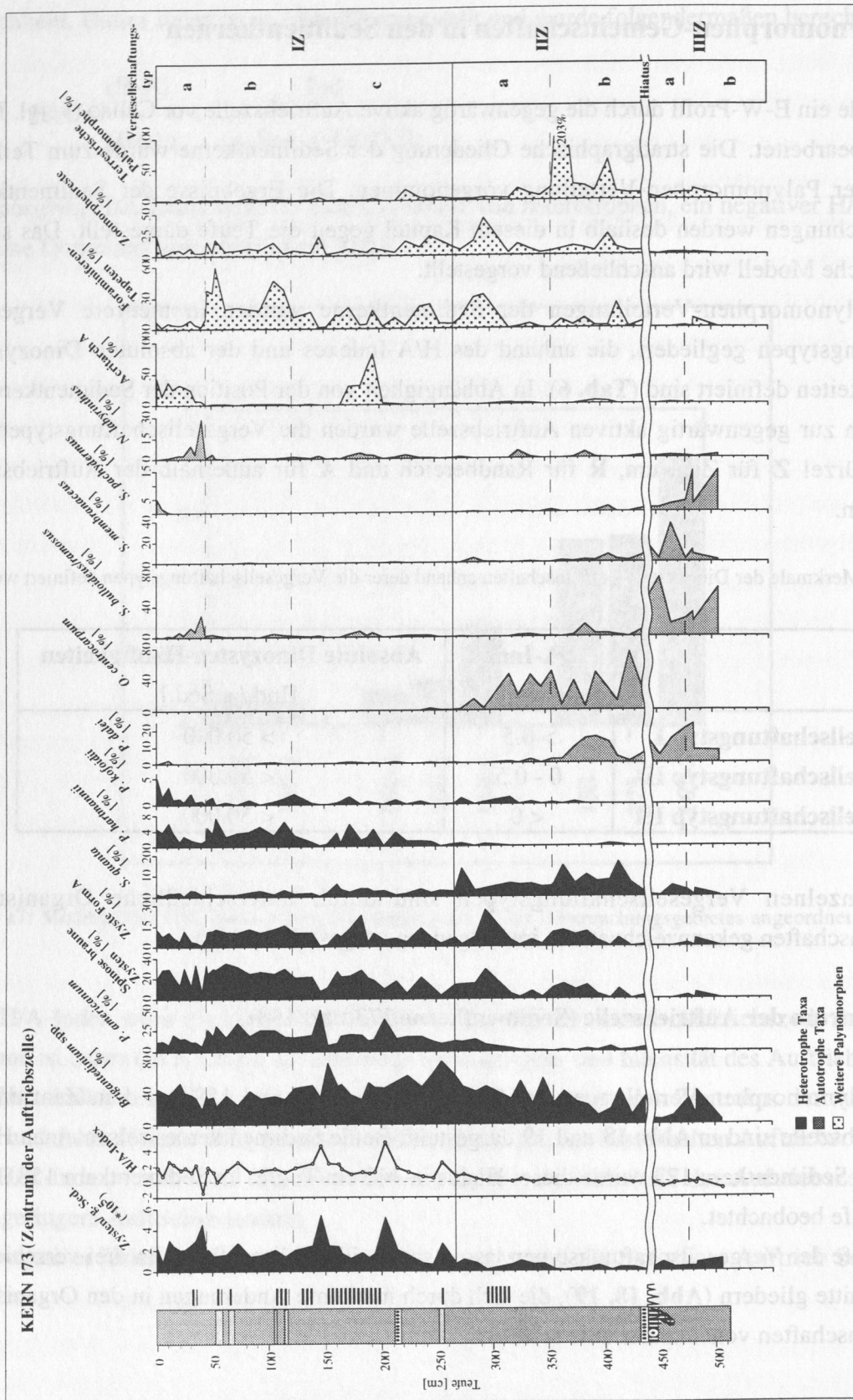


Abb. 18: Lithologien, absolute Dinozysten-Häufigkeiten und relative Häufigkeiten ausgewählter Taxa im Kern 173 aus dem Zentrum der Auftriebszelle. Die Schlangenlinie markiert den Hiatus.

regelmäßig vorhanden. Von den autotrophen Arten sind *S. bulloideus/ramosus* und *N. labyrinthus* selten bis regelmäßig nachgewiesen worden. Foraminiferen-Tapeten und Zoomorphenreste wurden häufig beobachtet. Terrestrische Palynomorphen kommen selten bis regelmäßig vor (**Abb. 18, 19**).

Die Organismen-Gemeinschaften des Vergesellschaftungstyps **IZ** weisen mehrere Besonderheiten auf, mit deren Hilfe dieser Abschnitt weiter untergliedert werden kann.

Im oberen Bereich (**IZa**) erreichen *S. bulloideus/ramosus*, *N. labyrinthus* und das Acritarch A Häufigkeitsmaxima. Im Sedimentkern 173 dominieren in 40 cm Teufe *S. bulloideus/ramosus* und *N. labyrinthus* sogar die Gemeinschaft und der H/A-Index ist negativ (**Abb. 18**).

Der mittlere Bereich (**IZb**) ist durch die höchsten relativen Häufigkeiten von spinosen, braunen Zysten, insbesondere der Zyste Form A, gekennzeichnet. Foraminiferen-Tapeten haben mit >20 % einen deutlich höheren Anteil an der Gemeinschaft als in den anderen beiden Abschnitten.

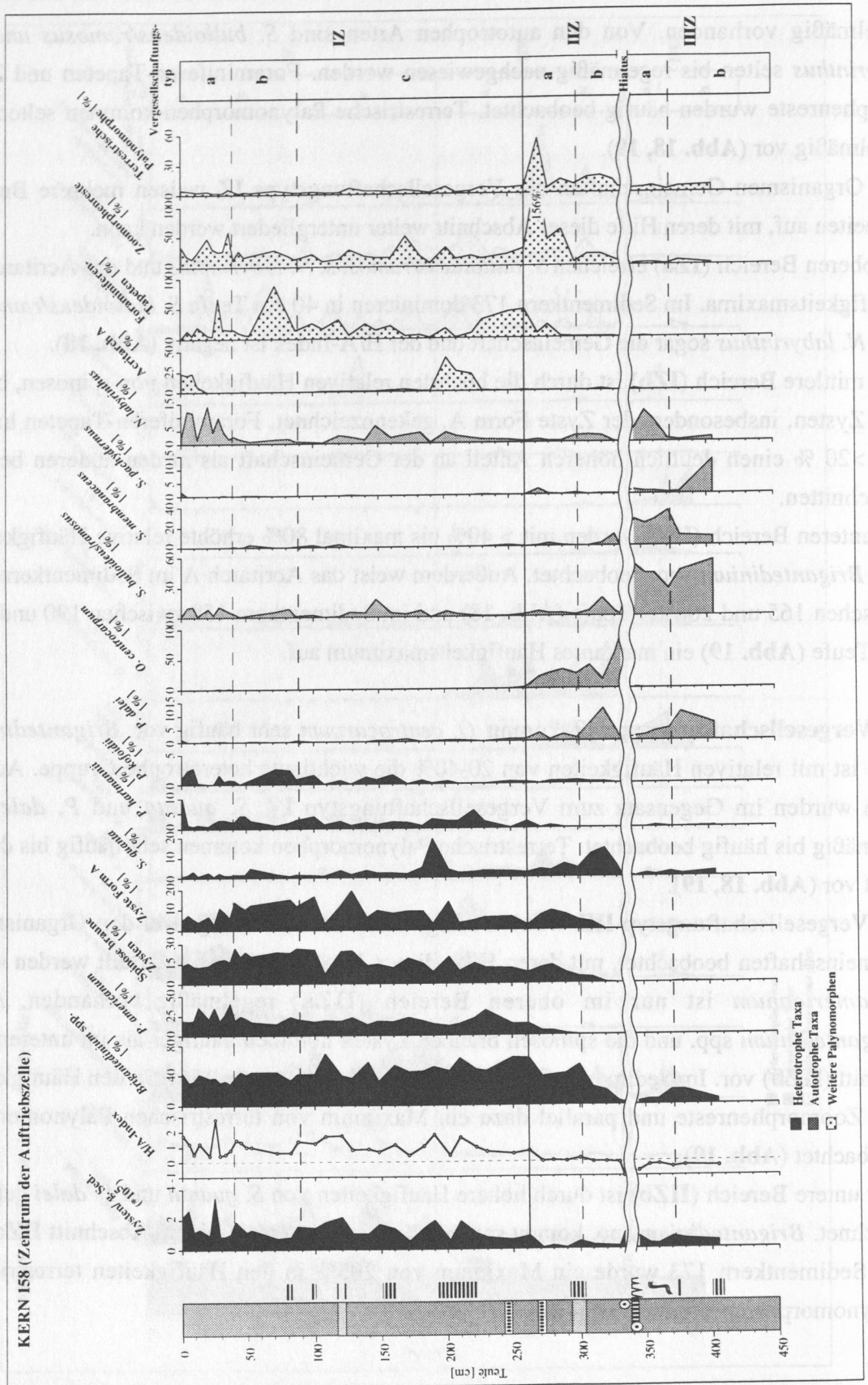
Im unteren Bereich (**IZc**) wurden mit > 40% bis maximal 80% erhöhte relative Häufigkeiten von *Brigantedinium* spp. beobachtet. Außerdem weist das Acritarch A im Sedimentkern 173 zwischen 165 und 200 cm Teufe (**Abb. 18**) und im Sedimentkern 158 zwischen 190 und 240 cm Teufe (**Abb. 19**) ein markantes Häufigkeitsmaximum auf.

Im Vergesellschaftungstyp **IIZ** kommt *O. centrocarpum* sehr häufig vor. *Brigantedinium* spp. ist mit relativen Häufigkeiten von 20-40% die wichtigste heterotrophe Gruppe. Außerdem wurden im Gegensatz zum Vergesellschaftungstyp **IZ**, *S. quanta* und *P. dalei* regelmäßig bis häufig beobachtet. Terrestrische Palynomorphen kommen sehr häufig bis dominant vor (**Abb. 18, 19**).

Im Vergesellschaftungstyp **IIZ** wurden einige markante Änderungen in den Organismen-Gemeinschaften beobachtet, mit deren Hilfe dieser Abschnitt weiter unterteilt werden kann. *P. americanum* ist nur im oberen Bereich (**IIZa**) regelmäßig vorhanden. Auch *Brigantedinium* spp. und die spinosen braunen Zysten kommen häufiger als im unteren Abschnitt (**IIZb**) vor. Im Sedimentkern 158 wurde ein Maximum von 156% in den Häufigkeiten der Zoomorphenreste und parallel dazu ein Maximum von terrestrischen Palynomorphen beobachtet (**Abb. 19**).

Der untere Bereich (**IIZb**) ist durch höhere Häufigkeiten von *S. quanta* und *P. dalei* gekennzeichnet. *Brigantedinium* spp. kommt mit  $\pm 20\%$  deutlich seltener als im Abschnitt **IIZa** vor. Im Sedimentkern 173 wurde ein Maximum von 203% in den Häufigkeiten terrestrischer Palynomorphen nachgewiesen (**Abb. 18**).





**Abb. 19.** Lithologien, absolute Dinozysten-Häufigkeiten und relative Häufigkeiten ausgewählter Taxa im Kern 158 aus dem Zentrum der Auftriebszelle. Die Schlangelinie markiert den Hiatus.



Die Dinozysten-Gemeinschaft des **Vergesellschaftungstyps IIIZ** wird von verschiedenen Arten der Gattung *Spiniferites* dominiert. Mit relativen Häufigkeiten von 40% ist *S. bulloideus/ramosus* die wichtigste Art (**Abb. 18, 19**). Außerdem kommen *S. membranaceus*, *S. pachydermus* und *P. dalei* häufig vor. Von den heterotrophen Taxa ist nur noch *Brigantedinium* spp. häufig nachgewiesen worden. Die anderen organisch-wandigen Mikrofossilien sind mit geringen relativen Häufigkeiten vorhanden.

Die Häufigkeitskurven von *S. membranaceus* und *S. pachydermus* zeigen einen inversen Verlauf, so daß auch der Vergesellschaftungstyp **IIIZ** in zwei Abschnitte gegliedert werden kann. Im oberen Abschnitt (**IIIZa**) dominieren *S. bulloideus/ramosus* und *S. membranaceus* die Gemeinschaft.

Im unteren Bereich (**IIIZb**) wurde *S. membranaceus* seltener beobachtet und *S. pachydermus* kommt häufiger vor. Außerdem sind *Brigantedinium* spp. und im Sedimentkern 158 *P. dalei* häufiger vorhanden als im Abschnitt (**IIIZa**) (**Abb. 19**).

## 6.2 Randbereich der Auftriebszelle (Sedimentkern 159)

Die Häufigkeitsverteilungen der Palynomorphen des Sedimentkernes 159 sind in der **Abb. 20** dargestellt. Der Sedimentkern weist zwei Hiaten in 63 cm und 98 cm Teufe auf. Der Hiatus in 98 cm Teufe ist wie in den Sedimentkernen 173 und 158 durch einen Hartgrund charakterisiert.

Mit Hilfe der Vergesellschaftungstypen kann der Sedimentkern 159 in 5 verschiedene Abschnitte untergliedert werden.

Die Organismen-Gemeinschaft des **Vergesellschaftungstyps IRa** entspricht in ihrer Zusammensetzung der des Vergesellschaftungstyps **IZa**.

Unterschiede zwischen den beiden Vergesellschaftungstypen werden in den relativen Häufigkeiten einzelner Arten deutlich. *Brigantedinium* spp. kommt im Vergesellschaftungstyp **IRa** (**Abb. 20**) häufiger vor als im Vergesellschaftungstyp **IZa** (**Abb. 18, 19**). *P. americanum* und die spinosen braunen Zysten sind seltener vorhanden. Zoomorphenreste wurden häufiger beobachtet.

Die Zusammensetzung der Palynomorphen-Gemeinschaft des **Vergesellschaftungstyps IIRa** stimmt im wesentlichen mit der des Vergesellschaftungstyp **IIZa** überein. Im Unterschied zu Vergesellschaftungstyp **IIZa** (**Abb. 18, 19**) sind im Vergesellschaftungstyp **IIRa** *S. bulloideus/ramosus* und der Acritarch A regelmäßig vorhanden (**Abb. 20**). *Brigantedinium* spp. kommt häufiger vor als im Vergesellschaftungstyp **IIZa**. Ebenso wie im Vergesellschaftungs-

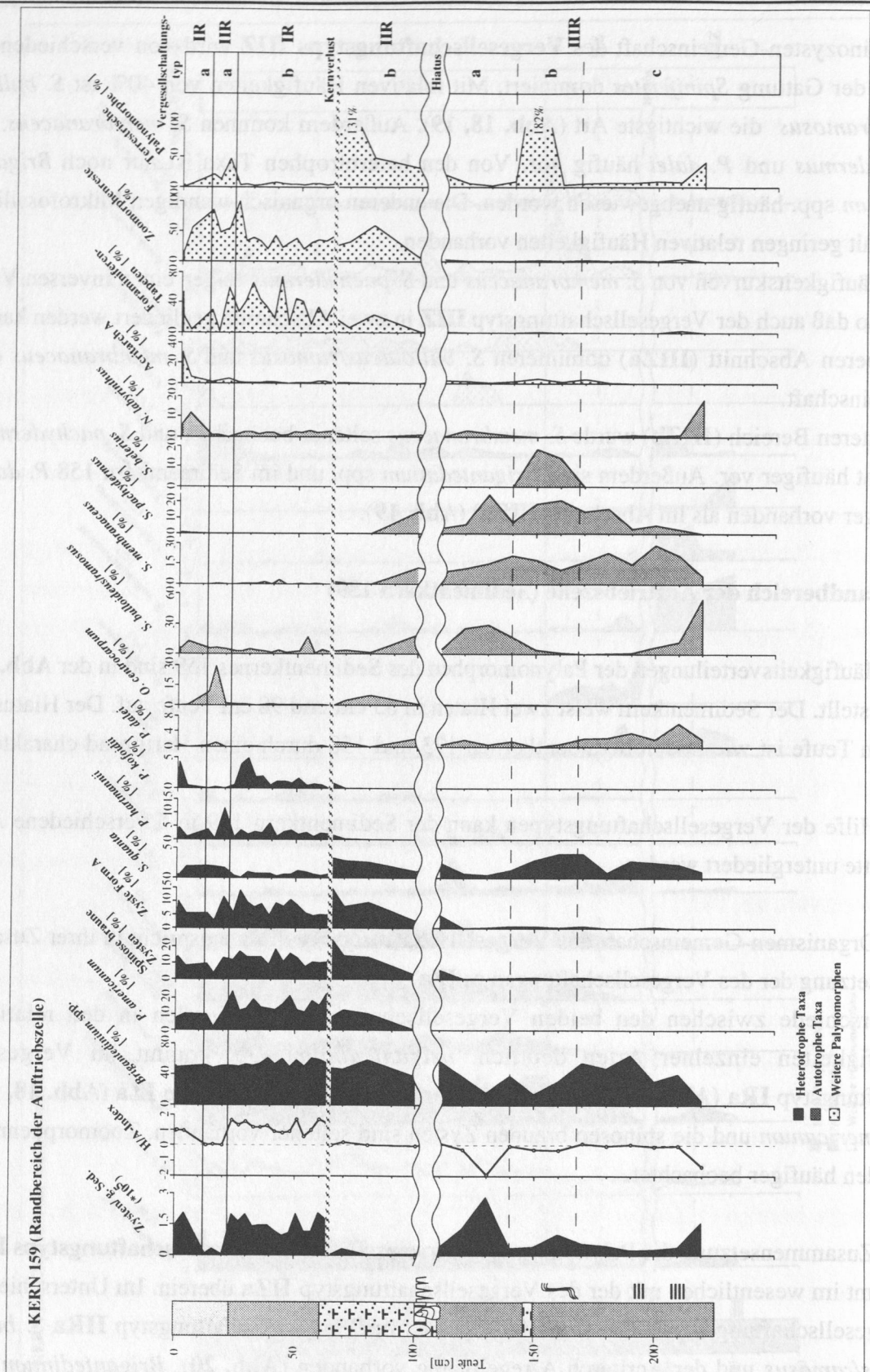


Abb. 20: Lithologien, absolute Dinozysten-Häufigkeiten und relative Häufigkeiten ausgewählter Taxa im Kern 159 aus dem Randbereich der Auftriebszelle. Die Schlangenlinie markiert den Hiatus.

typ **IIZa** des Kernes 158 (**Abb. 19**) wurden Häufigkeitsmaxima von Zoomorphenresten und terrestrischen Palynomorphen beobachtet.

Die Organismen-Gemeinschaft des **Vergesellschaftungstyps IRb** entspricht der des Vergesellschaftungstyps **IZb**. Die relativen Häufigkeiten der spinosen braunen Zysten, vor allem der Zyste Form A, sind geringer als im Vergesellschaftungstyp **IZb**.

Im **Vergesellschaftungstyp IIRb** sind ebenso wie im Vergesellschaftungstyp **IIZ** terrestrische Palynomorphen sehr häufig bis dominant vorhanden. Die relativen Häufigkeiten von *O. centrocarpum*, *P. dalei* und *S. quanta* sind im Vergleich zum Vergesellschaftungstyp **IIZ** deutlich geringer. *Brigantedinium* spp. ist häufiger vorhanden. Im Unterschied zum Vergesellschaftungstyp **IIZ** wurde an der Basis des Vergesellschaftungstyps **IIRb** eine Häufigkeitszunahme von *S. bulloideus/ramosus*, *S. pachydermus* und *S. membranaceus* beobachtet (**Abb. 20**). Außerdem wird das Sediment in diesem Abschnitt aus einem sandigen Foraminiferenschlamm gebildet, während das Sediment im Bereich des Vergesellschaftungstyps **IIZ** aus Diatomeen-reichen Schlämmen besteht.

Der **Vergesellschaftungstyp IIIR** wird ebenso wie der Vergesellschaftungstyp **IIIIZ** durch verschiedene Arten der Gattung *Spiniferites* dominiert. Im Unterschied zum Vergesellschaftungstyp **IIIIZ** kommt *S. quanta* durchgehend regelmäßig vor (**Abb. 20**). *P. dalei* ist seltener vorhanden. Außerdem kommt in diesem Vergesellschaftungstyp *S. belerius*, eine Art, die in den Oberflächensedimenten nicht und in den anderen Sedimentkernen selten beobachtet worden ist, vor.

Der obere Bereich (**IIIRa**) des Vergesellschaftungstyps **IIIR** entspricht im wesentlichen dem Vergesellschaftungstyp **IIIIZa**. *S. pachydermus* kommt in diesem Abschnitt mit höheren relativen Häufigkeiten vor als im Vergesellschaftungstyp **IIIIZa**. In 130 cm Teufe wurde ein Maximum in den absoluten Dinozysten-Häufigkeiten von > 150.000 [Ind./g. Sed.] ermittelt (**Abb. 20**).

Eine Organismen-Gemeinschaft wie im Abschnitt (**IIIRb**) ist in den Sedimentkernen aus dem Zentrum der Auftriebszelle nicht beobachtet worden. In diesem Bereich kommt *S. belerius* häufig vor (**Abb. 20**). Die relativen Häufigkeiten von *S. bulloideus/ramosus* nehmen in diesem Abschnitt deutlich ab. Terrestrische Palynomorphen dominieren in 150 cm Teufe mit 182 % die Gemeinschaft.

Im unteren Abschnitt (**IIIRc**) nehmen die relativen Häufigkeiten von *Brigantedinium* spp. auf 40% zu. Im Verlauf dieses Abschnittes ist außerdem eine Häufigkeitszunahme von *P. dalei* und eine Abnahme von *S. pachydermus* zu beobachten. An der Basis dominieren *S. bulloideus/ramosus* und *N. labyrinthus* die Dinozysten-Gemeinschaften (**Abb. 20**).



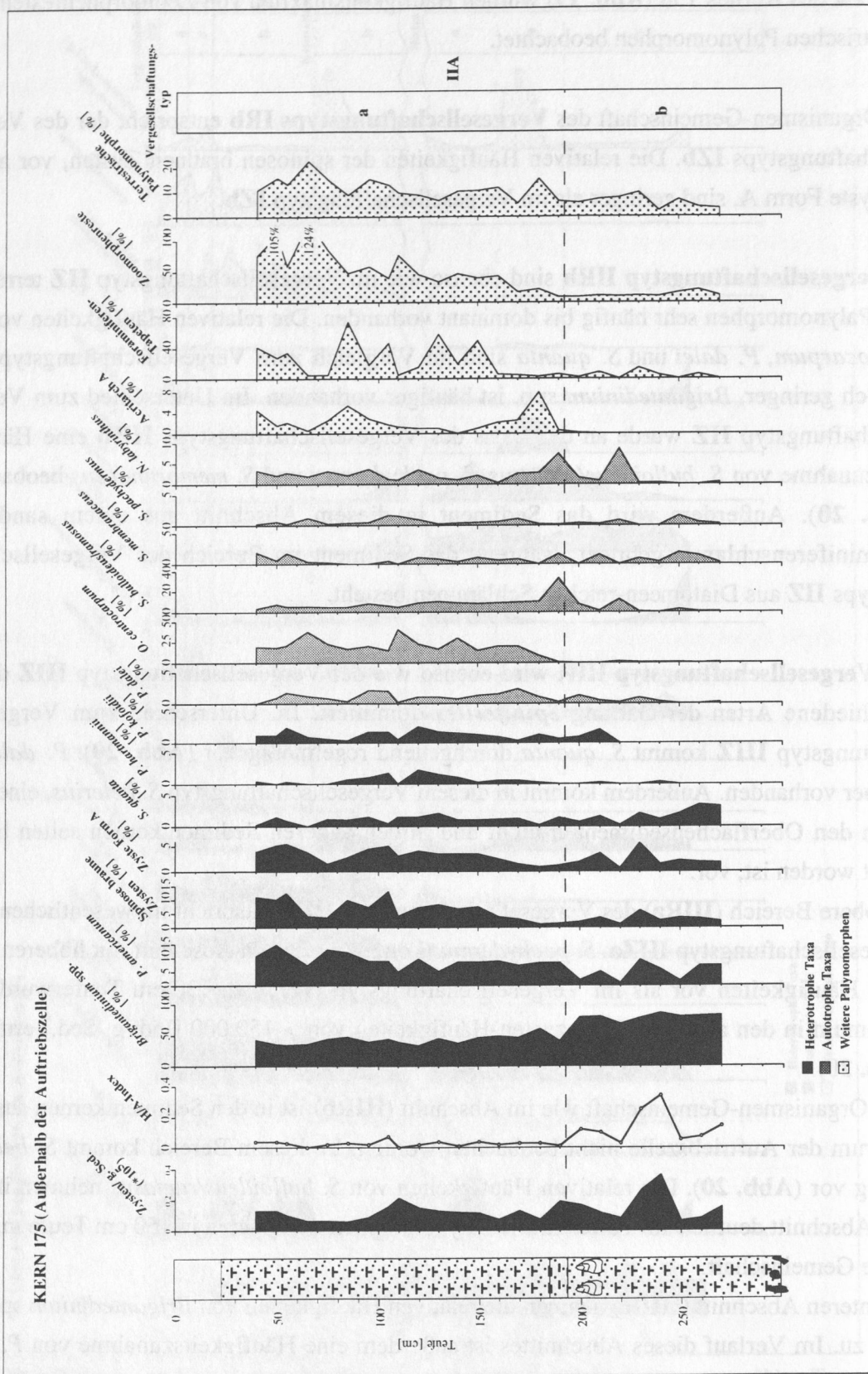


Abb. 21: Lithologien, absolute Dinozysten-Häufigkeiten und relative Häufigkeiten ausgewählter Taxa im Kern 175 außerhalb der Auftriebszelle.

### 6.3 Außerhalb der Auftriebszelle (Sedimentkern 175)

Im Vergleich zu den Sedimentkernen aus dem Einflußbereich der Auftriebszelle ist der Sedimentkern 175 durch sandige, foraminiferenreiche Schlämme gekennzeichnet und wesentlich homogener aufgebaut. Es wurde nur der Vergesellschaftungstyp II (Abb. 21) beobachtet, der in zwei Abschnitte unterteilt werden konnte.

Die Zusammensetzung der Palynomorphen-Gemeinschaft des **Vergesellschaftungstyps IIa** stimmt im wesentlichen mit der des Vergesellschaftungstyps **IIa** (Abb. 18, 19) überein. Im Vergleich zu dem Vergesellschaftungstyp **IIa** kommen *S. bulloideus/ramosus* und *N. labyrinthus* regelmäßig vor und *S. membranaceus* und *S. pachydermus* sind durchgehend vorhanden (Abb. 21). *P. americanum* wurde häufiger beobachtet als im Vergesellschaftungstyp **IIa**. Zoomorphenreste und Foraminiferen-Tapeten kommen ebenfalls häufiger vor. Terrestrische Palynomorphen sind seltener vorhanden.

Die Zusammensetzung der Organismen-Gemeinschaft des **Vergesellschaftungstyps IIb** unterscheidet sich deutlich von der Gemeinschaft des Vergesellschaftungstyps **II** (Abb. 18, 19) und **III** (Abb. 20). Die Palynomorphen-Gemeinschaft wird mit relativen Häufigkeiten von  $\pm 70\%$  durch *Brigantedinium* spp. dominiert (Abb. 21). Die anderen heterotrophen Taxa kommen regelmäßig vor. *O. centrocarpum* wurde nur vereinzelt beobachtet. *S. bulloideus/ramosus* und *N. labyrinthus* sind nur im oberen Bereich dieses Abschnittes regelmäßig vorhanden. Terrestrische Palynomorphen sind regelmäßig bis häufig beobachtet worden.

Im Vergleich zum Vergesellschaftungstyp **IIa** nehmen die absoluten Dinozysten-Häufigkeiten und der H/A-Index im Vergesellschaftungstyp **IIb** leicht zu. Die relativen Häufigkeiten der Foraminiferen-Tapeten und der Zoomorphenreste sind gegenüber dem Vergesellschaftungstyp **IIa** deutlich reduziert (Abb. 21).

### 6.4 Alterseinstufung der bearbeiteten Sedimentkerne

Für die untersuchten Sedimentkerne 173, 159 und 175 liegen insgesamt 9 absolute Altersdatierungen vor (vergl. Tab. 3).

Zusätzlich zu den AMS-<sup>14</sup>C-Datierungen wurde der in den Sedimentkernen 173, 158 und 159 nachgewiesene Hiatus zur stratigraphischen Einstufung der Sedimentkernprofile herangezogen. Dieser Hiatus wurde in allen bisher untersuchten Sedimentkernen aus dem Arbeitsgebiet beobachtet (DeVRIES & PEARCY, 1982; REIMERS & SUESS, 1983a,b; SUESS et al., 1987) und umfaßt den Zeitraum von ungefähr 6000 bis 10.000 J.v.h.. Der Hiatus wurde des-



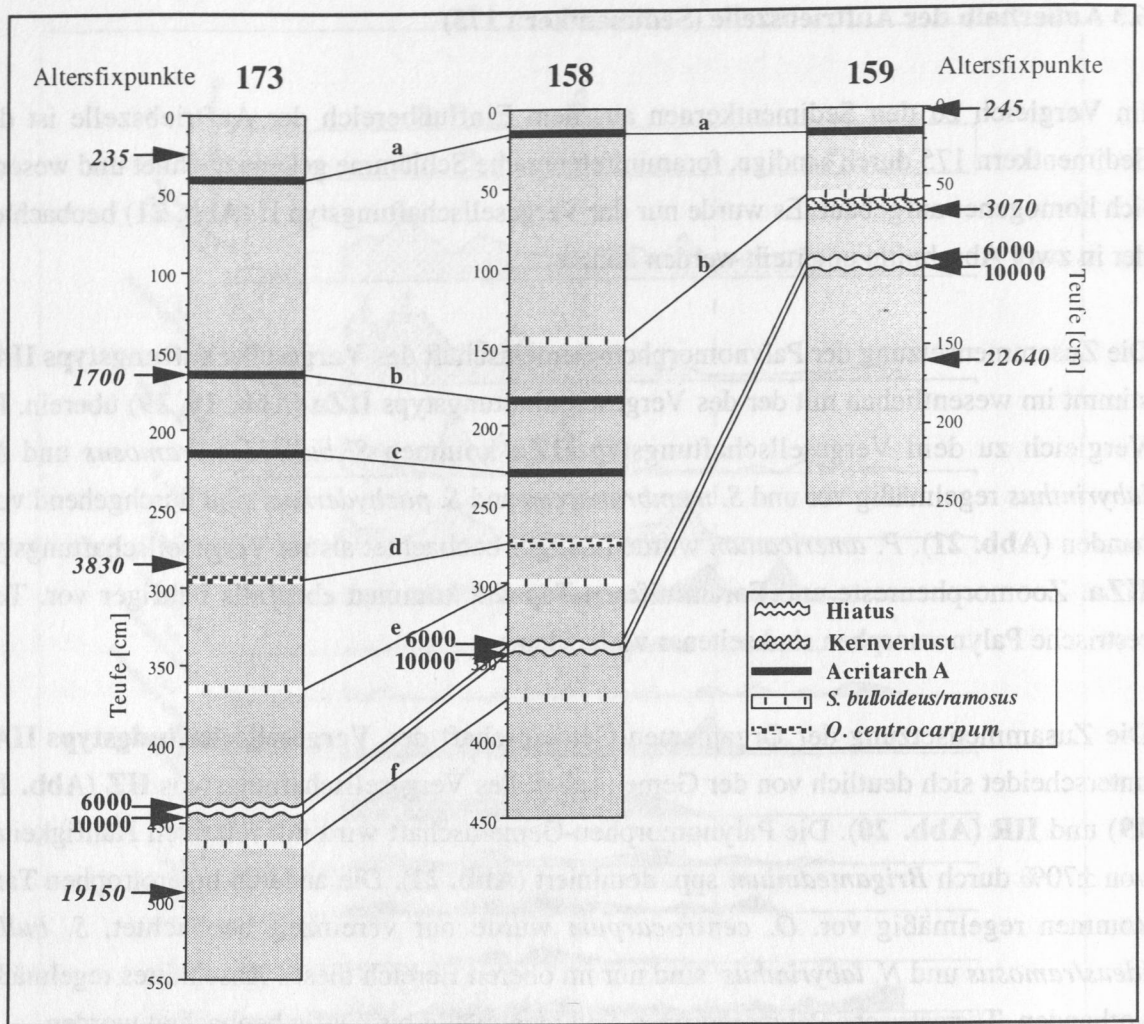


Abb. 22: Stratigraphische Korrelation der bearbeiteten Sedimentkerne aus dem Einflußbereich der Auftriebszelle mit AMS - <sup>14</sup>C - Altern.

Tab. 7: Stratigraphische Fixpunkte zur Korrelation der Sedimentkerne.

Ereignis	Kern 173 Teufe [cm]	Kern 158 Teufe [cm]	Kern 159 Teufe [cm]	Alter [J.v.h.]
a: Aussetzen Acritarch A	41	25	24	402
b: Häufigkeitsmaximum <i>S. bulloideus/ramosus</i>	--	148	54	1419
c: Einsetzen Acritarch A	165	182	--	1700
d: Aussetzen Acritarch A	214	230	--	2562
e: Einsetzen <i>O. centrocarpum</i> , Minimum in absoluten Dinozysten-Häufigkeiten	295	272	--	3956
f: Einsetzen <i>S. bulloideus/ramosus</i>	365	300	--	4943
Top Hiatus	440	340	98	6000
Basis Hiatus	444	342	100	10.000
g: Häufigkeitsminimum <i>S. bulloideus/ramosus</i>	463	371	--	13.477
Häufigkeitsmaximum <i>S. membranaceus</i>				

halb als stratigraphischer Marker benutzt und auf den Zeitraum von 6000 bis 10.000 J.v.h gesetzt. Eine genauere Datierung des Hiatus war aufgrund der hohen Karbonatlösung im Untersuchungsgebiet nicht möglich. Die Alterseinstufung der Sedimentkerne 173, 159 und 175 wurde durch lineare Interpolation zwischen den einzelnen AMS-<sup>14</sup>C-Altern und den Altersfixpunkten des Hiatus vorgenommen und ist dem Datenanhang zu entnehmen.

Da für den Sedimentkern 158 keine AMS-<sup>14</sup>C-Alter vorliegen, wurde dessen Alterseinstufung mittels biostratigraphischer Korrelation zu dem Sedimentkern 173 vorgenommen (**Abb. 22**). In beiden Sedimentkernen wurden die gleichen Organismen-Gemeinschaften beobachtet (vergl. **Kap. 6.2**). Aufgrund der räumlichen Nähe der Sedimentkerne kann außerdem eine Zeittransgression im Vorkommen der Organismen ausgeschlossen werden. Zusätzliche Altersfixpunkte liefert der im Sedimentkern 158 in 340 cm Teufe ausgebildete Hiatus. Die zur Korrelation mit dem Sedimentkern 173 herangezogenen Ereignisse, deren Teufe und Alter sind in der **Tab. 7** dargestellt. Die für den Sedimentkern 158 ermittelten Analog-Alter wurden ebenfalls linear interpoliert und sind dem Datenanhang zu entnehmen.

Die Dauer des im Sedimentkern 159 durch Kernverlust in 63 cm Teufe entstandenen Hiatus wurde ebenfalls durch die biostratigraphische Korrelation ermittelt (**Abb. 22, Tab. 7**), da am Top des Hiatus kein absolutes Alter vorliegt. Die Korrelation wurde mit Hilfe des in 54 cm Teufe beobachteten Häufigkeitsmaximum von *S. bulloideus/ramosus* zu dem im Sedimentkern 158 in 148 cm Teufe beobachteten Maximum vorgenommen (**Tab. 7**). Der Hiatus umfaßt demzufolge den Zeitraum von 1700 bis 3000 J.v.h..

#### 6.4.1 Sedimentationsraten

Um ein Bild über die Änderungen der Sedimentationsverhältnisse zu bekommen, wurden in **Abb. 23** die Altersfixpunkte verbunden und gegen die Tiefe aufgetragen. Aus der Steigung der einzelnen Abschnitte ermittelt sich die Lineare Sedimentationsrate (LSR) in cm/1000 Jahre.

In den Sedimentkernen aus dem Zentrum der Auftriebszelle wurden im oberen Holozän sehr hohe Sedimentationsraten von 95.6 cm/1000 Jahre (Sedimentkern 173) und 121 cm/1000 Jahre (Sedimentkern 158) ermittelt. Im weiteren Verlauf des Holozäns nehmen die Sedimentationsraten auf bis zu 28.3 cm/1000 Jahre (Sedimentkern 158) ab. Im Glazial wurden deutlich geringere Sedimentationsraten von 5.5 cm/1000 Jahre (Sedimentkern 173) und 8.3 cm/1000 Jahre (Sedimentkern 158) ermittelt.

Das Holozän des Sedimentkernes 159 aus dem Randbereich der Auftriebszelle ist durch gegenüber den Sedimentkernen 173 und 158 geringe Sedimentationsraten von 41.9 cm/1000 Jahre im oberen Bereich und 11.3 cm/1000 Jahre im mittleren Bereich gekennzeichnet. Im Glazial wurde eine lineare Sedimentationsrate von 4.7 cm / 1000 Jahre bestimmt.

Außerhalb des Auftriebsgebietes im Sedimentkern 175 ist das Holozän nicht aufgeschlossen. Im Glazial wurden gegenüber den anderen Sedimentkernen erhöhte Sedimentationsraten von 37.9 cm ermittelt.

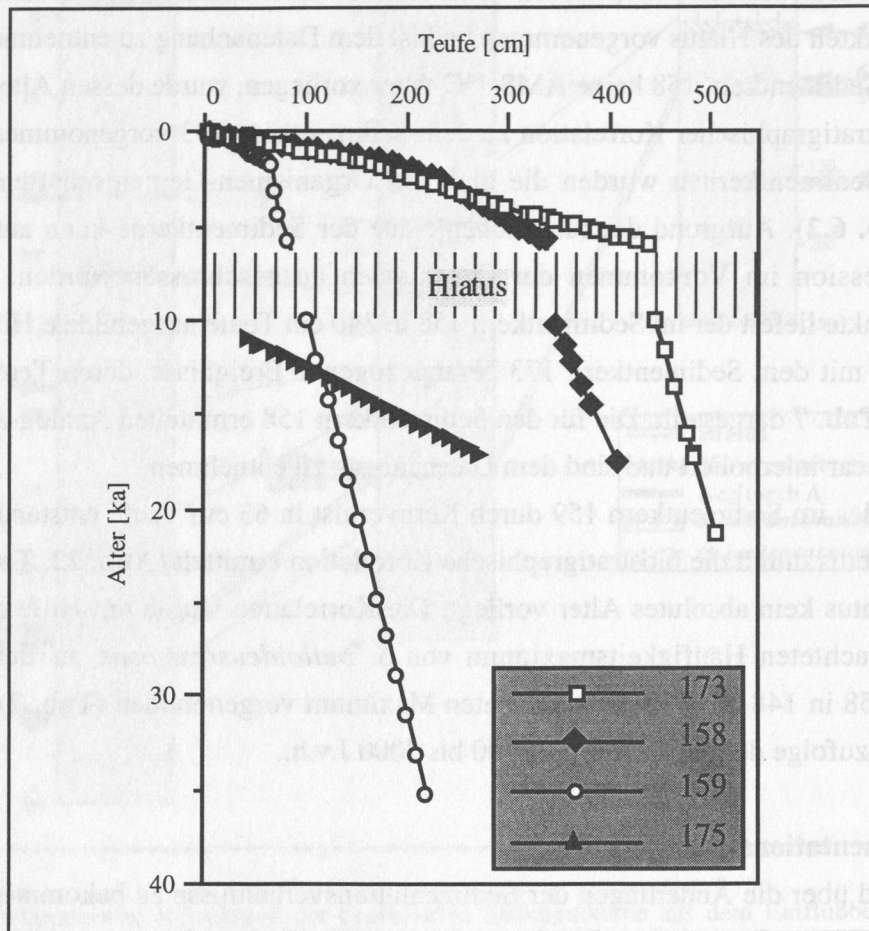


Abb. 23: Alters/Teufen-Diagramm und lineare Sedimentationsraten (LSR) der bearbeiteten Sedimentkerne.

Das für die bearbeiteten Sedimentkerne vorgestellte Altersmodell und die ermittelten linearen Sedimentationsraten können nur als Näherungswerte betrachtet werden, da das holozäne Sedimentationsgeschehen im Bereich der aktiven Auftriebszelle starken Schwankungen unterliegt. Die Sedimentkerne aus dem Einflußbereich der Auftriebszelle sind sehr inhomogen aufgebaut (vergl. **Kap. 3.1.3**) und durch stark schwankende Sedimentationsraten im Mikrobereich gekennzeichnet. Vermutlich beinhalten die Sedimentkernprofile mehrere zusätzliche Mikrohiaten, die aufgrund der wenigen vorliegenden Altersfixpunkte nicht stratigraphisch aufgelöst werden konnten.

Daher werden bei der Interpretation der Ergebnisse, obwohl im oberen Holozän der Sedimentkerne aus dem Zentrum der Auftriebszelle eine zeitliche Auflösung von weniger als



50 Jahren möglich ist, nur längerfristige Veränderungen in den Organismen-Gemeinschaften berücksichtigt.

### 6.5 Synthese: Entwicklung der Organismen-Gemeinschaften

Die Sedimentkerne sind durch charakteristische Abfolgen von Vergesellschaftungstypen, die aus sehr unterschiedlichen Organismen-Gemeinschaften gebildet werden, gekennzeichnet. Die Zusammensetzung und die Abfolge dieser Organismen-Gemeinschaften ändern sich mit dem Abstand zur Auftriebszelle, wobei der Sedimentkern 175 außerhalb der Auftriebszelle eine gegenüber dem Auftriebsgebiet inverse Abfolge und deutliche Unterschiede in den Organismen-Gemeinschaften aufweist.

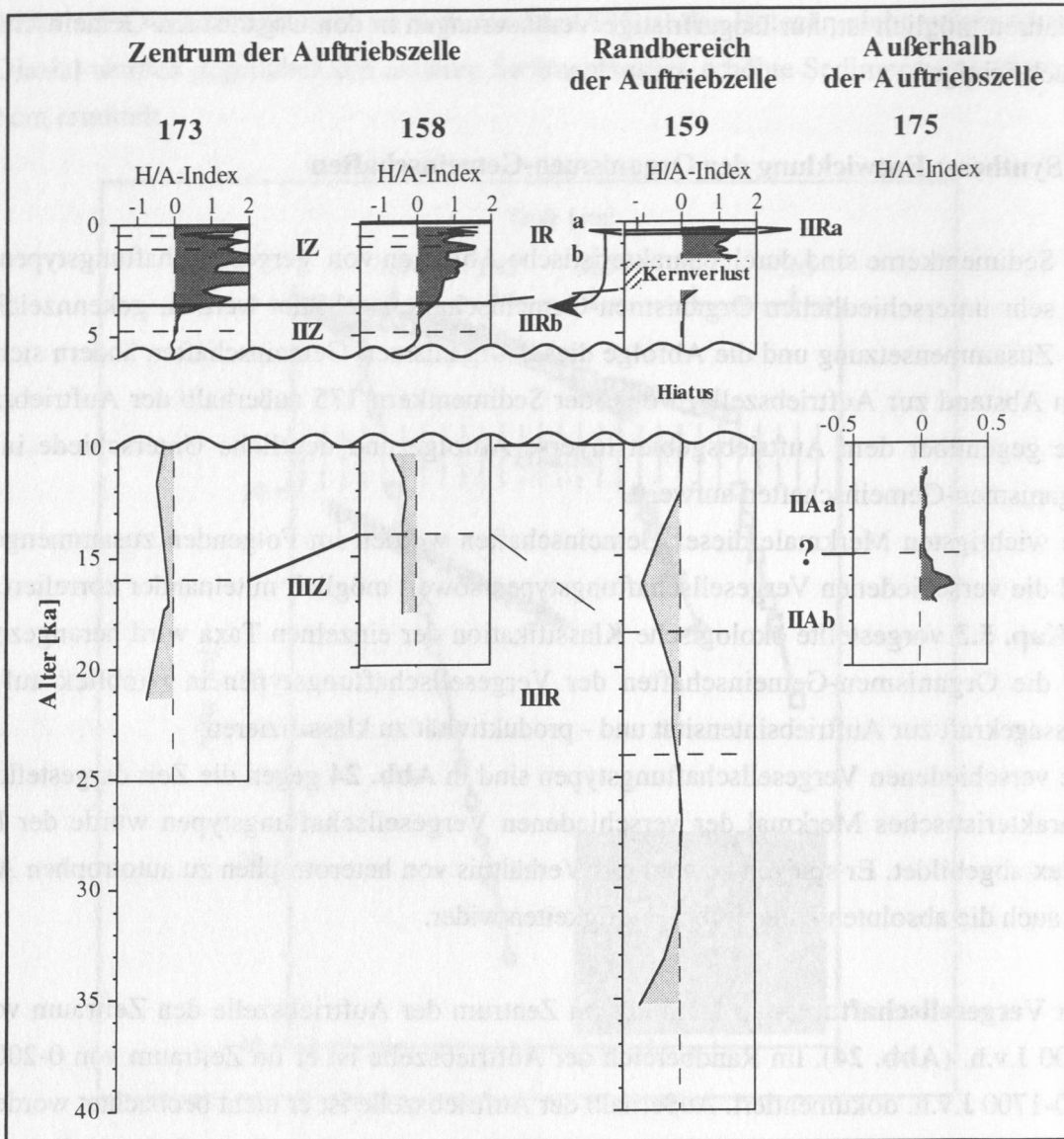
Die wichtigsten Merkmale dieser Gemeinschaften werden im Folgenden zusammengefaßt und die verschiedenen Vergesellschaftungstypen soweit möglich miteinander korreliert. Die in **Kap. 5.3** vorgestellte ökologische Klassifikation der einzelnen Taxa wird herangezogen, um die Organismen-Gemeinschaften der Vergesellschaftungstypen in Hinblick auf ihre Aussagekraft zur Auftriebsintensität und -produktivität zu klassifizieren.

Die verschiedenen Vergesellschaftungstypen sind in **Abb. 24** gegen die Zeit dargestellt. Als charakteristisches Merkmal der verschiedenen Vergesellschaftungstypen wurde der H/A-Index abgebildet. Er spiegelt sowohl das Verhältnis von heterotrophen zu autotrophen Arten, als auch die absoluten Dinozysten-Häufigkeiten wider.

Der **Vergesellschaftungstyp I** umfaßt im Zentrum der Auftriebszelle den Zeitraum von 0-3500 J.v.h. (**Abb. 24**). Im Randbereich der Auftriebszelle ist er im Zeitraum von 0-200 und 400-1700 J.v.h. dokumentiert. Außerhalb der Auftriebszelle ist er nicht beobachtet worden.

Die Organismen-Gemeinschaft des Vergesellschaftungstyps I wird von *Brigantedinium* spp. dominiert und ist durch hohe Häufigkeiten von *P. americanum* und den spinosen braunen Zysten gekennzeichnet (**Abb. 18-20**). Die relativen Häufigkeiten einzelner Taxa im Vergesellschaftungstyp I unterscheiden sich zwischen dem Zentrum und Randbereich der Auftriebszelle. Die Organismen-Gemeinschaft des Vergesellschaftungstyps I der Sedimentkerne aus dem Zentrum der Auftriebszelle entspricht der in den Oberflächensedimenten der aktiven Auftriebszelle beobachteten Gemeinschaft. Die Palynomorphen-Gemeinschaft des Vergesellschaftungstyps I aus dem Randbereich der Auftriebszelle stimmt mit der der Oberflächensedimente aus dem Randbereich der Zelle überein.

Der Vergesellschaftungstyp I spiegelt folglich das heutige Auftriebsgeschehen wider und ist kennzeichnend für eine hohe Produktivität und Intensität des Küstenauftriebs im oberen Holozän.



**Abb. 24:** Gegenüberstellung und Korrelation der in den Sedimentkernen beobachteten Vergesellschaftungstypen und des H/A-Index gegen die Zeit. Die Abschnitte, in denen heterotrophe Taxa dominieren, wurden dunkelgrau, die in denen autotrophe Taxa dominieren hellgrau hinterlegt.

Der **Vergesellschaftungstyp II** wurde im Zentrum der Auftriebszelle im Zeitraum von 3500-6000 J.v.h. beobachtet. Im Randbereich der Auftriebszelle kommt er im Zeitraum 200-400 J.v.h. und 1700-6000 J.v.h. vor. Außerhalb der Auftriebszelle ist er im Zeitraum von 10.000 bis 18.000 J.v.h. nachgewiesen worden (**Abb. 24**).

Die charakteristischen Arten des Vergesellschaftungstyps II sind *Brigantedinium* spp. und *O. centrocarpum*, gefolgt von *S. quanta* und *P. dalei* (**Abb.18-21**). Außerdem kommen terrestrische Palynomorphen häufig bis dominant vor. Die Zusammensetzung der Organismen-Gemeinschaften des Vergesellschaftungstyps II stimmt im wesentlichen zwischen dem Zentrum und dem Randbereich der Auftriebszelle überein. Unterschiede bestehen in den rela-



tiven Häufigkeiten einzelner Taxa. Außerhalb der Auftriebszelle ist die Organismen-Gemeinschaft des Vergesellschaftungstyps II deutlich anders zusammengesetzt und wird gesondert betrachtet.

Die Palynomorphen-Gemeinschaft des Vergesellschaftungstyps IIZ und IIR wurde in den Oberflächensedimenten nicht beobachtet. Hohe Häufigkeiten von *O. centrocarpum*, *P. dalei* und *S. quanta* sind nach der Ökologie der Taxa (vergl. **Kap. 5.3**) kennzeichnend für eine höhere Saisonalität, eine stärkere Schichtung der Wassermassen und damit für eine geringere Auftriebsintensität. Die hohen relativen Häufigkeiten von terrestrischen Palynomorphen zeigen einen vermehrten Süßwassereintrag und damit eine Veränderung im Landklima an.

Die Organismen-Gemeinschaft des Vergesellschaftungstyps II im Zentrum und Randbereich der Auftriebszelle ist folglich kennzeichnend für einen erhöhten Süßwassereintrag, geschichtete Oberflächenwassermassen und eine geringere Auftriebsintensität als heute. Das Auftriebsgeschehen im mittleren Holozän unterschied sich demnach deutlich von dem rezenten.

Der **Vergesellschaftungstyp IIA** ist außerhalb der Auftriebszelle im Glazial nachweisbar (**Abb. 24**) und kann anhand der Palynomorphen-Gemeinschaften in zwei deutlich unterschiedliche Abschnitte (IIAa und IIAb) gegliedert werden (**Abb. 21**).

Im Zeitraum von 10.000 bis 15.000 J.v.h. sind *Brigantedinium* spp. und *O. centrocarpum* die wichtigsten Arten. Im Gegensatz zu dem Vergesellschaftungstyp II aus dem Einflußbereich der Auftriebszelle sind *S. quanta*, *P. dalei* und die terrestrischen Palynomorphen seltener vorhanden. Alle anderen heterotrophen und autotrophen Taxa wurden zumindest regelmäßig beobachtet. Die Organismen-Gemeinschaften entsprechen den in den rezenten Sedimenten außerhalb der Auftriebszelle. Sie sind daher kennzeichnend für eine geringere Produktivität und Intensität der Oberflächenwassermassen, wie sie heute außerhalb des Küstenauftriebs beobachtet wird.

Das Gebiet außerhalb der Auftriebszelle wurde demnach auch im Spätglazial distal vom Auftrieb beeinflusst.

Der Vergesellschaftungstyp IIAb kommt im Zeitraum von 15.000 bis 20.000 J.v.h. vor (**Abb. 24**). Die Organismen-Gemeinschaften des Vergesellschaftungstyps IIAb unterscheiden sich deutlich von den Gemeinschaften des Vergesellschaftungstyps II aus dem Einflußbereich der Auftriebszelle. Sie werden durch *Brigantedinium* spp. dominiert. *O. centrocarpum* ist nur vereinzelt vorhanden. Auch *S. quanta*, *P. dalei* und die terrestrischen Palynomorphen kommen deutlich seltener vor (**Abb. 21**).

Die hohen Häufigkeiten von *Brigantedinium* spp. weisen auf eine hohe "Fruchtbarkeit" der Oberflächenwassermassen und daher auf vom Auftrieb beeinflusste Wassermassen hin (vergl.

**Kap. 5.3).** Folglich war die Produktivität der Oberflächenwassermassen in diesem Gebiet während des Letzten Glazialen Maximums gegenüber dem Spätglazial erhöht und das Gebiet wurde stärker vom Auftrieb beeinflusst.

**Der Vergesellschaftungstyp III** ist im Zentrum und im Randbereich der Auftriebszelle im Glazial nachweisbar. Außerhalb der Auftriebszelle kommt er nicht vor (**Abb. 24**).

Die Zusammensetzung der Organismen-Gemeinschaft im Zentrum und im Randbereich der Auftriebszelle stimmen nur im oberen Bereich (III<sub>Za</sub> und III<sub>Ra</sub>) überein (**Abb. 18-20**). Die Vergesellschaftungstypen III<sub>Rb</sub> und III<sub>Rc</sub> kommen im Zentrum der Zelle nicht vor.

Der Vergesellschaftungstyp III ist durch eine Dominanz von verschiedenen Arten der Gattung *Spiniferites*, insbesondere von *S. bulloideus/ramosus* gekennzeichnet. Diese Taxa zeigen in den rezenten Sedimenten (**Kap. 5.3**) keine Abhängigkeit vom Auftriebsgeschehen. Die für eine hohe Produktivität und Intensität kennzeichnenden Arten sind nicht oder nur untergeordnet vorhanden. Der Vergesellschaftungstyp III ist deshalb charakteristisch für Oberflächenwassermassen, die nicht vom Auftrieb beeinflusst werden.

Es kann daher davon ausgegangen werden, daß das Gebiet der rezenten Auftriebszelle im Glazial nicht im Einflußbereich der aktiven Auftriebszelle lag. Im Gegensatz dazu wurden die Oberflächenwassermassen außerhalb der heutigen Auftriebszelle während des Letzten Glazialen Maximums vom Auftrieb beeinflusst. Folglich befand sich die Auftriebszelle im Glazial in einer anderen geographischen Position.

## 7. Die Entwicklung des Auftriebsgeschehens seit dem letzten Glazial

Die Zusammensetzung der im Sediment überlieferten Palynomorphen-Gemeinschaften läßt Rückschlüsse auf die "Fruchtbarkeit" der Oberflächenwassermassen und die Intensität des küstennahen Auftriebs zu. Basierend auf diesen Zusammenhängen wird die Entwicklung des Auftriebsgeschehens seit dem letzten Glazial rekonstruiert. Folgende Fragestellungen werden dabei besonders berücksichtigt:

→ Welchen Einfluß haben die einschneidenden Klimaveränderungen am Übergang vom letzten Glazial zum Holozän auf das Auftriebsgeschehen?

→ Wie vollzog sich die langfristige Entwicklung des Auftriebsgeschehens im Holozän?

→ Welchen Einfluß haben kurzfristige Klimaänderungen, wie die Kleine Eiszeit, auf das Auftriebsgeschehen im Untersuchungsgebiet?

Um diese Fragen zu klären, werden die Befunde dieser Arbeit mit den Ergebnissen aus Untersuchungen an den Sedimentkernen der WECOMA 7706-Ausfahrt und des ODP Legs 112 verglichen und ein Zusammenhang zwischen der Entwicklung des Landklimas und Änderungen im Auftriebsgeschehen hergestellt.

Zusätzlich zu den in **Kap. 5.3** vorgestellten Auftriebsindikatoren werden weitere Anzeiger für Änderungen in der Hydrographie und Produktivität der Oberflächenwassermassen und der Intensität des Auftriebs herangezogen.

Ein Indikator für Variationen in der Auftriebsintensität sind Veränderungen in den Oberflächenwassertemperaturen. Die stabilen Sauerstoffisotopenverhältnisse planktischer Foraminiferen und die Fluktuationen im UK<sub>37</sub>-Index von Coccolithophoriden spiegeln Temperaturschwankungen der Oberflächenwassermassen im Sediment wider (BRASSELL et al., 1986; PRAHL & WAKEKAM, 1987; PRAHL, 1988). Eine kontinuierliche Sauerstoffisotopenstratigraphie mit planktischen Foraminiferen steht nur für den außerhalb der Auftriebszelle gelegenen Sedimentkern 175 zur Verfügung, da in den Sedimentkernen des Auftriebsgebietes planktische Foraminiferen nur sporadisch vorkommen (SCHIEBEL, unveröff. Daten). Für diese Kerne wird eine nach PRAHL et al. (1988) aus dem UK<sub>37</sub>-Index ermittelte Oberflächenwassertemperaturkurve dargestellt (MÜLLER, unveröff. Daten) (vergl. **Kap. 3.1.2**).

Ein wichtiger Indikator für den Export des in den Oberflächenwassermassen produzierten organischen Materials zum Meeresboden und damit indirekt für die Produktivität des Auftriebsgebietes sind die Akkumulationsraten von organischem Kohlenstoff (C<sub>org</sub>) (MÜLLER

& SUESS, 1979; MÜLLER et al., 1983; SARNTHEIN et al., 1988; BERGER et al., 1994) und die Akkumulationsraten von benthischen Foraminiferen (HERGUERA & BERGER, 1991; HERGUERA, 1992; BURKE et al., 1993; BERGER et al., 1994).

Benthische Foraminiferen sind in ihrer Verbreitung abhängig von der Qualität und der Quantität des angelieferten organischen Materials und von den Sauerstoffgehalten im Bodenwasser (BERGER & DIESTER-HAASS, 1988; ALTENBACH & SARNTHEIN, 1989; HEINZE, 1990; LOUBERE, 1991). Im Untersuchungsgebiet wird die Gemeinschaft der benthischen Foraminiferen hauptsächlich durch *B. seminuda* dominiert (ANDRESEN, 1995; SCHIEBEL unveröff. Daten), die an die extremen Lebensbedingungen in der SMZ angepaßt ist (OBERHÄNSLI et al., 1990; HEINZE, 1990). Bei Berücksichtigung der Artenzusammensetzung ist die Akkumulationsrate von benthischen Foraminiferen daher außerdem kennzeichnend für die Veränderungen in den Sauerstoffgehalten der SMZ. Dieser Parameter wird nur für die Sedimentkerne der Auftriebszelle dargestellt, da für den außerhalb gelegenen Sedimentkern die notwendigen Daten zur Berechnung der Akkumulationsraten nicht zur Verfügung stehen.

Anstelle der absoluten Dinozysten-Häufigkeiten als Anzeiger für die Produktivität der Oberflächenwassermassen (vergl. **Kap. 5.3**) werden Akkumulationsraten von Dinozysten [ $\text{Ind.} \times \text{m}^{-2} \times \text{ka}^{-1}$ ] dargestellt, da diese aufgrund der einfließenden sedimentologischen Parameter einen besseren Vergleich zwischen den einzelnen Sedimentkernen erlauben.

Als Indikatoren für Änderungen in den Nährstoffgehalten und der Primärproduktion ("Fruchtbarkeit") der Oberflächenwassermassen werden die in **Kap. 6.5** diskutierten Vergesellschaftungstypen von Palynomorphen herangezogen.

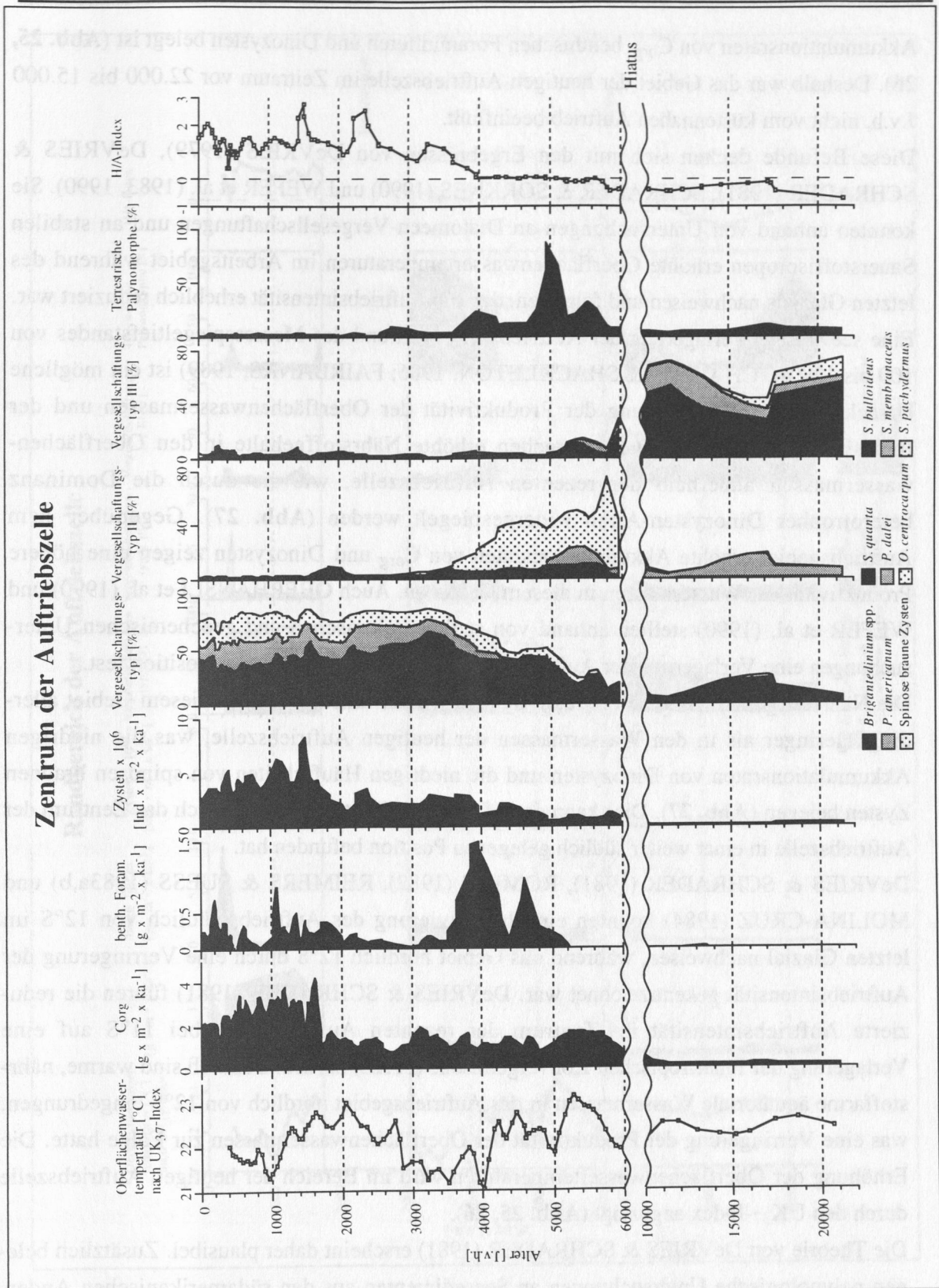
## 7.1 Der Einfluß einschneidender Klimaveränderungen auf das Auftriebsgeschehen

### Letztes Glaziales Maximum (Zeitraum von 22.000 - 15.000 J.v.h.)

Das Klima im SE-pazifischen Raum war während des Letzten Glazialen Maximums (LGM) durch eine stärkere atmosphärische Zirkulation, eine verringerte Niederschlagsmenge und durch 4-5°C niedrigere Temperaturen als heute gekennzeichnet (VAN DER HAMMEN et al. 1981; HOOGHMSTRA, 1984; MELIEF, 1985; CLAPPERTON, 1993b).

Demgegenüber waren die durchschnittlichen Oberflächenwassertemperaturen im Gebiet der heutigen Auftriebszelle geringfügig höher als im Holozän (**Abb. 25, 26**). Die Dominanz des Vergesellschaftungstyps III in den Sedimenten des Auftriebsgebietes zeigt eine deutliche Verringerung in der "Fruchtbarkeit" der Oberflächenwassermassen an. Die Produktivität der Oberflächenwassermassen war wesentlich geringer als im Holozän, was durch die niedrigeren





**Abb. 25:** Oberflächenwassertemperaturkurve, Akkumulationsraten von Corg, benthischen Foraminiferen und Dinozysten, Organismengemeinschaften der Vergesellschaftungstypen und H/A-Index für das Zentrum der Auftriebszelle. Die Sedimentkerne 173 und 158 sind als "stack" dargestellt. Die Zeitachse im Holozän wurde gespreizt.



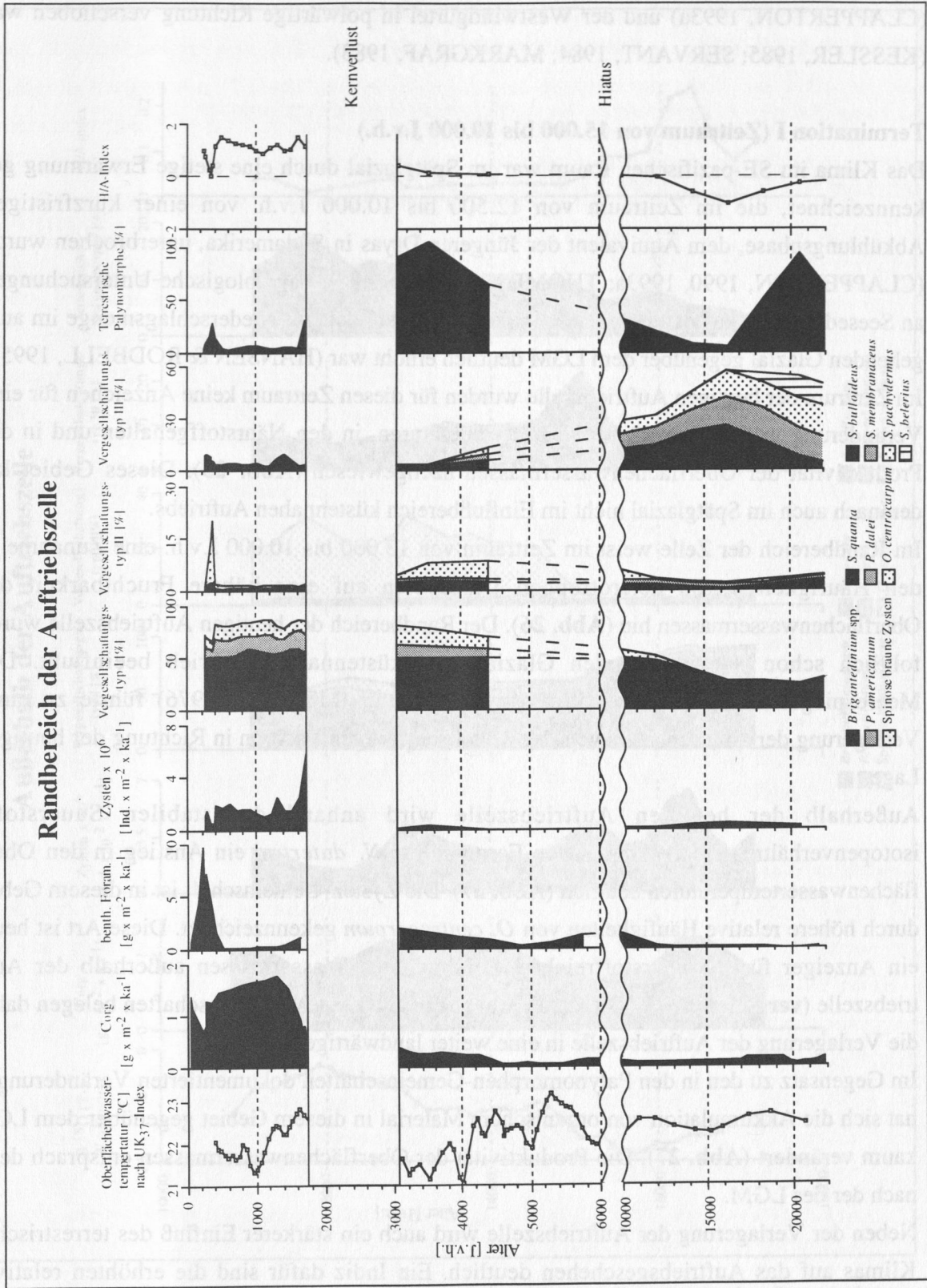
Akkumulationsraten von  $C_{org}$ , benthischen Foraminiferen und Dinozysten belegt ist (**Abb. 25, 26**). Deshalb war das Gebiet der heutigen Auftriebszelle im Zeitraum vor 22.000 bis 15.000 J.v.h. nicht vom küstennahen Auftrieb beeinflusst.

Diese Befunde decken sich mit den Ergebnissen von DeVRIES (1979), DeVRIES & SCHRADER (1981), SCHRADER & SORKNES (1990) und WEFER et al. (1983, 1990). Sie konnten anhand von Untersuchungen an Diatomeen-Vergesellschaftungen und an stabilen Sauerstoffisotopen erhöhte Oberflächenwassertemperaturen im Arbeitsgebiet während des letzten Glazials nachweisen und folgerten, daß die Auftriebsintensität erheblich reduziert war. Eine seewärtige Verlagerung der Auftriebszelle während des Meeresspiegeltiefstandes von 100 bis 120 m (CHAPELL & SHACKLETON, 1986; FAIRBANKS, 1989) ist eine mögliche Ursache für die Verringerung der Produktivität der Oberflächenwassermassen und der Intensität des Auftriebs. Dafür sprechen erhöhte Nährstoffgehalte in den Oberflächenwassermassen außerhalb der rezenten Auftriebszelle, wie sie durch die Dominanz heterotropher Dinozysten-Arten widergespiegelt werden (**Abb. 27**). Gegenüber dem Auftriebsgebiet erhöhte Akkumulationsraten von  $C_{org}$  und Dinozysten zeigen eine höhere Produktivität der Wassermassen in diesem Gebiet an. Auch OBERHÄNSLI et al. (1990) und WEFER et al. (1990) stellten anhand von sedimentologischen und geochemischen Untersuchungen eine Verlagerung der Auftriebszelle in eine weiter seewärtige Position fest.

Die Nährstoffgehalte und die Produktivität der Wassermassen waren in diesem Gebiet allerdings geringer als in den Wassermassen der heutigen Auftriebszelle, was die niedrigen Akkumulationsraten von Dinozysten und die niedrigen Häufigkeiten von spinosen braunen Zysten belegen (**Abb. 27**). Dies kann darauf zurückgeführt werden, daß sich das Zentrum der Auftriebszelle in einer weiter südlich gelegenen Position befunden hat.

DeVRIES & SCHRADER (1981), ROMINE (1982), REIMERS & SUESS (1983a,b) und MOLINA-CRUZ (1984) konnten eine Intensivierung des Auftriebs südlich von  $12^{\circ}\text{S}$  im letzten Glazial nachweisen, während das Gebiet nördlich  $12^{\circ}\text{S}$  durch eine Verringerung der Auftriebsintensität gekennzeichnet war. DeVRIES & SCHRADER (1981) führen die reduzierte Auftriebsintensität im Zentrum der rezenten Auftriebszelle bei  $11^{\circ}\text{S}$  auf eine Verlagerung der Innertropischen Konvergenzzone (ITKZ) zurück. Dadurch sind warme, nährstoffarme äquatoriale Wassermassen in das Auftriebsgebiet nördlich von  $12^{\circ}\text{S}$  eingedrungen, was eine Verringerung der Produktivität der Oberflächenwassermassen zur Folge hatte. Die Erhöhung der Oberflächenwassertemperaturen wird im Bereich der heutigen Auftriebszelle durch den UK<sub>37</sub>-Index angezeigt (**Abb. 25, 26**).

Die Theorie von DeVRIES & SCHRADER (1981) erscheint daher plausibel. Zusätzlich belegen palynologische Untersuchungen an Seesedimenten aus den südamerikanischen Anden, daß das Zentrum des Passatwindgürtels während des LGM weiter südlich lag



**Abb. 26:** Oberflächenwassertemperaturkurve, Akkumulationsraten von Corg, benthischen Foraminiferen und Dinoozysten, Organismengemeinschaften der Vergesellschaftungstypen und H/A-Index für den Randbereich der Auftriebszelle. Die Zeitachse im Holozän wurde gespreizt.



(CLAPPERTON, 1993a) und der Westwindgürtel in polwärtige Richtung verschoben war (KESSLER, 1985; SERVANT, 1984; MARKGRAF, 1983).

### **Termination I (Zeitraum von 15.000 bis 10.000 J.v.h.)**

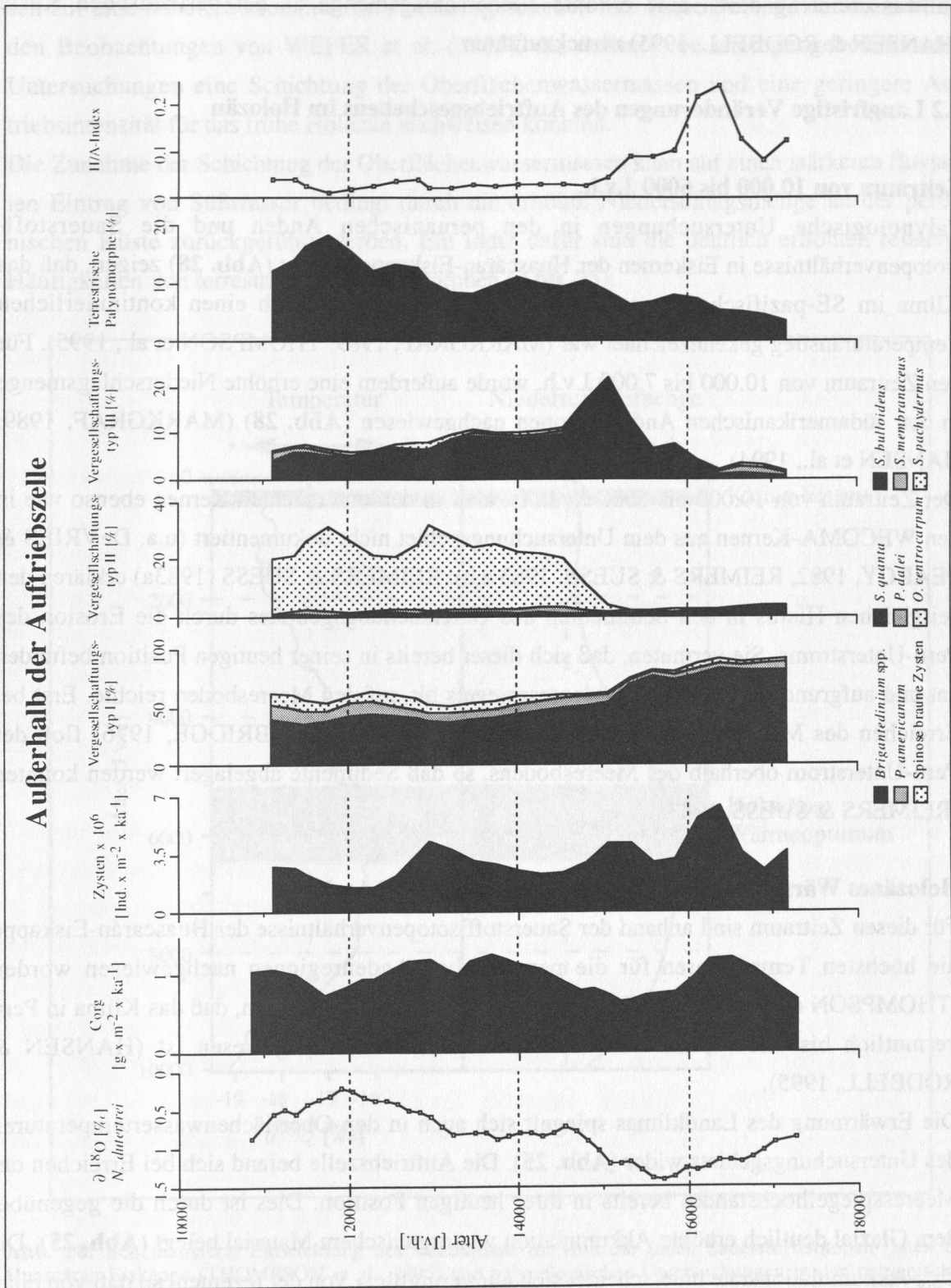
Das Klima im SE-pazifischen Raum war im Spätglazial durch eine stetige Erwärmung gekennzeichnet, die im Zeitraum von 12.500 bis 10.000 J.v.h. von einer kurzfristigen Abkühlungsphase, dem Äquivalent der Jüngeren Dryas in Südamerika, unterbrochen wurde (CLAPPERTON, 1990, 1993a; THOMPSON et al., 1995). Palynologische Untersuchungen an Seesedimenten aus den peruanischen Anden zeigen, daß die Niederschlagsmenge im ausgehenden Glazial gegenüber dem LGM deutlich erhöht war (HANSEN & RODBELL, 1995). Im Zentrum der heutigen Auftriebszelle wurden für diesen Zeitraum keine Anzeichen für eine Veränderung in den Oberflächenwassertemperaturen, in den Nährstoffgehalten und in der Produktivität der Oberflächenwassermassen nachgewiesen (**Abb. 25**). Dieses Gebiet lag demnach auch im Spätglazial nicht im Einflußbereich küstennahen Auftriebs.

Im Randbereich der Zelle weist im Zeitraum von 13.000 bis 10.000 J.v.h. eine Zunahme in den Häufigkeiten von heterotrophen Dinoozysten auf eine höhere Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen hin (**Abb. 26**). Der Randbereich der heutigen Auftriebszelle wurde folglich schon im ausgehenden Glazial vom küstennahen Auftrieb beeinflusst. Der Meeresspiegelanstieg aufgrund der Klimaerwärmung (MERCER, 1976) führte zu einer Verlagerung der Auftriebszelle von der weiter seewärtigen Position in Richtung der heutigen Lage.

Außerhalb der heutigen Auftriebszelle wird anhand der stabilen Sauerstoffisotopenverhältnisse der planktischen Foraminifere *N. dutertrei* ein Anstieg in den Oberflächenwassertemperaturen deutlich (**Abb. 27**). Die Zysten-Gemeinschaft ist in diesem Gebiet durch höhere relative Häufigkeiten von *O. centrocarpum* gekennzeichnet. Diese Art ist heute ein Anzeiger für die nährstoffreichen, geschichteten Wassermassen außerhalb der Auftriebszelle (**vergl. Kap. 5.3**). Diese Änderungen in den Zysten-Gemeinschaften belegen daher die Verlagerung der Auftriebszelle in eine weiter landwärtige Position.

Im Gegensatz zu den in den Palynomorphen-Gemeinschaften dokumentierten Veränderungen hat sich die Akkumulation von organischem Material in diesem Gebiet gegenüber dem LGM kaum verändert (**Abb. 27**). Die Produktivität der Oberflächenwassermassen entsprach demnach der des LGM.

Neben der Verlagerung der Auftriebszelle wird auch ein stärkerer Einfluß des terrestrischen Klimas auf das Auftriebsgeschehen deutlich. Ein Indiz dafür sind die erhöhten relativen Häufigkeiten von terrestrischen Palynomorphen (**Abb. 27**). Sie sind auf einen verstärkten



**Abb. 27:** Oberflächenwassertemperaturkurve, Akkumulationsraten von Corg, benthischen Foraminiferen und Dinozysten, Organismengemeinschaften der Vergesellschaftungstypen und H/A-Index für das Gebiet außerhalb der Auftriebszelle.



Süßwassereintrag durch eine erhöhte Niederschlagsmenge an der peruanischen Küste (HANSEN & RODBELL, 1995) zurückzuführen.

## 7.2 Langfristige Veränderungen des Auftriebsgeschehens im Holozän

### Zeitraum von 10.000 bis 6000 J.v.h.

Palynologische Untersuchungen in den peruanischen Anden und die Sauerstoffisotopenverhältnisse in Eiskernen der Huascáran-Eiskappe in Peru (Abb. 28) zeigen, daß das Klima im SE-pazifischen Raum zu Beginn des Holozäns durch einen kontinuierlichen Temperaturanstieg gekennzeichnet war (MARKGRAF, 1989; THOMPSON et al., 1995). Für den Zeitraum von 10.000 bis 7.000 J.v.h. wurde außerdem eine erhöhte Niederschlagsmenge in den südamerikanischen Andenregionen nachgewiesen (Abb. 28) (MARKGRAF, 1989; HANSEN et al., 1994).

Der Zeitraum von 10.000 bis 6000 J.v.h. ist aber in den untersuchten Kernen ebenso wie in den WECOMA-Kernen aus dem Untersuchungsgebiet nicht dokumentiert (u.a. DeVRIES & PEARCY, 1982, REIMERS & SUESS, 1983 a,b). REIMERS & SUESS (1983a) erklären den zeitgleichen Hiatus in den Sedimenten des Untersuchungsgebietes durch die Erosion des Peru-Unterstroms. Sie vermuten, daß sich dieser bereits in seiner heutigen Position befunden hat und aufgrund des niedrigeren Meeresspiegels bis auf den Meeresboden reichte. Erst bei Erreichen des Meeresspiegelhochstandes vor 6000 J.v.h. (FAIRBRIDGE, 1976) floß der Peru-Unterstrom oberhalb des Meeresbodens, so daß Sedimente abgelagert werden konnten (REIMERS & SUESS, 1983a).

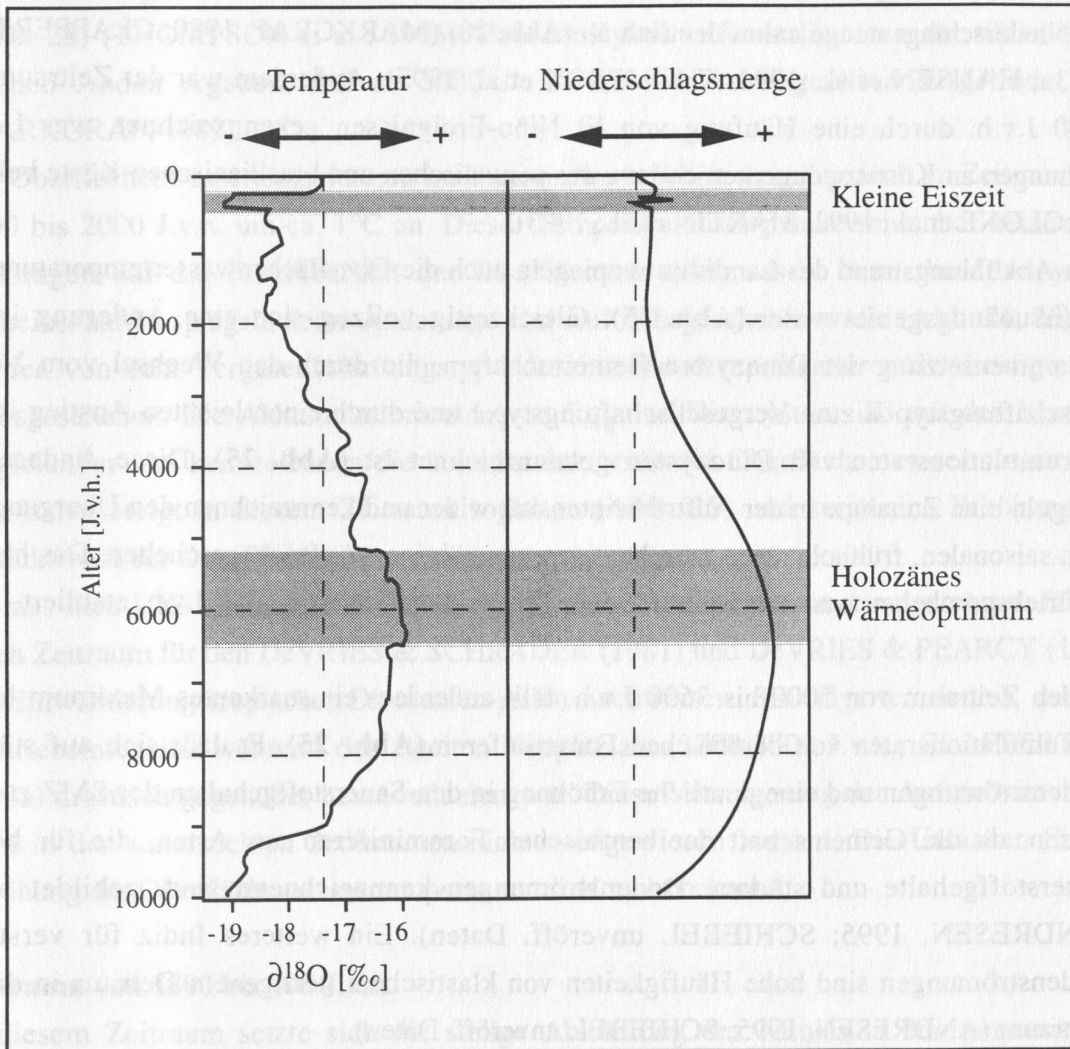
### Holozänes Wärmeoptimum (Zeitraum von 5000-6000 J.v.h.)

Für diesen Zeitraum sind anhand der Sauerstoffisotopenverhältnisse der Huascarán-Eiskappe die höchsten Temperaturen für die peruanischen Andenregionen nachgewiesen worden (THOMPSON et al. (1995). Pollenanalysen an Seesedimenten zeigen, daß das Klima in Peru vermutlich bis 4000 J.v.h. wärmer und feuchter als heute gewesen ist (HANSEN & RODBELL, 1995).

Die Erwärmung des Landklimas spiegelt sich auch in den Oberflächenwassertemperaturen des Untersuchungsgebiets wider (Abb. 25). Die Auftriebszelle befand sich bei Erreichen des Meeresspiegelhochstandes bereits in ihrer heutigen Position. Dies ist durch die gegenüber dem Glazial deutlich erhöhte Akkumulation von organischem Material belegt (Abb. 25). Die  $C_{org}$ -Akkumulationsrate unterscheidet sich nur geringfügig von der rezenten, so daß von einer hohen Produktivität der Oberflächenwassermassen ausgegangen werden kann. Die Dominanz des Vergesellschaftungstyps II kennzeichnet nährstoffreiche, aber im Gegensatz zu heute, stabiler geschichtete Wassermassen. Die Häufigkeitsmaxima von *P. dalei* und *S. quanta* wei-

sen auf eine höhere Saisonalität im Auftriebsgeschehen hin. Diese Befunde decken sich mit den Beobachtungen von WEFER et al. (1983), die anhand von isotopengeochemischen Untersuchungen eine Schichtung der Oberflächenwassermassen und eine geringere Auftriebsintensität für das frühe Holozän nachweisen konnten.

Die Zunahme der Schichtung der Oberflächenwassermassen kann auf einen stärkeren fluviatilen Eintrag von Süßwasser bedingt durch die erhöhte Niederschlagsmenge an der peruanischen Küste zurückgeführt werden. Ein Indiz dafür sind die deutlich erhöhten relativen Häufigkeiten von terrestrischen Palynomorphen (**Abb. 25**).



**Abb. 28:** Schematisierte Entwicklung des Landklimas im Holozän (nach Sauerstoffisotopen-Daten der Huascáran-Eiskappe (THOMPSON et al., 1995) und palynologischen Untersuchungen in den peruanischen Anden (MARKGRAF, 1993; HANSEN & ROdBELL, 1995).

Das Holozäne Wärmeoptimum war durch einen geringeren Temperaturgradienten zwischen den Winter- und Sommermonaten geprägt (KUTZBACH & GUETTER, 1986; MARKGRAF, 1993). Der küstennahe Auftrieb erreicht heute seine höchste Intensität in den kühlen Wintermonaten (vergl. **Kap. 2.2.2**). Höhere Wintertemperaturen während des Holozänen Wärmeoptimums haben demnach zu der gegenüber heute reduzierten Auftriebsintensität und vermutlich zu einer stärkeren Saisonalität im Auftriebsgeschehen geführt.

### **Zeitraum von 5000 bis 3600 J.v.h.**

Ab 5000 J.v.h. begannen die Temperaturen im SE-pazifischen Raum stetig abzusinken und die Niederschlagsmenge nahm deutlich ab (**Abb. 28**) (MARKGRAF, 1989; CLAPPERTON, 1993a; HANSEN et al., 1994; THOMPSON et al. 1995). Außerdem war der Zeitraum vor 4000 J.v.h. durch eine Häufung von El Niño-Ereignissen gekennzeichnet, was Untersuchungen an Küstensedimenten entlang der peruanischen und brasilianischen Küste belegen (McGLONE et al., 1992; MARTIN et al., 1993).

Den Abkühlungstrend des Landklimas spiegeln auch die Oberflächenwassertemperaturen im Untersuchungsgebiet wider (**Abb. 25**). Gleichzeitig vollzog sich eine Änderung in der Zusammensetzung der Dinozysten-Gemeinschaften, die durch den Wechsel vom Vergesellschaftungstyp II zum Vergesellschaftungstyp I und durch einen leichten Anstieg in den Akkumulationsraten von Dinozysten gekennzeichnet ist (**Abb. 25**). Diese Änderungen spiegeln eine Zunahme in der Auftriebsintensität wider und kennzeichnen den Übergang von dem saisonalen, frühholozänen zum heutigen ganzjährigen Auftriebsgeschehen. Das heutige Auftriebsgeschehen war zeitgleich mit dem Temperaturminimum 4000 J.v.h. etabliert (**Abb. 25**).

In den Zeitraum von 5000 bis 3600 J.v.h. fällt außerdem ein markantes Maximum in den Akkumulationsraten von benthischen Foraminiferen (**Abb. 25**). Es läßt sich auf stärkere Bodenströmungen und eine deutliche Erhöhung in den Sauerstoffgehalten der SMZ zurückführen, da die Gemeinschaft der benthischen Foraminiferen aus Arten, die für höhere Sauerstoffgehalte und stärkere Bodenströmungen kennzeichnend sind, gebildet wurde (ANDRESEN, 1995; SCHIEBEL unveröff. Daten). Ein weiteres Indiz für verstärkte Bodenströmungen sind hohe Häufigkeiten von klastischem, terrigenem Detritus in diesem Zeitraum (ANDRESEN, 1995; SCHIEBEL unveröff. Daten).

Höhere Sauerstoffgehalte der SMZ und stärkere Bodenströmungen können als ein Hinweis auf die von McGLONE et al. (1992) und MARTIN et al. (1993) postulierte Häufung von El Niño-Ereignissen gewertet werden, da während heutiger El Niños die Sauerstoffgehalte im Bodenwasser und die Geschwindigkeit des Peru-Unterstroms im Untersuchungsgebiet dramatisch ansteigen (SMITH, 1983; SALZWEDEL et al., 1987). Auch der hohe Eintrag von

terrestrischen Palynomorphen ist ein Anzeiger für diese Ereignisse, da während rezenter El Niño-Ereignisse erhöhte Niederschlagsmengen an der peruanischen Küste beobachtet werden (DILLON & RUNDEL, 1990).

Das Auftriebsgeschehen war demnach im mittleren Holozän nicht nur durch einen Anstieg in der Auftriebsintensität gekennzeichnet, sondern wurde durch eine Häufung von El Niño-Ereignissen erheblich beeinflusst.

### **Zeitraum von 3600-1800 J.v.h.**

Die Abkühlung des Landklimas setzte sich in diesem Zeitraum weiterhin kontinuierlich fort (**Abb. 28**) (THOMPSON et al., 1995). Pollenanalysen in Seesedimenten der südamerikanischen Anden ergaben, daß ab 3000 J.v.h. die rezente Vegetation ausgebildet war (MARKGRAF, 1989).

Die Oberflächenwassertemperaturen im Untersuchungsgebiet steigen jedoch im Zeitraum von 2800 bis 2000 J.v.h. um ca. 1°C an. Dieser Temperaturanstieg hatte scheinbar keine Auswirkungen auf die Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen, denn die Dinozysten-Gemeinschaften spiegeln keine Änderungen im Auftriebsgeschehen wider (**Abb. 24, 25**). Sie werden von dem Vergesellschaftungstyp I dominiert und repräsentieren das heutige Auftriebsgeschehen. Die Akkumulationsraten von  $C_{org}$  und Dinozysten sind mit den heutigen vergleichbar und kennzeichnen die hohe Produktivität der Oberflächenwassermassen. Der H/A-Index steigt in diesem Zeitraum sogar an (**Abb. 25**) und zeigt eine Erhöhung der Produktivität der Oberflächenwassermassen an.

Die aus dem UK37-Index ermittelte Erhöhung der Oberflächenwassertemperaturen fällt in einen Zeitraum für den DeVRIES & SCHRADER (1981) und DeVRIES & PEARCY (1982) die Einwanderung tropischer Diatomeen-Arten nachweisen. Sie folgerten daraus, daß die Auftriebsintensität während des zweiten Neoglazials (2700-2000 J.v.h., CLAPPERTON, 1993a) drastisch gegenüber heute reduziert war. Diese Verringerung der Auftriebsintensität kann in den untersuchten Sedimenten nicht nachgewiesen werden. Die Ursachen für die Erhöhung der Oberflächenwassertemperaturen sind nicht bekannt.

### **Zeitraum von 1800 bis 400 J.v.h.**

In diesem Zeitraum setzte sich die stetige Abkühlung des Klimas in den peruanischen Andenregionen weiter fort (THOMPSON et al., 1995).

Die Oberflächenwassertemperaturen im Bereich der Auftriebszelle fallen um ca. 1°C. Gleichzeitig waren die  $C_{org}$ - und Dinozysten-Akkumulationsraten deutlich gegenüber den heutigen erhöht, was eine drastische Zunahme in der Produktivität des Auftriebs anzeigt (**Abb. 25, 26**). Dies wird auch aus der Zusammensetzung des Vergesellschaftungstyps I deutlich. Dieser ist durch ein Maximum in den Häufigkeiten der spinosen braunen Zysten, vor



allem der Zyste Form A, gekennzeichnet (vergl. **Abb. 18, 19**). Diese Zysten sind in den Oberflächensedimenten der Auftriebszelle das wichtigste Merkmal für den ganzjährigen, sehr intensiven peruanischen Auftrieb.

Stark variierende Akkumulationsraten von benthischen Foraminiferen kennzeichnen fluktuierende Sauerstoffgehalte im Bodenwasser, was als ein Indiz für eine Erhöhung in der Auftriebsintensität gewertet werden kann, da bei einer sehr starken Auftriebsintensität, das Bodenwasser zeitweise besser belüftet ist (REIMERS & SUESS, 1983a; HEINZE, 1990).

Das Auftriebsgeschehen war folglich im Zeitraum von 1800 bis 400 J.v.h. durch eine höhere Intensität des Auftriebs und eine höhere Produktivität der Oberflächenwassermassen als heute gekennzeichnet.

### 7.3 Der Einfluß kurzfristiger Klimaänderungen auf das Auftriebsgeschehen

#### Kleine Eiszeit (Zeitraum von 400 - 200 J.v.h.)

Für den Zeitraum der kleinen Eiszeit (400 - 200 J.v.h. CLAPPERTON, 1993a) ist in den Kernen der Huascáran und der Quelccaya Eiskappe ein deutliches Temperaturminimum belegt (THOMPSON et al., 1986, THOMPSON et al., 1995). Die Niederschlagsmenge in den peruanischen Anden fluktuierte stark, es konnten sowohl sehr trockene als auch sehr feuchte Perioden nachgewiesen werden (THOMPSON et al., 1986).

Im Untersuchungsgebiet nimmt der H/A-Index im Zeitraum der kleinen Eiszeit ab (**Abb. 29**). Diese Abnahme des H/A-Indexes setzt im Zentrum der Auftriebszelle ab 600 J.v.h. ein und ist daher zeitlich gegenüber der kleinen Eiszeit verschoben. Da keine Ursachen für eine Transfervverzögerung nachgewiesen werden konnten, kann die zeitliche Differenz auf die bereits in **Kap. 6.4.1** erwähnten Unsicherheiten im Altersmodell der Sedimentkerne zurückgeführt werden. Beide Ereignisse werden daher als zeitgleich angenommen.

Die Abnahme des H/A-Indexes hat in den Kernen aus dem Zentrum und Randbereich der Auftriebszelle unterschiedliche Ursachen.

Im Zentrum der Auftriebszelle ist er auf eine Zunahme in den relativen Häufigkeiten von *S. bulloideus/ramosus* zurückzuführen (**Abb. 29**). Dies zeigt eine Verringerung in der Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen und einen Rückgang in der Auftriebsintensität an. Auch DeVRIES & SCHRADER (1981) konnten für den Zeitraum der kleinen Eiszeit eine Reduzierung in der Auftriebsintensität nachweisen, die durch ein Einwandern tropischer Diatomeen-Arten in das Untersuchungsgebiet belegt ist. Sie folgerten, daß eine Südverlagerung der ITKZ wie im letzten Glazial, das Eindringen äquatorialer Wassermassen ins Arbeitsgebiet hervorgerufen hat und zu einer Änderung im Auftriebsgeschehen führte.

Im Randbereich der Auftriebszelle ist neben einem Anstieg in den relativen Häufigkeiten von *Spiniferites*-Arten auch ein Maximum in den Häufigkeiten von *O. centrocarpum* ausgebildet (Abb. 29), das nährstoffreiche, stabil geschichtete Wassermassen kennzeichnet. Ein Anstieg

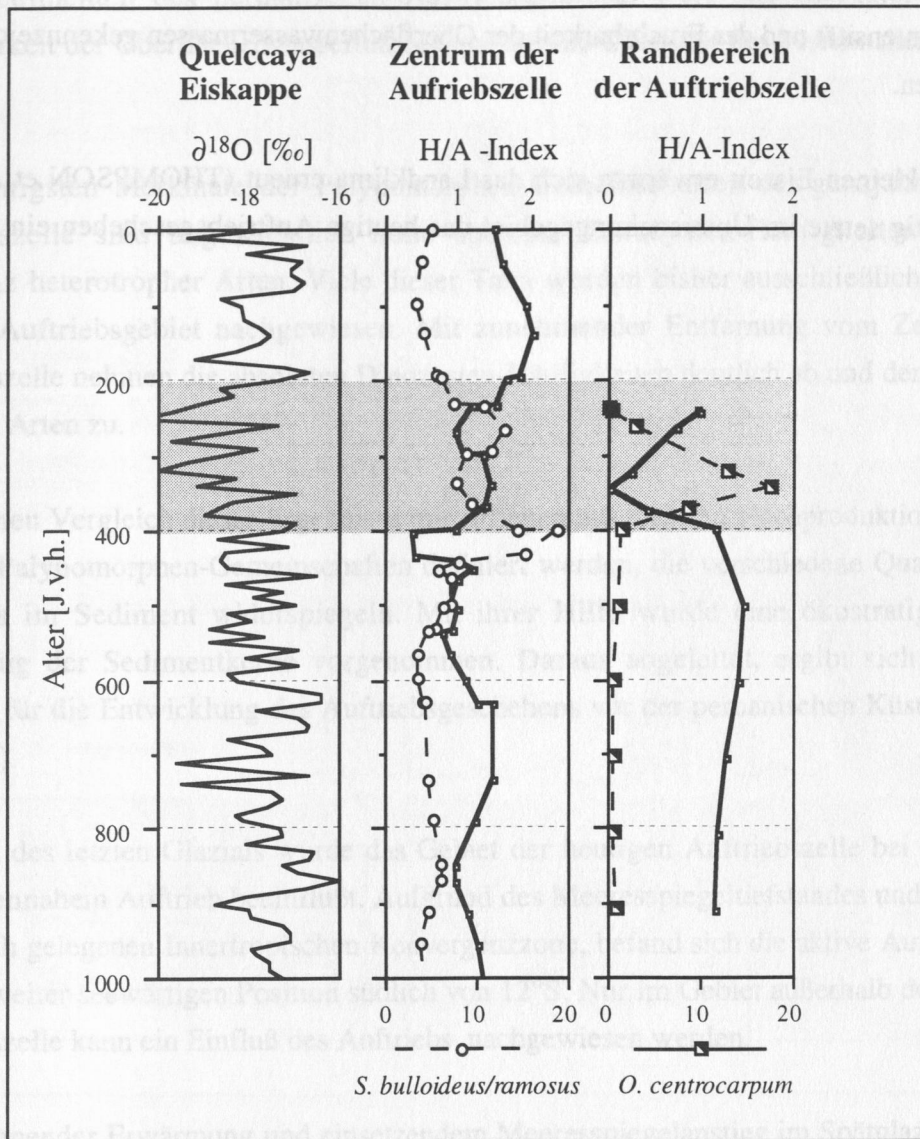


Abb. 29: H/A-Index und relative Häufigkeiten von *S. bulloideus/ramosus* und *O. centrocarpum* während der kleinen Eiszeit (Sauerstoffisotopenkurve nach THOMPSON & MOSLEY-THOMPSON, 1989).

in den relativen Häufigkeiten von terrestrischen Palynomorphen spricht außerdem für einen höheren Süßwassereintrag. Gleichzeitig kann aber auch ein deutliches Maximum in den Akkumulationsraten von benthischen Foraminiferen und ein Minimum in der  $\text{C}_{\text{org}}$ -Akkumulationsrate beobachtet werden (Abb. 26). Dies weist nach REIMERS & SUESS (1983a) auf verstärkte Bodenströmungen und eine stärkere Umlagerung des feinkörnigen or-

ganischen Materials hin. Daher sind die in diesem Kern dokumentierten Zysten-Gemeinschaften möglicherweise umgelagert.

Die Befunde dieser Arbeit belegen demnach, daß kurzfristige klimatische Ereignisse, wie die kleine Eiszeit, deutliche Änderungen im Auftriebsgeschehen, die durch eine Abnahme in der Auftriebsintensität und der Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen gekennzeichnet sind, hervorrufen.

Nach der kleinen Eiszeit erwärmte sich das Landklima erneut (THOMPSON et al., 1995). Gleichzeitig setzte im Untersuchungsgebiet das heutige Auftriebsgeschehen ein (**Abb. 25, 29**).

## 8. Schlußfolgerungen

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, daß die Palynomorphen-Taphozönosen in den Oberflächensedimenten des peruanischen Auftriebsgebietes wertvolle Indikatoren für die Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen und für die Intensität des küstennahen Auftriebs sind.

Die wichtigsten Merkmale der Palynomorphen-Gemeinschaften der ganzjährig aktiven Auftriebszelle sind ungewöhnlich hohe absolute Dinozysten-Häufigkeiten und eine Dominanz heterotropher Arten. Viele dieser Taxa wurden bisher ausschließlich im peruanischen Auftriebsgebiet nachgewiesen. Mit zunehmender Entfernung vom Zentrum der Auftriebszelle nehmen die absoluten Dinozysten-Häufigkeiten deutlich ab und der Anteil autotropher Arten zu.

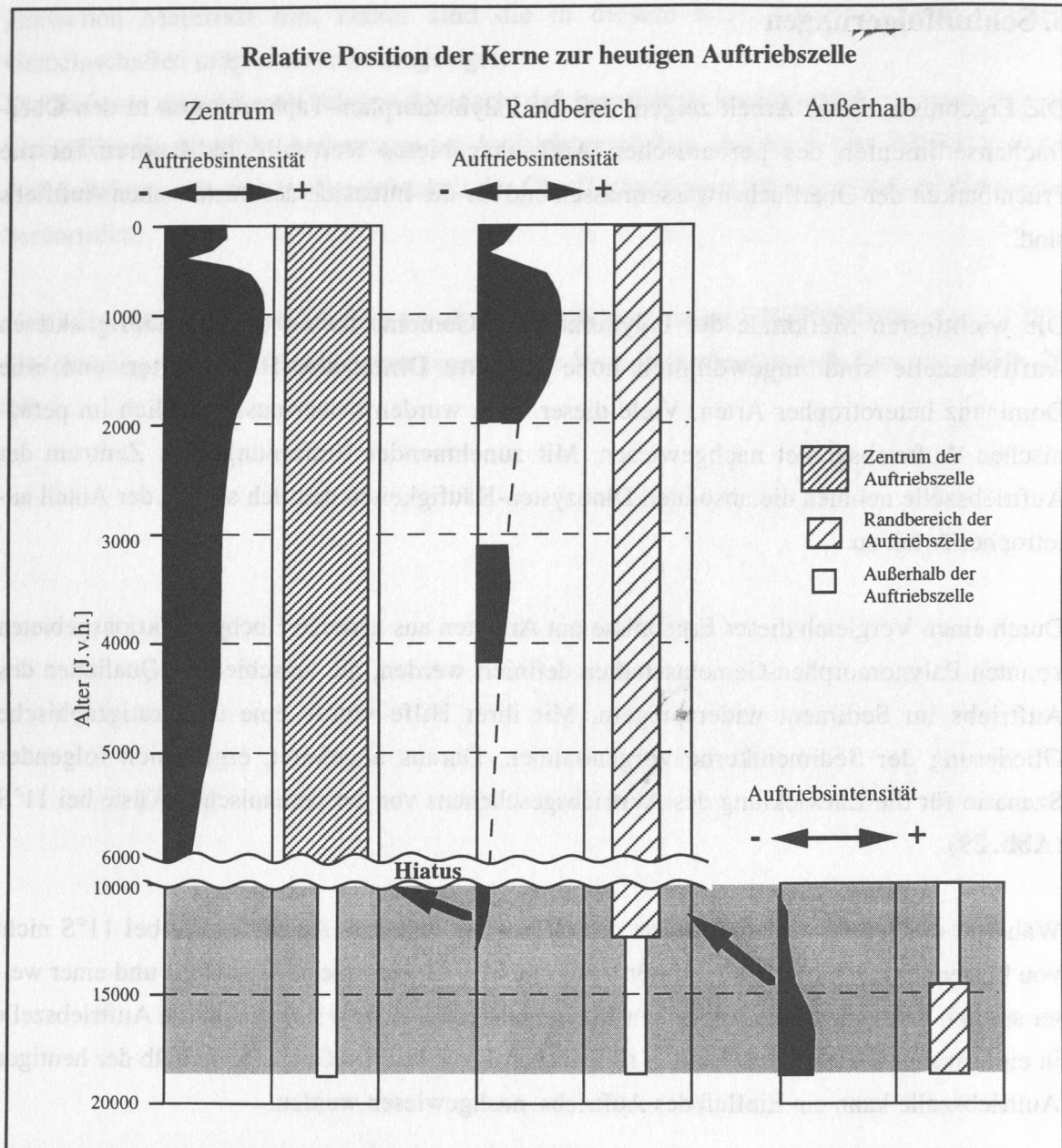
Durch einen Vergleich dieser Ergebnisse mit Arbeiten aus anderen Hochproduktionsgebieten konnten Palynomorphen-Gemeinschaften definiert werden, die verschiedene Qualitäten des Auftriebs im Sediment widerspiegeln. Mit ihrer Hilfe wurde eine ökostratigraphische Gliederung der Sedimentkerne vorgenommen. Daraus abgeleitet, ergibt sich folgendes Szenario für die Entwicklung des Auftriebsgeschehens vor der peruanischen Küste bei 11°S (**Abb. 29**).

Während des letzten Glazials wurde das Gebiet der heutigen Auftriebszelle bei 11°S nicht von küstennahem Auftrieb beeinflußt. Aufgrund des Meeresspiegeltiefstandes und einer weiter südlich gelegenen Innertropischen Konvergenzzone, befand sich die aktive Auftriebszelle in einer weiter seewärtigen Position südlich von 12°S. Nur im Gebiet außerhalb der heutigen Auftriebszelle kann ein Einfluß des Auftriebs nachgewiesen werden.

Mit beginnender Erwärmung und einsetzendem Meeresspiegelanstieg im Spätglazial begann die Verlagerung der Auftriebszelle in ihre heutige Position, so daß der heutige Randbereich der Auftriebszelle im Übergang vom ausgehenden Glazial zum Holozän schon vom Auftrieb beeinflußt wurde. Gleichzeitig führte eine erhöhte Niederschlagsmenge an der peruanischen Küste zu einem stärkeren Süßwassereintrag in das Untersuchungsgebiet.

Das frühe Holozän ist in den Sedimentkernen aus dem Untersuchungsgebiet aufgrund der Erosion des Peru-Unterstroms nicht dokumentiert.





**Abb. 30:** Schema der zeitlichen Entwicklung des Auftriebsgeschehens im Untersuchungsgebiet. Die Pfeile markieren die Verlagerung der Auftriebszelle. Der grau hinterlegte Bereich kennzeichnet den Zeitraum, in dem sich neben klimatischen Einflüssen auch der Meeresspiegelanstieg auf das Auftriebsgeschehen auswirkt.

Im Zeitraum von 5000 bis 6000 J.v.h. war das Auftriebsgeschehen im Untersuchungsgebiet durch nährstoffreiche, stabil geschichtete Wassermassen gekennzeichnet. Dies ist auf einen verstärkten Süßwassereintrag aufgrund des sehr warmen und feuchten Klimas zurückzuführen. Ein geringer Temperaturgradient zwischen den Winter- und Sommermonaten hatte eine Verringerung der Auftriebsintensität und stärkere Saisonalität im Auftriebsgeschehen zur Folge.

Der Übergang von einem frühholozänen, saisonalen zum heutigen, ganzjährigen Auftriebsgeschehen vollzog sich im Zeitraum vor 5000-3600 J.v.h. und ist auf eine Abnahme in den Temperaturen und in der Niederschlagsmenge des Landklimas zurückzuführen. Gleichzeitig wurde das Auftriebsgeschehen im Untersuchungsgebiet durch eine Häufung von El Niño-Ereignissen erheblich beeinflusst.

Ab 3600 J.v.h. entsprach das Auftriebsgeschehen im Untersuchungsgebiet dem heutigen. Für den Zeitraum von 1800-400 J.v.h kann eine deutliche Erhöhung in der Produktivität der Oberflächenwassermassen und in der Intensität des Küstenauftriebs nachgewiesen werden. Gleichzeitig ist aus den peruanischen Anden ein Temperaturrückgang belegt.

Während der kleinen Eiszeit (400-200 J.v.h.) war die Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen und die Intensität des küstennahen Auftriebs aufgrund einer Süd-Verlagerung der ITKZ und dem Eindringen äquatorialer Wassermassen in das Untersuchungsgebiet deutlich reduziert.

Erst nach der kleinen Eiszeit etablierte sich das heutige Auftriebsgeschehen im Untersuchungsgebiet.

## 9. Literatur

- ABRANTES, F. (1991): Variability of upwelling off NW-Africa during the latest Quaternary: Diatom evidence. *Paleoceanography*, **6**(4): 431-460.
- ABRANTES, F. (1992): Palaeoproductivity oscillations during the last 130 ka along the Portuguese and NW African margins. *in*: SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. (Hrsg.), *Upwelling systems: Evolution since the Early Miocene*. The Geological Society, London, 499-510.
- ALTENBACH, A.V. & SARNTHEIN, M. (1989): Productivity record in benthic foraminifera. *in*: BERGER, W.H., SMETACEK, V.S. & WEFER, G. (Hrsg.), *Productivity of the ocean: Present and Past*. John Wiley & Sons, Limited, S.Bernhard, Dahlem Konferenzen, 255-269.
- ANDRESEN, N. (1995): Veränderlichkeit der benthischen Foraminiferenfauna und des spätglazialen bis holozänen Küstenauftriebes bei 11°S vor Peru. - unveröff. Diplomarbeit, Kiel.
- ARISTEGUI, J. (1995): Primary production and carbon balance in upwelling areas. *Advanced Study Course on Upwelling Systems, Las Palmas de Gran Canaria*.
- ARNTZ, W.E. (1986): The two faces of El Niño 1982-83. *Meeresforschung*, **31**: 1-46.
- BAKKEN, K. & DALE, B. (1986): Dinoflagellate cysts in Upper Quaternary sediments from southwestern Norway and potential correlations with the oceanic record. *Boreas*, **15**: 185-190.
- BARBER, R.T. & SMITH, R.L. (1981): Coastal upwelling ecosystems. *in*: LONGHURST, A.R. (Hrsg.), *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, London, 31-68.
- BARBER, R.T. & CHAVEZ, F.C. (1983): Biological consequences of El Niño. *Science*, **222**: 1203-1210.
- BARBER, R.T. & KOGELSCHATZ, J.E. (1990): Nutrients and productivity during the 1982/83 El Niño. *in*: GLYNN, P.W. (Hrsg.), *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, 21-53.
- BERGER, W.H. (1989): Global maps of ocean productivity. *in*: BERGER, W.H., SMETACEK, V.S. & WEFER, G. (Hrsg.), *Productivity of the ocean: Present and Past*. John Wiley & Sons, Limited, S.Bernhard, Dahlem Konferenzen, 429-455.
- BERGER, W.H. & KEIR, R.S. (1984): Glacial-Holocene changes in atmospheric CO<sub>2</sub> and the deep-sea record. *in*: HANSEN, J.E. & TAKAHASHI, T. (Hrsg.), *Climate processes and climate sensitivities*. American Geophysical Union, Washington, D.C., 337-351.
- BERGER, W.H. & DIESTER-HAASS, L. (1988): Paleoproductivity: The benthic/planktonic ratio in foraminifera as a productivity index. *Marine Geology*, **81**: 15-25.
- BERGER, W.H., SMETACEK, V.S. & WEFER, G. (1989): Ocean productivity and paleoproductivity - an overview. *in*: BERGER, W.H., SMETACEK, V.S. & WEFER, G. (Hrsg.), *Productivity of the ocean: Present and Past*. John Wiley & Sons, Limited, S. Bernhard, Dahlem Konferenzen, 1-34.
- BERGER, W.H., HERGUERA, J.C., LANGE, C.B. & SCHNEIDER, R. (1994): Paleoproductivity: Flux versus nutrient proxies and other problems concerning the Quaternary productivity record. *in*: ZAHN, R., PEDERSEN, T.F., KAMINSKI, M.A. & LABEYRIE, L. (Hrsg.), *Carbon cycling in the Glacial Ocean: Constraints on the ocean's role in global change*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 385-412.
- BLASCO, D. (1971): Composición y distribución del fitoplancton en la región del afloramiento de las costas peruanas. *Investigacion Pesquera*, **35**(1): 61-112.
- BOHRMANN, G. (1988): Zur Sedimentationsgeschichte von biogenem Opal im nördlichen Nordatlantik und dem Europäischen Nordmeer (DSDP/ODP-Bohrungen 408, 642, 643, 644, 646 und 647). *Berichte des Sonderforschungsbereich 313, Universität Kiel*, **9**.

- BOLCH, C.J. & HALLEGRAEFF, G.M. (1990): Dinoflagellate cysts in the recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Botanica Marina*, **33**: 173-192.
- BRADFORD, M.R. (1975): New dinoflagellate cyst genera from the recent sediments of the Persian Gulf. *Canadian Journal of Botany*, **53**: 3064-3074.
- BRADFORD, M.R. & WALL, D.A. (1984): The distribution of recent organic-walled dinoflagellate cysts in the Persian Gulf, Gulf of Oman, and northwestern Arabian Sea. *Palaeontographica*, **192**: 16-84.
- BRASSEL, S.C., EGLINGTON, G., MARLOWE, I.T., PFLAUMANN, U. & SARNTHEIN, M. (1986): Molecular stratigraphy: A new tool for climate assessment. *Nature*, **320**: 129-133.
- BRINK, K.H., JONES, B.H., VAN LEER, J.C., MOOERS, C.N.K., STUART, D.W., STEVENSON, M.R., DUGDALE, R.C. & HEBURN, G.W. (1981): Physical and biological structure and variability in an upwelling center off Peru near 15°S during March, 1977. *in*: RICHARDS, F.A. (Hrsg.), *Coastal Upwelling*. American Geophysical Union, Washington, 473-495.
- BROCKMANN, C., FAHRBACH, E., HUYER, A. & SMITH, R.L. (1980): The poleward undercurrent along the Peru coast: 5 to 15°S. *Deep-Sea Research*, **27 A**: 847-856.
- BUJAK, J.P. (1984): Cenozoic dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bering Sea and northern North Pacific, DSDP Leg 19. *Journal of Micropaleontology*, **30**: 180-212.
- BURKE, S.K., BERGER, W.H., COULBOURN, W.T. & VINCENT, E. (1993): Benthic foraminifera in box core ERDC 112, Ontong Java Plateau. *Journal of Foraminiferal Research*, **23**: 19-39.
- BURNETT, W.C., VEEH, H.H. & SOUTAR, A. (1980): U-Series oceanographic and sedimentary evidence in support of recent formation of phosphate nodules off Peru. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publications*, **29**: 61-71.
- CANE, M.A. (1983): Oceanographic events during El Niño. *Science*, **222**(4629): 1189-1195.
- CHAN, A.T. (1978): Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. *Journal of Phycology*, **14**: 396-402.
- CHAPPELL, J. & SHACKLETON, N.J. (1986): Oxygen isotopes and sea level. *Nature*, **324**: 137-140.
- CHAVEZ, F.P., BUCK, K.R. & BARBER, R.T., (1990): Phytoplankton taxa in relation to primary production in the Equatorial Pacific. *Deep-Sea Research*, **37**(A): 1733-1752.
- CLAPPERTON, C.M. (1990): Quaternary glaciations of the Southern Hemisphere: An overview. *Quaternary Science Reviews*, **9**: 299-304.
- CLAPPERTON, C.M. (1993a): Quaternary geology and geomorphology of South America. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- CLAPPERTON, C.M. (1993b): Nature of environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **101**: 189-208.
- CODISPOTI, L.A. (1981): Temporal nutrient variability in three different upwelling regions. *in*: RICHARDS, F.A. (Hrsg.), *Coastal upwelling*. American Geophysical Union, Washington, D.C., 209-220.
- CODISPOTI, L.A. (1983): On nutrient variability and sediments in upwelling regions. *in*: SUESS, E. & THIEDE, J. (Hrsg.), *Coastal upwelling, its sediment record Part A: Response of the sedimentary regime to Present coastal upwelling*. Plenum Press, New York, London, 125-145.
- CODISPOTI, L.A. & PACKARD, T.T. (1980): Denitrification rates in the eastern tropical South Pacific. *Journal of Marine Research*, **38**(3): 453-477.



- CROSS, A.T., THOMPSON, G.G. & ZAITZEFF, J.B. (1966): Source and distribution of palynomorphs in bottom sediments, southern part of Gulf of California. *Marine Geology*, **4**: 467-524.
- CUSHING, D.H. (1971): Upwelling and fish production. *Advances in Marine Biology*, **9**: 255-334.
- DALE, B. (1976): Cyst formation, sedimentation, and preservation: Factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **22**: 39-60.
- DALE, B. (1977): New observations on *Peridinium faeroense* PAULSEN (1905), and classification of small orthoperidinioid dinoflagellates. *British Phycological Journal*, **12**: 241-253.
- DALE, B. (1983): Dinoflagellates cysts "benthic plankton". *in*: FRYXELL, G.A. (Hrsg.), *Survival strategies of the algae*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-46.
- DALE, B. (1985): Dinoflagellate cyst analysis of Upper Quaternary sediments in core GIK 15530-4 from the Skagerrak. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, **65** (1-2): 97-102.
- DALE, B. (1986): Life cycle strategies of oceanic dinoflagellates. *UNESCO technical papers in marine science*, **49**: 65-72.
- DALE, B. & DALE, A.L. (1992): Dinoflagellate contributions to the deep sea. *Ocean Biocoenosis Series*, **5**: 1-77.
- DALE, B. & FJELLSÅ, A. (1994): Dinoflagellate cysts as paleoproductivity indicators: State of the art, potential and limits. *in*: ZAHN, R., PEDERSEN, T.F., KAMINISKI, M.A. & LABEYRIE, L. (Hrsg.), *Carbon cycling in the Glacial Ocean: Constraints on the ocean's role in global change*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 521-537.
- DALE, B., MADSEN, A., NORDBERG, K. & THORSEN, T.A. (1993): Evidence for prehistoric and historic "blooms" of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in the Kattegat-Skagerrak region of Scandinavia. *in*: SMAYDA, T.J. & SHIMIZU, Y. (Hrsg.), *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, 47-52.
- DAVEY, R.J. & ROGERS, J. (1975): Palynomorph distribution in recent offshore sediments along two traverses off South West Africa. *Marine Geology*, **18**: 213-225.
- DEFLANDRE, G. & COOKSON, I.C. (1955): Fossil microplankton from Australian Late Mesozoic and Tertiary sediments. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **6**: 242-313.
- DeMENDIOLA, R.B. (1981): Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian coast. *in*: RICHARDS, F.A. (Hrsg.), *Coastal Upwelling*. American Geophysical Union, Washington D.C., 348-356.
- DeVERNAL, A. & MUDIE, P.J. (1989a): Late Pliocene to Holocene palynostratigraphy at ODP Site 645, Baffin Bay. *in*: SRIVASTAVA, S.P., ARTHUR, M.A., CLEMENT, B., et al. (Hrsg.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results*, **Vol. 105**. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 387-399.
- DeVERNAL, A. & MUDIE, P.J. (1989b): Pliocene and Pleistocene palynostratigraphy at ODP Sites 646 and 647, Eastern and Southern Labrador Sea. *in*: SRIVASTAVA, S.P., ARTHUR, M.A., CLEMENT, B., et al. (Hrsg.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results*, **Vol. 105**. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 401-422.
- DeVERNAL, A., LAROUCHE, A. & RICHARD, P.J.H. (1987): Evaluation of palynomorph concentrations: Do the Aliquot and the Marker-Grain methods yield comparable results. *Pollen et Spores*, **29**(2-3): 291-304.
- DeVERNAL, A., GOYETTE, C. & RODRIGUES, C.G. (1989): Contribution palynostratigraphique (dinokystes, pollen et spores) à la connaissance de la mer de Champlain: coupe de Saint-Césaire, Québec. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **26**: 2450-2464.

- DeVERNAL, A., GIROUX, L. & HILLAIRE-MARCEL, C. (1991): Distribution des palynomorphes et flux de matière organique dans un milieu de transition. Exemple de l'estuaire du Golfe du Saint-Laurent. *Palynosciences*, **1**: 145-157.
- DeVERNAL, A., BILODEAU, G., HILLAIRE-MARCEL, C. & KASSOU, N. (1992): Quantitative assessment of carbonate dissolution in marine sediments from foraminifer linings vs. shell ratios: Davis Strait, Northwest Atlantic. *Geology*, **20**: 527-530.
- DeVERNAL, A., TURON, J.-L. & GUIOT, J. (1993): Dinoflagellate cyst distribution in high-latitude marine environments and quantitative reconstruction of sea-surface salinity, temperature, and seasonality. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **31**: 48-62.
- DeVRIES, T.J. (1979): Nekton remains, diatoms, and Holocene upwelling off Peru. - unveröff. Diplomarbeit, Oregon State University.
- DeVRIES, T.J. & SCHRADER, H. (1981): Variation of upwelling/oceanic conditions during the latest Pleistocene through Holocene off central Peruvian coast: a diatom record. *Marine Micropaleontology*, **6**: 157-167.
- DeVRIES, T.J. & PEARCY, W.G. (1982): Fish debris in sediments of the upwelling zone off central Peru: a late Quaternary record. *Deep-Sea Research*, **28(A)**: 87-109.
- DILLON, M.O. & RUNDEL, P.W. (1990): The botanical response on the Atacama and Peruvian desert floras of the 1982-83 El Niño event. *in*: GLYNN, P.W. (Hrsg.), *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, 487-503.
- DODGE, J.D. (1985): *Atlas of dinoflagellates*. Farland Press, London.
- DODGE, J.D. & HARLAND, R. (1991): The distribution of planktonic dinoflagellates and their cysts in the eastern and northeastern Atlantic Ocean. *New Phytologist*, **118**: 593-603.
- DODSON, A.N. & THOMAS, W.H. (1977): Marine phytoplankton growth and survival under simulated upwelling and oligotrophic conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **26**: 153-161.
- DOHER, L.I. (1980): Palynomorph preparation procedures currently used in the paleontology and stratigraphy laboratories, U.S. Geological Survey. *Geological Survey Circular*, **830**: 29 pp.
- DUGDALE, R.C. (1972): Chemical oceanography and primary productivity in upwelling regions. *Geoforum*, **11**: 47-61.
- DUGDALE, R.C., GOERING, J.J., BARBER, R.T., SMITH, R.L. & PACKARD, T.T. (1977): Denitrification and hydrogen sulfide in the Peru upwelling region during 1976. *Deep-Sea Research*, **24**: 601-608.
- EDWARDS, L.E. & ANDRLE, V.A.S. (1992): Distribution of selected dinoflagellate cysts in modern marine sediments. *in*: HEAD, M.J. & WRENN, J.H. (Hrsg.), *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 259-288.
- EHRMANN, W. & THIEDE, J. (1985): History of Mesozoic and Cenozoic sediment fluxes to the North Atlantic Ocean. *Contributions to Sedimentology*, **15**: 1-109.
- EMEIS, K.-C., WHELAN, J.K. & TARAFA, M. (1991): Sedimentary and geochemical expression of oxic and anoxic conditions on the Peru shelf. *in*: TYSON, R.V. & PEARSON, T.H. (Hrsg.), *Modern and ancient continental shelf anoxia*. The Geological Society, London, 155-170.
- ENFIELD, D.B. (1981): Thermally driven wind variability in the planetary boundary layer above Lima, Peru. *Journal of Geophysical Research*, **86(C3)**: 2005-2016.
- ESHET, Y., ALMOGI-LABIN, A. & BEIN, A. (1994): Dinoflagellate cysts, paleoproductivity and upwelling systems: A late Cretaceous example from Israel. *Marine Micropaleontology*, **23**: 231-240.

- EVITT, W.R. (1985): Sporopollenin dinoflagellate cysts: Their morphology and interpretation. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas.
- FAIRBANKS, R.G. (1989): A 17,000-year glacio-eustatic sea level record: Influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-ocean circulation. *Nature*, **342**: 637-642.
- FAIRBRIDGE, R.W. (1976): Effects of Holocene climatic change on some tropical geomorphic processes. *Quaternary Research*, **6**: 529-556.
- FRIEDERICH, G.E. & CODISPOTI, L.A. (1981): The effects of mixing and regeneration on the nutrient content of upwelling waters in Peru. *in*: RICHARDS, F.A. (Hrsg.), Coastal Upwelling. American Geophysical Union, Washington, 221-227.
- GAINES, G. & TAYLOR, F.J.R. (1984): Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*, **6**(6): 1057-1061.
- GAINES, G. & ELBRÄCHTER, M. (1987): Heterotrophic nutrition. *in*: TAYLOR, F.J.R. (Hrsg.), The biology of dinoflagellates. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 224-268.
- GRAF, H.-F. (1986): Abkühlung der Nordhemisphäre - ein möglicher Trigger für El Niño/Southern Oscillation-Episoden. *Naturwissenschaften*, **73**: 258-263.
- HANSEN, B.C. & RODBELL, D.T. (1995): A Late Glacial/Holocene pollen record from the eastern Andes of northern Peru. *Quaternary Research*, **44**: 216-227.
- HANSEN, B.C.S., SELTZER, G.O. & WRIGHT JR., D.E. (1994): Late Quaternary vegetational change in the central Peruvian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **109**: 263-285.
- HARLAND, R. (1973): Quaternary (Flandrian) dinoflagellate cysts from the Grand Banks, off Newfoundland, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **16**: 229-242.
- HARLAND, R. (1977): Recent and late Quaternary (Flandrian and Devensian) dinoflagellate cysts from marine continental shelf sediments around the British Sea. *Palaeontographica, Abt. B*, **164**: 87-126.
- HARLAND, R. (1981): Cysts of the colonial dinoflagellate *Polykrikos schwartzii* Bütschli 1873, (Gymnodiniales), from recent sediments, Firth of Forth, Scotland. *Palynology*, **5**: 65-79.
- HARLAND, R. (1982): A review of recent and Quaternary organic-walled dinoflagellate cysts of the genus *Protoperidinium*. *Palaeontology*, **25**(2): 369-397.
- HARLAND, R. (1983): Distribution maps of recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Palaeontology*, **26**(2): 321-387.
- HEAD, M.J. (1994): Morphology and paleoenvironmental significance of the Cenozoic dinoflagellate genera *Tectatodinium* and *Habibacysta*. *Micropaleontology*, **40**(4): 289-321.
- HEAD, M.J., WRENN, J.H. (1992): A forum on Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts. *in*: HEAD, M.J. & WRENN, J.H. (Hrsg.), Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs. American Association of Stratigraphic Palynologists, Foundation, Dallas, 1-31.
- HEINZE, P.-M. (1990): Das Auftriebsgeschehen vor Peru im Spätquartär. *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen*, **9**.
- HEINZE, P.-M. & WEFER, G. (1992): The history of coastal upwelling off Peru (11°S, ODP Leg 112, Site 680B) over the past 650000 years. *in*: SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. (Hrsg.), Upwelling systems: Evolution since the Early Miocene. The Geological Society, London, 451-462.
- HERGUERA, J.C. (1992): Deep-sea benthic foraminifera and biogenic opal: Glacial to postglacial productivity changes in the western Equatorial Pacific. *Marine Micropaleontology*, **19**: 79-98.

- HERGUERA, J.C. & BERGER, W.H. (1991): Paleoproductivity: Glacial to postglacial change in the western Equatorial Pacific, from benthic foraminifera. *Geology*, **19**: 1173-1176.
- HOLLIGAN, P.M., MADDOCK, L. & DODGE, J.D. (1980): The distribution of dinoflagellates around the British Isles in July 1977: A multivariate analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**: 851-867.
- HOOGHMSTRA, H. (1984): Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: A continuous record of the last 3,5 million years. *Dissertationes Botanicae*, **79**: 1-368.
- HUNTSMAN, S.A., BRINK, K.H., BARBER, R.T. & BLASCO, D. (1981): The role of circulation and stability in controlling the relative abundance of dinoflagellates and diatoms over the Peru shelf. *in*: RICHARDS, F.A. (Hrsg.), Coastal Upwelling. American Geophysical Union, Washington D.C., 357-365.
- JACOBSON, D.M. & ANDERSON, D.M. (1986): Thecate heterotrophic dinoflagellates: Feeding behavior and mechanisms. *Journal of Phycology*, **22**: 249-258.
- JØRGENSEN, S. (1967): A method of absolute pollen counting. *New Phytologist*, **66**: 489-493.
- KÄSE, R.H. (1985): El Niño. *Geowissenschaften in unserer Zeit*, **3**(4): 113-119.
- KERR, R.A. (1983): Fading El Niño broadening scientists' view. *Science*, **221**: 940.
- KESSLER, A. (1985): Zur Rekonstruktion von spätglazialem Klima und Wasserhaushalt auf dem peruanisch-bolivianischen Altiplano. *Zeitschrift für Gletscherkunde*, **21**: 107-114.
- KRISSEK, L.A., SCHEIDEGGER, K.F. & KULM, L.D. (1980): Surface sediments of the Peru-Chile continental margin and the Nazca plate. *Geological Society of America Bulletin, Part I*, **91**: 321-331.
- KULM, L.V.D., THORNBURG, T.M., SCHRADER, H., MASIAS, A., RESIG, J.M. & JOHNSON, L. (1981): Late Cenozoic carbonates on the Peru continental margin: Lithostratigraphy, biostratigraphy, and tectonic history. *Geological Society of America, Memoir*, **54**: 469-506.
- KUTZBACH, J.E. & GUETTER, P.J. (1986): The influence of changing orbital parameters and surface boundary conditions on climate simulations for the past 18,000 years. *Journal of the Atmospheric Sciences*, **43**: 1726-1759.
- LEETMA, A., BEHRINGER, D.W., HUYER, A., SMITH, R.L. & TOOLE, J. (1987): Hydrographic conditions in the Eastern Pacific before, during and after the 1982/83 El Niño. *Progress in Oceanography*, **19**: 1-47.
- LENTIN, J.K. & WILLIAMS, G.L. (1993): Fossil dinoflagellates: Index to genera and species, 1993 edition. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, **28**: 1-856.
- LEWIS, J. (1991): Cyst-theca relationship in *Scrippsiella* (Dinophyceae) and related orthoperidinioid genera. *Botanica Marina*, **34**: 91-106.
- LEWIS, J. & DODGE, J.D. (1987): The cyst-theca relationship of *Protoperidinium americanum* (GRAN & BRAARUD) BALECH. *Journal of Micropalaeontology*, **6**(2): 113-121.
- LEWIS, J., DODGE, J.D. & TETT, P. (1984): Cyst-theca relationships in some *Protoperidinium* species (Peridinales) from Scottish sea lochs. *Journal of Micropalaeontology*, **3**(2): 25-34.
- LEWIS, J., DODGE, J.D. & POWELL, A.J. (1990): Quaternary dinoflagellate cysts from the upwelling system offshore Peru, Hole 686B, ODP Leg 112. *in*: SUESS, E., VON HUENE, R., et al., Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, **Vol. 112**. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 323-328.
- LONGHURST, A., SATHYENDRANATH, S., PLATT, T. & CAVERHILL, C. (1995): An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, **17**: 1245-1271.



- LOUBERE, P. (1991): Deep-sea benthic foraminiferal assemblage response to a surface ocean productivity gradient: A test. *Paleoceanography*, **6**: 193-204.
- MAEDA, S. & KISHIMOTO, R. (1970): Upwelling off the coast of Peru. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, **26**(5): 300-309.
- MALONE, T.C. (1975): Environmental control on phytoplankton cell size. *Limnology and Oceanography*, **20**: 490.
- MARKGRAF, V. (1983): Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology*, **7**: 43-70.
- MARKGRAF, V. (1989): Palaeoclimates in Central and South America since 18.000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews*, **8**: 1-24.
- MARKGRAF, V. (1993): Climatic history of Central and South America since 18.000 yr B.P.: Comparison of pollen records and model simulations. *in*: WRIGHT Jr., H.E., KUTZBACH, J.E., WEBB III, T., RUDDIMAN, W.F., STREET-PERROTT, F.A. & BARTLEIN, P.J. (Hrsg.), *Global climates since the Last Glacial Maximum*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 357-385.
- MARRET, F. (1994a): Evolution paléoclimatique et paléohydrologique de l'Atlantique est-equatorial et du proche continent au quaternaire terminal. Contribution palynologique (Kystes de dinoflagelles, pollen et spores). - Dissertation, L'Université Bordeaux.
- MARRET, F. (1994b): Distribution of dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east Equatorial Atlantic (Gulf of Guinea). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **84**: 1-22.
- MARTIN, L., FOURNIER, M., MOURGUIART, P., SIFEDDINE, A., TURCQ, B., ABSY, M.L. & FLEXOR, J.-M. (1993): Southern oscillation signal in South American palaeoclimatic data of the last 7000 years. *Quaternary Research*, **39**: 338-346.
- MARTÍNEZ-HERNANDEZ, E. & HERNANDEZ-CAMPOS, H.E. (1991): Distribución de quistes de dinoflagelados y acritarcas en sedimentos Holocénicos del Golfo de California. *Paleontología Mexicana*, **57**: 1-133.
- MATSUOKA, K. (1981): Dinoflagellate cysts and pollen in pelagic sediments of the northern part of the Philippine Sea. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts of Nagasaki University (Natural Science)*, **21**: 59-70.
- MATSUOKA, K. (1982): Dinoflagellate cysts in surface sediments of Omura Bay, West Kyushu, Japan. *in*: *Fundamental studies of the effects of marine environment of the outbreak of red tides*. Monbusho, Tokyo, 197-207.
- MATSUOKA, K. (1985a): Organic-walled dinoflagellate cysts from surface sediments of Nagasaki Bay and Senzaki Bay, West Japan. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University (Natural Science)*, **25**(2): 21-115.
- MATSUOKA, K. (1985b): Archeopyle structure in modern gymnodinean dinoflagellate cysts. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **44**: 217-231.
- MATSUOKA, K. (1987): Organic-walled dinoflagellate cysts from surface sediments of Akkeshi Bay and Lake Saroma, North Japan. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University (Natural Science)*, **28**(1): 35-123.
- MATSUOKA, K. & FUKUYO, Y. (1986): Cyst and motile morphology of a colonial dinoflagellate *Pheopolykrikos hartmannii* (ZIMMERMANN) comb. nov. *Journal of Plankton Research*, **8**(4): 811-818.
- MATTHIESSEN, J. (1991): Dinoflagellaten-Zysten im Spätquartär des Europäischen Nordmeeres: Palökologie und Paläo-Ozeanographie. *GEOMAR Report*, **17**.

- MATTHIESSEN, J. (1994): Verbreitung von marinen Palynomorphen-Vergesellschaftungen in rezenten Sedimenten des Europäischen Nordmeeres. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **194**(1): 1-24.
- MATTHIESSEN, J. (1995): Distribution patterns of dinoflagellate cysts and other organic-walled microfossils in recent Norwegian-Greenland Sea sediments. *Marine Micropaleontology*, **24**: 307-334.
- MATTHIESSEN, J. & BRENNER, W. (1995): Organic-walled microfossils in Holocene sediments from Neustadt Bay, western Baltic Sea. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, **1**: 67-81.
- MATTHIESSEN, J. & BRENNER, W. (subm.): Chlorophyceen und Dinoflagellaten-Zysten in rezenten Sedimenten des Greifswalder Bodden. *Senckenbergiana Maritima*.
- McCAFFREY, M.A., FARRINGTON, J.W. & REPETA, D.J. (1990): The organic geochemistry of Peru margin surface sediments: I. A comparison of the C<sub>37</sub> alkenone and historical El Niño records. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **54**: 1671-1682.
- McGLONE, M.S., KERSHAW, A.P. & MARKGRAF, V. (1992): El Niño/Southern Oscillation climatic variability in Australasian and South American paleoenvironmental records. *in*: DIAZ, H.F. & MARKGRAF, V. (Hrsg.), *El Niño: Historical and paleoclimatic aspects of the Southern Oscillation*. Cambridge University Press, Cambridge, 435-462.
- McMINN, A. (1987): A late Pleistocene dinoflagellate cyst assemblage from Bulahdelah, N.S.W. *Proceedings of the Linnean Society of N.S.W.*, **109**(3): 175-181.
- McMINN, A. (1989): Late Pleistocene dinoflagellate cysts from Botany Bay, New South Wales, Australia. *Micropaleontology*, **35**(1): 1-9.
- McMINN, A. (1990): Recent dinoflagellate cyst distribution in eastern Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **65**: 305-310.
- McMINN, A. (1991): Recent dinoflagellate cysts from estuaries on the central coast of New South Wales, Australia. *Micropaleontology*, **37**(3): 269-287.
- McMINN, A. (1992): Recent and late Quaternary dinoflagellate cyst distribution on the continental shelf and slope of southeastern Australia. *Palynology*, **16**: 13-24.
- MELIA, M.B. (1984): The distribution and relationship between palynomorphs in aerosols and deep-sea sediments off the coast of Northwest Africa. *Marine Geology*, **58**: 345-371.
- MELIEF, A.B.M. (1985): Late Quaternary paleoecology of the Parque Nacional Natural los Nevados (Cordillera Central) and Sumapaz (Cordillera Oriental) areas, Colombia. - unveröff. Dissertation, Amsterdam.
- MERCER, J.H. (1976): Glacial history of southernmost South America. *Quaternary Research*, **6**: 125-166.
- MOLINA-CRUZ, A. (1977): The relation of the southern trade winds to upwelling processes during the last 75000 years. *Quaternary Research*, **8**: 324-338.
- MOLINA-CRUZ, A. (1984): Radiolaria as indicators of upwelling processes: The Peruvian connection. *Marine Micropaleontology*, **9**: 53-75.
- MOREY-GAINES, G. & RUSE, R.H. (1980): Encystment and reproduction of the predatory dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* CHATTON (Gymnodiniales). *Phycologia*, **19**(3): 230-236.
- MORZADEC-KERFOURN, M.T. (1979): Les kystes de dinoflagellés. *Géologie Méditerranéenne*, **6**(1): 221-246.
- MUDIE, P.J. (1992): Circum-arctic Quaternary and Neogene marine palynofloras: Paleocology and statistical analysis. *in*: HEAD, M.J. & WRENN, J.H. (Hrsg.), *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 347-390.

- MÜLLER, P.J. & SUESS, E. (1979): Productivity, sedimentation rate, and sedimentary organic matter in the oceans - I. organic carbon preservation. *Deep-Sea Research*, **26A**: 1347-1362.
- MÜLLER, P.J., ERLLENKEUSER, H. & VON GRAFENSTEIN, R. (1983): Glacial-Interglacial cycles in oceanic productivity inferred from organic carbon contents in eastern North Atlantik sediment cores. *in*: THIEDE, J. & SUESS, E. (Hrsg.), *Coastal Upwelling, its Sediment Record Part B: Sedimentary records of ancient coastal upwelling*. Plenum Press, New York, London, 365-398.
- MULLINS, H.T., THOMPSON, J.B., McDOUGALL, K. & VERCOUTERE, T.L. (1985): Oxygen-minimum zone edge effects: Evidence from the central California coastal upwelling system. *Geology*, **13**: 491-494.
- NEHRING, S. (1994): Dinoflagellaten-Dauercysten in deutschen Küstengewässern: Vorkommen, Verbreitung und Bedeutung als Rekrutierungspotential. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde, Kiel*, **259**.
- OBERHÄNSLI, H., HEINZE, P., DIESTER-HAASS, L. & WEFER, G. (1990): Upwelling off Peru during the last 430,000 yrs and its relationship to the bottom-water environment, as deduced from coarse grain-size distributions and analyses of benthic foraminifers at Holes 679D, 680B, and 681B, Leg 112. *in*: SUESS, E., VON HUENE, R. & et al., (Hrsg.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, Vol. 112*. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 369-390.
- OCHOA, N. & GOMEZ, O. (1987): Dinoflagellates as indicators of water masses during El Niño, 1982-1983. *Journal of Geophysical Research*, **92**(C 13): 14.355-14.367.
- PHILANDER, S.G.H. (1983): El Niño Southern Oscillation phenomena. *Nature*, **302**: 295-301.
- PHIPPS, D. & PLAYFORD, G. (1984): Laboratory techniques for extraction of palynomorphs from sediments. *Papers of the Department of Geology, University of Queensland*, **11**(1): 23 pp.
- POWELL, A.J., DODGE, J.D. & LEWIS, J. (1990): Late Neogene to Pleistocene palynological facies of the Peruvian continental margin upwelling, Leg 112. *in*: SUESS, E., VON HUENE, R., et al. (Hrsg.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 297-321.
- POWELL, A.J., LEWIS, J. & DODGE, J.D. (1992): The palynological expressions of post-Palaeogene upwelling: A review. *in*: SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. (Hrsg.), *Upwelling systems: Evolution since the Early Miocene*. The Geological Society, London, 215-226.
- PRAHL, F.G. & WAKEHAM, S.G. (1987): Calibration of unsaturation patterns in long-chain ketone compositions for palaeotemperature assessment. *Nature*, **330**: 367-369.
- PRAHL, F.G., MUELHAUSEN, L.A. & ZAHNLE, D.L. (1988): Further evaluation of long-chain alkenones as indicators of paleoceanographic conditions. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **52**: 2303-2310
- QUINN, W.H., NEAL, V.T. & MAYOLO, S.E.A.D. (1987): El Niño occurrences over the past four and a half centuries. *Journal of Geophysical Research*, **92**(C 13): 14,449-14,461.
- RASMUSSEN, E.M. & WALLACE, J.M. (1983): Meteorological aspects of the El Niño/Southern Oscillation. *Science*, **222**: 1195-1202.
- REID, J.L. (1959): Evidence of a South Equatorial Countercurrent in the Pacific Ocean. *Nature*, **184**: 209-210.
- REID, L.R. (1973): The shallow salinity minima of the Pacific Ocean. *Deep-Sea Research*, **20**: 51-68.
- REID, P.C. (1972): The distribution of dinoflagellate cysts, pollen and spores in recent marine sediments from the coast of the British Isles. Dissertation, University of Sheffield.
- REID, P.C. (1974): Gonyaulacacean dinoflagellate cysts from the British Isles. *Nova Hedwigia*, **25**: 579-637.
- REID, P.C. (1975): A regional sub-division of dinoflagellate cysts around the British Isles. *New Phytologist*, **75**: 589-603.

- REID, P.C. (1977): Peridinacean and glenodiniacean dinoflagellate cysts from the British Isles. *Nova Hedwigia*, **29**: 429-463.
- REID, P.C. (1978): Dinoflagellate cysts in the plankton. *New Phytologist*, **80**: 219-229.
- REID, P.C. & HARLAND, R. (1977): Studies of Quaternary dinoflagellate cysts from the North Atlantic. *in*: ELSICK, W.C. (Hrsg.), *Contribution of Stratigraphic Palynology (With Emphasis on North America) Vol. 1., Cenozoic Palynology*. American Association of Stratigraphic Palynologists Contribution Series, 147-165.
- REID, P.C. & JOHN, A.W.G. (1978): Tintinnid cysts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **58**: 551-557.
- REIMERS, C.E. & SUESS, E. (1983a): Spatial and temporal patterns of organic matter accumulation on the Peru continental margin. *in*: THIEDE, J. & SUESS, E. (Hrsg.), *Coastal Upwelling, its Sediment Record Part B: Sedimentary records of ancient coastal upwelling*. Plenum Press, New York, London, 311-337.
- REIMERS, C.E. & SUESS, E. (1983b): Late Quaternary fluctuations in the cycling of organic matter off Central Peru: A proto-kerogen record. *in*: SUESS, E. & THIEDE, J. (Hrsg.), *Coastal Upwelling, its sediment record Part A: Response of the sedimentary regime to Present coastal upwelling*. Plenum Press, New York, London, 497-525.
- RESIG, J.M. (1990): Benthic foraminiferal stratigraphy and paleoenvironments off Peru, Leg 112. *in*: SUESS, E., VON HUENE, R., et al. (Hrsg.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, Vol. 112*. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 263-295.
- RICHARDS, F.A. (1981): *Coastal Upwelling*. American Geophysical Union, Washington D.C..
- ROCHON, A. & DeVERNAL, A. (1994): Palynomorph distribution in recent sediments from the Labrador Sea. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **31**: 115-127.
- ROGERS, J. & BREMNER, J.M. (1991): The Benguela System. Part VII. Marine-geological aspects. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **29**: 1-85.
- ROMINE, K. (1982): Late Quaternary history of atmospheric and oceanic circulation in the eastern Equatorial Pacific. *Marine Micropaleontology*, **7**: 163-187.
- ROMINE, K. & MOORE, T.C. (1981): Radiolarian assemblage distributions and paleoceanography of the eastern Equatorial Pacific Ocean during the last 127 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **35**: 281-314.
- ROSENBERG, R., ARNTZ, W.E., CHUMAN de FLORES, E., FLORES, L.A., CARBAJAL, G., FINGER, I. & TARAZONA, J. (1983): Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. *Journal of Marine Research*, **41**: 263-279.
- ROSSIGNOL, M. (1961): Analyse pollinique des sédiments marins quaternaires en Israel. 1. Sédiments récents. *Pollen et Spores*, **3**: 303-324.
- ROSSIGNOL, M. (1964): Hystrichosphères du quaternaire en Méditerranée Orientale, dans les sédiments Pleistocènes et les boues marines actuelles. *Revue de Micropaléontologie*, **7**(2): 83-99.
- ROSSIGNOL, M. (1969): Sédimentation palynologique dans le domaine marin quaternaire de Palestine: Étude de paléo-environnement. *Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris)*, **10**.
- RYTHER, J.H. & DUNSTAN, W.M. (1971): Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, **171**: 1008-1013.
- RYTHER, J.H., MENZEL, D.W., HULBURT, E.M., LORENZEN, C.J. & CORWIN, N. (1971): The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. *Investigacion Pesquera*, **35**(1): 43-59.



- SALZWEDEL, H., FLORES, L.A., CARABAJAL, G., CANAHUIRE, E., ZAFRA, A. & ARANDA, C. (1987): Información básica sobre muestras de bentos, sedimentos y factores abióticos en la plataforma continental del Perú entre 1976 y 1987. Instituto del mar del Perú, **90**: 1-41.
- SAMYSHEV, E.V. (1973): Relationships between trophic copepod groups in the zooplankton of the Gulf of Guinea. *Hidrobiological Journal*, **9**: 25-32.
- SANTANDER BUENO, H. (1981): The zooplankton in an upwelling area off Peru. *in*: RICHARDS, F.A. (Hrsg.), Coastal Upwelling. American Geophysical Union, Washington D.C., 411-416.
- SARNTHEIN, M., WINN, K., DUPLESSY, J.-C. & FONTUGNE, M.R. (1988): Global variations of surface ocean productivity in low and mid latitudes: Influence on CO<sub>2</sub> reservoirs of the deep ocean and atmosphere during the last 21,000 years. *Paleoceanography*, **3**(3): 361-399.
- SCHEIDEGGER, K.F. & KRISSEK, L.A. (1983): Zooplankton and nekton: Natural barriers to the seaward transport of suspended terrigenous particles off Peru. *in*: SUESS, E. & THIEDE, J. (Hrsg.), Coastal Upwelling, its sediment record Part A: Response of the sedimentary regime to Present coastal upwelling. Plenum Press, New York, London, 303-333.
- SCHNACK, S.B. & ELBRÄCHTER, M. (1981): On the food of calanoid copepods from the Northwest African upwelling regions. *in*: RICHARDS, F.A. (Hrsg.), Coastal Upwelling. American Geophysical Union, Washington D.C., 433-439.
- SCHNEPF, E. & ELBRÄCHTER, M. (1992): Nutritional strategies in dinoflagellates: A review with emphasis on cell biological aspects. *European Journal of Protistology*, **28**: 3-24.
- SCHRADER, H. (1992): Peruvian coastal primary palaeo-productivity during the last 200000 years. *in*: SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. (Hrsg.), Upwelling systems: Evolution since the Early Miocene. The Geological Society, London, 391-409.
- SCHRADER, H. & SORKNES, R. (1990): Spatial and temporal variation of Peruvian coastal upwelling during the latest Quaternary. *in*: SUESS, E., VON HUENE, R. & al., Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, Vol. **112**. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 391-406.
- SELLNER, K.G., HENDRIKSON, P. & OCHOA, N. (1983): Relationship between the chemical composition of particulate organic matter and phytoplankton distributions in recently upwelled waters off Peru. *in*: SUESS, E. & THIEDE, J. (Hrsg.), Coastal Upwelling, its sediment record Part A: Response of the sedimentary regime to Present coastal upwelling. Plenum Press, New York, London, 273-287.
- SERVANT, M. (1984): Climatic variations in the low continental latitudes during the last 30,000 years. *in*: MÖRNER, N.A. & KARLÉN, W. (Hrsg.), Climatic changes on a yearly to millennial basis. Reidel, Dordrecht, 117-120.
- SHAFFER, G. (1982): On the upwelling over the wide shelf off Peru: 1. Circulation. *Journal of Marine Research*, **40**(2): 293-314.
- SMITH, R.L. (1983): Circulation patterns in upwelling regimes. *in*: SUESS, E. & THIEDE, J. (Hrsg.), Coastal Upwelling, its sediment record Part A: Response of the sedimentary regime to Present coastal upwelling. Plenum Press, New York, London, 13-35.
- SOURNIA, A. (1982): Is there a shade flora in marine plankton?. *Journal of Plankton Research*, **4**: 391-395.
- SOUTAR, A., JOHNSON, S.R. & BAUMGARTNER, T.R. (1982): In search of modern depositional analogs to the Monterey Formation. *in*: GARRISON, G.E. & DOUGLAS, R.G. (Hrsg.), The Monterey Formation and related siliceous rocks in California. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa, Oklahoma, 123-147.
- STANCLIFFE, R.P.W. (1989): Microforaminiferal linings: Their classification, biostratigraphy and paleoecology, with special reference to specimens from British Oxfordian sediments. *Micropaleontology*, **35**(4): 337-352.

- STOCKMARR, J. (1971): Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, **13**(4): 616-621.
- STOVER, L.E. & EVITT, W.R. (1978): Analyses of Pre-Pleistocene organic-walled dinoflagellates. Stanford University Palynologists Contributions Series.
- STRICKLAND, J.D.H., EPPLEY, R.W. & MENDIOLA, B.R. (1969): Phytoplankton populations, nutrients and photosynthesis in Peruvian coastal waters. *Instituto del Mar del Peru, Boletin*, **2**(1): 4-45.
- SUESS, E. (1992): FS SONNE Fahrtbericht So78 PERUVENT. *Geomar Reports*, **14**.
- SUESS, E. & THIEDE, J. (1983): Coastal Upwelling, its sediment record Part A: Response of the sedimentary regime to Present coastal upwelling. Plenum Press, New York, London.
- SUESS, E. & VON HUENE, R. et al., (1988): Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports, Vol. **112**. Ocean Drilling Program, College Station, Texas.
- SUESS, E., KULM, L.D. & KILLINGLEY, J.S. (1987): Coastal upwelling and a history of organic-rich mudstone deposition off Peru. *in*: BROOKS, J. & FLEET, A.J. (Hrsg.), *Marine Petroleum Source Rocks*. The Geological Society, London, 181-197.
- SUKHANOVA, I.N., KONOVALOVA, G.V. & RATIKOVA, T.N. (1978): Phytoplankton numbers and species structure in the Peruvian upwelling region. *Oceanology*, **18**(1): 72-76.
- SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. (1992): Upwelling systems: Evolution since the Early Miocene. The Geological Society, London.
- TARAZONA, J., SALZWEDEL, H. & ARNTZ, W. (1988): Oscillations of macrobenthos in shallow waters of the Peruvian central coast induced by El Niño 1982-83. *Journal of Marine Research*, **46**: 593-611.
- TAYLOR, F.J.R. & POLLINGHER, U. (1987): Ecology of dinoflagellates. *in*: TAYLOR, F.J.R. (Hrsg.), *The biology of dinoflagellates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 399-529.
- THIEDE, J. & SUESS, E. (1983): Coastal Upwelling, its Sediment Record Part B: Sedimentary records of ancient coastal upwelling. Plenum Press, New York, London.
- THIEDE, J. & JÜNGER, B. (1992): Faunal and floral indicators of ocean coastal upwelling (NW African and Peruvian continental Margins). *in*: SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. (Hrsg.), *Upwelling systems: Evolution since the Early Miocene*. The Geological Society, London, 47-76.
- THOMPSON, L.G. & MOSLEY-THOMPSON, E. (1989): One-Half millennia of tropical climate variability as recorded in the stratigraphy of the Quelccaya Ice Cap, Peru. *Geophysical Monograph*, **55**: 15-31.
- THOMPSON, L.G., MOSLEY-THOMPSON, E., DANSGAARD, W. & GROOTES, P.M. (1986): The Little Ice Age as recorded in the stratigraphy of the tropical Quelccaya Ice Cap. *Science*, **234**: 361-364.
- THOMPSON, L.G., MOSLEY-THOMPSON, E., DAVIS, M.E., LIN, P.-N., HENDERSON, K.A., COLE-DAI, J., BOLZAN, J.F. & LIU, K.-B. (1995): Late glacial stage and Holocene tropical ice core records from Huascarán, Peru. *Science*, **269**: 46-50.
- THORNBURG, T. & KULM, L.D. (1981): Sedimentary basins of the Peru continental margin: Structure, stratigraphy, and Cenozoic tectonics from 6°S to 16°S latitude. *Geological Society of America, Memoir*, **154**: 393-422.
- TURON, J.-L. (1984): Le palynoplancton dans l'environnement de l'Atlantique nord-oriental. Évolution climatique et hydrologique depuis le dernier maximum glaciaire. *Mémoires de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, **17**: 1-313.

- TURON, J.L. & LONDEIX, L. (1988): Les assemblages de kystes de dinoflagellés en Méditerranée Occidentale (Mer d'Alboran) mise en évidence de l'évolution des paléoenvironnements depuis le dernier maximum glaciaire. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **12**: 313-344.
- VAN ANDEL, T.H., HEATH, G.R. & MOORE, T.C. (1975): Cenozoic history and paleoceanography of the central Equatorial Pacific. *Memoirs of the Geological Society of America*, **143**: 1-134.
- VAN DER HAMMEN, T., BARELDS, J., DeJONG, H. & DeVEER, A.A. (1981): Glacial sequence and environmental history in the Sierra Nevada del Cocuy (Colombia). *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*, **32**: 247-340.
- VAN WAVEREN, I.M. (1992): Morphology of probable planktonic crustacean eggs from the Holocene of the Banda Sea (Indonesia). *in*: HEAD, M.J. & WRENN, J.H. (Hrsg.), *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 89-120.
- VAN WAVEREN, I.M. (1993): Planktonic organic matter in surficial sediments of the Banda Sea (Indonesia) - A palynological approach. *Geologica Ultraiectina*, **104**: 1-237.
- VERSTEEGH, G.J.M. (1995): Palaeoenvironmental changes in the Mediterranean and North Atlantic in relation to the onset of northern hemisphere glaciations (2.5 Ma B.P.)- a palynological approach.- Unveröff. Dissertation, Universiteit Utrecht.
- VON HUENE, R., SUESS, E. & EMEIS, K.-C. (1987): Convergent tectonics and coastal upwelling: A history of the Peru continental margin. *Episodes*, **10**(2): 87-93.
- VORREN, T.O., VORREN, K.-D., ALM, T., GULLIKSEN, S. & LØVLIE, R. (1988): The last deglaciation (20,000 to 11,000 BP) on Andøya, western Norway. *Boreas*, **17**: 41-77.
- WALL, D. (1965): Modern hystrichospheres and dinoflagellate cysts from the Woods Hole region. *Grana Palynologica*, **6**(2): 297-314.
- WALL, D. (1967): Fossil microplankton in deep-sea cores from the Caribbean Sea. *Paleontology*, **10**(1): 95-123.
- WALL, D. & DALE, B. (1968): Modern dinoflagellate cysts and evolution of the Peridinales. *Micropaleontology*, **14**(3): 265-304.
- WALL, D. & DALE, B. (1970): Living hystrichosphaerid dinoflagellate spores from Bermuda and Puerto Rico. *Micropaleontology*, **16**(1): 47-58.
- WALL, D., GUILLARD, R.R.L. & DALE, B. (1967): Marine dinoflagellate cultures from resting spores. *Phycologia*, **6**(2/3): 83-86.
- WALL, D., DALE, B., LOHMANN, G.P. & SMITH, W.K. (1977): The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic oceans and adjacent seas. *Marine Micropaleontology*, **2**: 121-200.
- WALSH, J.J. (1981): A carbon budget for overfishing off Peru. *Nature*, **290**: 300-304.
- WEFER, G., DUNBAR, R.B. & SUESS, E. (1983): Stable isotopes of foraminifers off Peru recording high fertility and changes in upwelling history. *in*: THIEDE, J. & SUESS, E. (Hrsg.), *Coastal Upwelling, its Sediment Record Part B: Sedimentary records of ancient coastal upwelling*. Plenum Press, New York, London, 295-308.
- WEFER, G., HEINZE, P. & SUESS, E. (1990): Stratigraphy and sedimentation rates from oxygen isotope composition, organic carbon content, and grain size distribution at the Peru upwelling region: Holes 680B and 686B. *in*: SUESS, E., VON HUENE, R., et al., *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **Vol. 112**. Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 355-367.

WELLING, L.A., PISIAS, N.G. & ROELOFS, A.K. (1992): Radiolarian microfauna in the northern California Current System: Indicators of multiple processes controlling productivity. *in*: SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. (Hrsg.), *Upwelling systems: Evolution since the Early Miocene*. The Geological Society, London, 177-195.

WILLIAMS, D.B. (1971): The occurrence of dinoflagellates in marine sediments. *in*: FUNNEL, B.M. & RIEDEL, W.R. (Hrsg.), *The Micropaleontology of the Oceans*. Cambridge University Press, Cambridge, 231-243.

WOOSTER, W.S. & GILMARTIN, M. (1961): The Peru-Chile undercurrent. *Journal of Marine Research*, **19**(3): 97-122.

WRENN, J.H. (1988): Differentiating species of the dinoflagellate cyst genus *Nematosphaeropsis* DEFLANDRE & COOKSON 1955. *Palynology*, **12**: 129-150.

WROBLEWSKI, J.S. (1977): A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *Journal of Marine Research*, **35**: 357-394.

WYRTKI, K. (1962): The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep-Sea Research*, **9**: 11-23.

WYRTKI, K. (1974): Equatorial currents in the Pacific 1950 to 1970 and their relations to the trade winds. *Journal of Physical Oceanography*, **4**: 372-380.

ZAHN, R., PEDERSEN, T.F., KAMINSKI, M.A. & LABEYRIE, L. (1994): *Carbon cycling in the Glacial Ocean: Constraints on the ocean's role in global change*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

ZHUZE, A.P. (1971): Diatoms in the surface layer of sediments in the vicinity of Chile and Peru. *Oceanology*, **12**: 697-705.

ZUTA, S. & GUILLEN, O. (1970): *Oceanografía de las aguas costeras del Perú*. Instituto del Mar del Perú, Boletín, **2**: 162-323.



## 9. Dank

Herrn Prof. W.- Chr. Dullo danke ich für die Anregung und Betreuung dieser Arbeit.

Mein besonderer Dank gilt Dr. W. Brenner und Dr. J. Matthiessen. Sie weihten mich in die "Geheimnisse" der Palynologie ein und begleiteten stets diskussionsbereit, kritisch und belebend bei dieser Arbeit.

Ich danke Prof. E. Suess und Dr. G. Bohrmann für ihr stetes Interesse am Fortgang dieser Arbeit und für die Bereitstellung von unveröffentlichten Daten. Außerdem möchte ich mich bei Dr. P. Müller (Bremen), Frau Dipl. Geol. A. Schiebel (Tübingen) und Herrn N. Andresen bedanken. Auch sie stellen mir ihr unveröffentlichtes Datenmaterial zur Verfügung.

Weiterhin gilt mein Dank Frau B. Dohmeyer. Sie führte die Corg- und Karbonatmessungen durch und unterstützte mich bei zahlreichen technischen Problemen. Frau J. Heinze möchte ich für die sorgfältig und schnell durchgeführten Fotoarbeiten danken. Frau Ortrud Runze danke ich herzlich für die Durchsicht des Manuskriptes.

Frau B. Hinrichsen, Frau S. Morzinek und Herr N. Andresen haben bei dem Auslesen der Foraminiferen für die AMS-14C-Datierungen geholfen, dafür vielen Dank.

Besonders möchte ich mich bei meinen Freundinnen Frau Dr. A. Schröder-Ritzrau, Frau Dipl.-Geol. A. Schiebel und Frau Dipl.-Geol. A. Harder für ihre tatkräftige Unterstützung vor allem in der Endphase dieser Arbeit danken.

Meinen Kollegen bei GEOMAR danke ich für etliche Tips und Anregungen. Vor allem Dr. X. Su, Dr. C. Hass, Dr. D. Dethleff, Dr. D. Spiegler, Dr. K. Lackschewitz, Dr. J. Schönfeld, Dipl.-Geol. N. Nørgaard-Pedersen und Dipl.-Geol. E. Söding danke ich für ihre Unterstützung bei den verschiedensten wissenschaftlichen Problemen.

Meinen Eltern danke ich, daß sie mir das Studium ermöglicht haben.

Dir, Dieter, danke ich, daß Du mir in dieser arbeitsreichen und manchmal anstrengenden Zeit immer geduldig und aufmunternd zur Seite gestanden hast.

Diese Arbeit wurde vom BMBF und von der DFG finanziell unterstützt.

## Anhang A: Taxonomie

### I: Dinozysten aus dem peruanischen Auftriebsgebiet:

Die Taxonomie der Dinoflagellatenzysten-Arten erfolgte nach LENTIN & WILLIAMS (1993) und STOVER & EVITT (1978). Die einzelnen Taxa wurden mit der aufgeführten Literatur bestimmt. Sie sind innerhalb höherer taxonomischer Kategorien alphabetisch aufgelistet.

In der Rubrik Vorkommen wird auf die Verbreitung der einzelnen Arten in den Oberflächenproben und Sedimentkernen des Untersuchungsgebietes eingegangen. Die relativen Häufigkeiten wurden in verschiedenen Klassen zusammengefaßt. Es wird zwischen seltenem (>0-1 %), regelmäßigem (1-10 %), häufigem (10-30 %), sehr häufigem (30-50 %) und dominantem (> 50 %) Vorkommen unterschieden.

Die Rubrik Biogeographie und Ökologie beinhaltet Angaben über die Verbreitungsmuster der einzelnen Taxa, sowie deren ökologische Ansprüche (z.B. Wassertemperatur, Salinität, Nährstoffangebot, Hydrodynamik der Wassermassen etc.). Die Arten werden nach WALL et al. (1977) in Bezug auf ihr Vorkommen mit Abstand zum Festland in ästuarine, neritische und ozeanische Formen unterteilt. Für die ozeanischen Klimazonen werden in Anlehnung an TAYLOR & POLLINGHER (1987) die Begriffe tropisch, warm/kaltgemäßigt, boreal und polar benutzt.

Einige der in dieser Arbeit beobachteten Dinoflagellatenzysten sind in der Literatur bisher nicht oder nur unzureichend beschrieben worden. Diese wurden, ebenso wie Zysten deren taxonomische Zuordnung problematisch war, vermessen und werden kurz beschrieben.

Alle Größenangaben des Durchmesser ( $\emptyset$ ), der Länge (l) und der Breite (h) beziehen sich auf die Zyste ohne Fortsätze. Die Anzahl der vermessenen Exemplare (n) wird zusätzlich angegeben.

Stamm Pyrrhophyta PASCHER 1914

Klasse Dinophyceae FRITSCH 1929

Ordnung Gymnodiniales LEMMERMANN 1910

Familie Polykrikaceae KOFOID & SWEZY 1921

Gattung *Pheopolykrikos* CHATTON 1933

Zyste von *Pheopolykrikos hartmannii*  
(ZIMMERMANN 1930) MATSUOKA &  
FUKUYO 1986  
(Taf. 2, Abb.6)

#### Bestimmungsliteratur:

Simple spinose cyst, WALL & DALE 1968: 281; Taf. 4,  
Fig. 27

*Pheopolykrikos hartmannii*, MATSUOKA 1985 a: 63-64;  
Taf. 17, Fig. 1-4

*Polykrikos hartmannii*, MATSUOKA 1985 b: 224; Taf.  
3, Fig. 1-4; Text-Fig. 1D

*Pheopolykrikos hartmannii*, MATSUOKA & FUKUYO  
1986: 812; Fig. 1-5, 13, 14, 18, 19

Bemerkungen zur Taxonomie: Die Zysten von *Pheopolykrikos hartmannii* sind überwiegend deformiert, so daß die Form der Enzytierungsoffnung nicht eindeutig bestimmt werden konnte. Gut erhaltene Exemplare zeigen die nach MATSUOKA (1985a) für diese Art typischen kurzen, konischen, an der Basis striaten Fortsätze.

Dimensionen:  $\emptyset$ : 39-49 (38)  $\mu\text{m}$ , Fortsätze: 7-12 (9)  $\mu\text{m}$  (n=26)

Theka: *Pheopolykrikos hartmannii* (ZIMMERMANN 1930) MATSUOKA & FUKUYO 1986; zugeordnet von MATSUOKA & FUKUYO (1986).

Vorkommen: Die Zyste von *Pheopolykrikos hartmannii* kommt in allen Oberflächenproben regelmäßig vor und erreicht die höchsten absoluten Häufigkeiten im Zentrum der Auftriebszelle. Im oberen Holozän ist diese Art regelmäßig, im unteren Holozän und im Pleistozän selten vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: Die Zyste von *P. hartmannii* wurde in den Küstengewässern Japans beobachtet, wie in der Bucht von Omura (MATSUOKA, 1982) und den Buchten von Nagasaki und Senzaki (MATSUOKA, 1985a). Außerdem wies NEHRING (1994) *P. hartmannii* in der Deutschen Bucht nach. Beide Gebiete sind neritisch und durch saisonal unterschiedliche Wassertemperaturen, Salinitäten zwischen 30-34 ‰ und einen durch Flußfracht erhöhten Nährstoffeintrag gekennzeichnet.

Die Ernährungsweise von *P. hartmannii* ist nicht eindeutig geklärt. MATSUOKA & FUKUYO (1986) beobachteten Chloroplasten in der Zelle der Theka, was auf eine autotrophe Art deutet. Demgegenüber beschreibt NEHRING (1994) *P. hartmannii* als heterotrophe Art, die sich hauptsächlich von Mikroalgen ernährt. Da die Zysten von *P. hartmannii* wie alle Zysten protoperidinioider Dinoflagellaten keine Autofluoreszenz aufweisen, wird diese Art als heterotroph bezeichnet.

Zusammenfassend läßt sich *P. hartmannii* als neritische Art der gemäßigten Breiten klassifizieren. Da diese Art in den nährstoffreichen Wassermassen des Auftriebsgebietes deutlich häufiger vorkommt als außerhalb des Hochproduktionsgebietes, ist sie ein guter Indikator für den Nährstoffgehalt der Oberflächenwassermassen.

Gattung Polykrikos BÜTSCHLI 1873

Zyste von *Polykrikos kofoidii* CHATTON 1914  
(Taf. 3, Abb. 7)

Bestimmungsliteratur:

- Polykrikos kofoidii*, MOREY-GAINS & RUSE 1980:  
230-231; Fig. 4  
*Polykrikos* sp. cf. *kofoidii*, MATSUOKA 1985 a: 62-63;  
Taf. 16, Fig. 1-3  
*Polykrikos kofoidii*, MATSUOKA 1985 b: 223-224; Taf.  
1, Fig. 6; Taf. 2, Fig. 1-3; Text-Fig. 1A

Theka: *Polykrikos kofoidii* CHATTON 1914; zu-  
geordnet von MOREY-GAINS & RUSE (1980).

Vorkommen: Die Zyste von *P. kofoidii* kommt in  
allen Oberflächenproben regelmäßig vor. Die  
höchsten relativen Häufigkeiten (>10%) erreicht sie  
außerhalb des Auftriebsgebietes. In den  
Sedimentkernen nimmt ihre Häufigkeit mit der  
Tiefe ab.

Biogeographie und Ökologie: *P. kofoidii* ist selten  
bis regelmäßig in den rezenten Sedimenten vor der  
Küste Japans vorhanden (MATSUOKA, 1985a,  
1987). Sie ist sehr häufig vor W-Afrika im saisona-  
len Auftriebsgebiet vor Cap des Trois Point.  
(MARRET, 1994a,b). *P. kofoidii* erreicht dort ihr  
Häufigkeitsmaximum bei hohen Temperaturen  
(Sommer: 27.5-28°C, Winter: 24°C) und normal-  
marinen Salinitäten (34-35‰) (MARRET, 1994b).  
Das motile Stadium von *P. kofoidii* ernährt sich he-  
terotroph (GAINES & ELBRÄCHTER, 1987).  
Im Untersuchungsgebiet kommt diese Art in den  
wärmeren, nährstoffärmeren Wassermassen außer-  
halb des Auftriebsgebietes häufiger vor. Sie erreicht  
im saisonalen Auftriebsgebiet vor W-Afrika  
deutlich höhere relative Häufigkeiten als vor der  
peruanischen Küste. *P. kofoidii* ist demnach eine  
tropisch bis subtropische Art (MARRET, 1994b),  
die in nährstoffreichen Wassermassen (saisonaler  
Auftrieb vor W-Afrika, außerhalb der  
Auftriebszelle vor Peru) vorkommt.

Zyste von *Polykrikos schwartzii* BÜTSCHLI 1873  
(Taf. 3, Abb. 6)

Bestimmungsliteratur:

- Polykrikos schwartzii*, REID 1978: 227; Taf. 1, Fig. 1-9  
*Polykrikos schwartzii*, HARLAND 1981: 76, 78-79; Taf.  
1, Fig. 1-9; Taf. 2, Fig. 1-9; Taf. 3, Fig. 1-4, 7-9; Taf.  
4, Fig. 1-6; Text-Fig. 2-6, 8  
*Polykrikos schwartzii*, MATSUOKA 1985 b: 224-225;  
Taf. 1, Fig. 1-5; Text-Fig. 1B

Theka: *Polykrikos schwartzii* BÜTSCHLI 1873;  
zugeordnet von DALE (1976).

Vorkommen: Die Zyste von *P. schwartzii* ist in  
den Oberflächenproben selten. Sie kommt selten  
bis regelmäßig in allen Sedimentkernen vor.

Biogeographie und Ökologie: Zysten von *P.*  
*schwartzii* kommen vor der tasmanischen Küste  
(BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990), vor Japan  
(MATSUOKA, 1985a, 1987), im nordöstlichen  
Nordatlantik und in der Nordsee (REID, 1978;  
HARLAND, 1981) vor.

*P. schwartzii* ernährt sich heterotroph  
(HOOLIGAN et al., 1980) und ist hauptsächlich im  
neritischen Milieu vorhanden (HARLAND, 1983).  
Sie gilt als warmgemäßigte bis boreale Art (REID,  
1978; HARLAND, 1983).

Ordnung Peridiniales HAECKEL 1894

Familie Calciodinellaceae DEFLANDRE 1947  
emend. BUJAK & DAVIES 1983

Gattung Pentapharsodinium INDELICATO &  
LOEBLICH 1986

Zyste von *Pentapharsodinium dalei*  
INDELICATO & LOEBLICH 1986  
(Taf. 4, Abb. 7,8)

Bestimmungsliteratur:

- Peridinium faeroense*, DALE 1977: 243-245, 248;  
Fig. 30  
*Pentapharsodinium dalei*, LEWIS 1991: 95-95;  
Fig. 10-16

Theka: *Pentapharsodinium dalei* INDELICATO  
& LOEBLICH 1986; zugeordnet von LEWIS  
(1991).

Vorkommen: Die Zyste von *Pentapharsodinium*  
*dalei* kommt nur in den Oberflächensedimenten des  
Auftriebsgebietes vor und ist stets selten. In den  
Sedimentkernen ist diese Art selten bis regelmäßig  
vorhanden. Im Bereich der Auftriebszelle nehmen  
ihre relativen Häufigkeiten mit der Tiefe zu, im un-  
teren Holozän und Pleistozän ist *P. dalei* häufig  
vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: Die Zysten von *P.*  
*dalei* sind in den küstennahen Regionen und  
Fjorden des N-Atlantiks und N-Pazifiks gefunden  
worden (DALE, 1976, 1977, 1985). Diese Art do-  
miniert auf dem nordisländischen Schelf, dem  
Island-Faeroer-Rücken (MATTHIessen, 1995),  
im Trondheimsfjord (DALE, 1976) und kommt  
häufig im Golf von St. Lawrence (DeVERNAL et  
al., 1991) vor. Im saisonalen Auftriebsgebiet vor  
W-Afrika ist *P. dalei* häufig vorhanden (MARRET,  
1994a). Die Verbreitungsmuster von *P. dalei* und  
*O. centrocarpum* sind in einigen Regionen ähnlich  
(DALE, 1985; DeVERNAL et al., 1991;  
MARRET, 1994b).

*P. dalei* ist eine kaltgemäßigte bis arktische Art (DALE, 1983; DeVERNAL et al., 1993), die vorwiegend in geschützten Buchten und Fjorden mit geschichteten Wassermassen vorkommt (DALE, 1976, 1985). *P. dalei* toleriert Salzgehaltsschwankungen von 25-34‰ und sehr starke saisonale Temperaturunterschiede (DeVERNAL et al., 1991, 1993).

*P. dalei* ist im Untersuchungsgebiet nur in den kühlen, nährstoffreichen Wassermassen des Auftriebsgebietes selten vorhanden. Ihre Verbreitung ist im Arbeitsgebiet in erster Linie von der Hydrographie und weniger von den Nährstoffgehalten der Oberflächenwassermassen abhängig.

**Familie Gonyaulacaceae LINDEMANN 1928**

**Gattung *Achomosphaera* EVITT 1963**

***Achomosphaera* sp.  
(Taf. 5, Abb. 5)**

**Beschreibung:** Relativ große, ovale Zyste mit psilater bis scabrater Oberfläche und zahlreichen Fortsätzen. Die Fortsätze sind hohl, sehr biegsam, gonal und intergonal angeordnet und von unterschiedlicher Form. Sie haben bifide Fortsatzendungen und sind sowohl einfach aufgebaut als auch bifurcat oder trifurcat. Die Fortsatzbasis ist breit und fenestrat. Viele Fortsätze weisen ein oder mehrere hohle Verdickungen auf. Eine Paratabulation wird nur durch die Anordnung der Fortsätze auf der Zyste angedeutet, Parasuturen sind nicht vorhanden. Es wurden keine Indizien einer Archäopyle beobachtet. Die Zyste zeigt eine deutliche Fluoreszenz.

**Dimensionen:** l: 47-62 (55) µm, h: 38-50 (47) µm, Fortsätze: 11-20 (16) µm (n=11)

**Bemerkungen:** Die Form und Anordnung der Fortsätze deuten auf eine Zugehörigkeit dieser Zyste zu der Gattung *Achomosphaera* EVITT 1963.

**Vorkommen:** Diese Zyste ist mit Ausnahme von einzelnen Proben im unteren Holozän des Sedimentkernes 173 stets selten.

**Gattung *Impagidinium* STOVER & EVITT 1978**

***Impagidinium sphaericum* (WALL 1967)  
LENTIN & WILLIAMS 1981  
(Taf. 5, Abb. 7)**

**Bestimmungsliteratur:**

*Leptodinium sphaericum*, WALL 1967: 108; Taf. 15, Fig. 11-15; Text-Fig. 2a-c

**Theka:** *Gonyaulax* sp. indet; zugeordnet von HARLAND (1983).

**Vorkommen:** Diese Art wurde nur vereinzelt in den Proben beobachtet.

**Biogeographie und Ökologie:** *Impagidinium* spp. kommt nur im ozeanischen Milieu vor (DALE & DALE, 1992, EDWARDS & ANDRLE, 1992). HARLAND (1983) klassifiziert *I. sphaericum* als gemäßigte bis tropische Art.

Die vereinzelt im Untersuchungsgebiet beobachteten Exemplare sind wahrscheinlich verdriftet und können als Indikator für den Einfluß ozeanischer Wassermassen herangezogen werden.

**Gattung *Lingulodinium* WALL 1967 emend.  
WALL et al. 1973**

***Lingulodinium machaerophorum*  
(DEFLANDRE & COOKSON 1955) WALL  
1967**

**Bestimmungsliteratur:**

*Hystrichosphaeridium machaerophorum*, DEFLANDRE & COOKSON 1955: 274; Taf. 9, Fig. 4, 8

*Lingulodinium machaerophorum*, WALL 1967: 109-110; Taf. 15, Fig. 16, 17; Text-Fig. 6

*Lingulodinium machaerophorum*, WALL & DALE 1968: 271-272; Taf. 1, Fig. 17-18; Taf. 3, Fig. 3-6

*Lingulodinium machaerophorum*, REID 1974: 591-592; Taf. 1, Fig. 6, 7

*Lingulodinium machaerophorum*, HARLAND 1977: 94-96; Taf. 2, Fig. 22-24; Taf. 4, Fig. 11, 17; Text-Fig. 2

**Theka:** *Gonyaulax polyedra* STEIN 1883; zugeordnet von WALL & DALE (1968).

**Vorkommen:** *L. machaerophorum* ist nur vereinzelt vorhanden.

**Biogeographie und Ökologie:** *L. machaerophorum* ist im Golf von Paria (Trinidad) (WALL et al., 1977), in geschützten Buchten und Ästuaren entlang der Küste Großbritanniens (REID, 1972), sowie in der Straße von Gibraltar (WILLIAMS, 1971) sehr häufig. Diese Art dominiert die Dinoozysten-Gemeinschaft im Kattegat und in den nährstoffreichen Wassermassen des Oslofjordes (DALE et al., 1993; DALE & FJELLSÅ, 1994).

Im saisonalen Auftriebsgebiet vor W-Afrika (MARRET, 1994b) kommt *L. machaerophorum* sehr häufig vor. Im ganzjährigen Auftriebsgebiet vor der peruanischen Küste ist sie selten (WALL et al., 1977).

*L. machaerophorum* ist eine kosmopolitische, ästuarine bis neritische Art (WALL et al., 1977, HARLAND, 1983), die in den gemäßigten Regionen häufiger vorhanden ist (DALE, 1983; EDWARDS & ANDRLE, 1992). Sie fehlt bei Sommer-Oberflächenwassertemperaturen unter 10°C (BAKKEN & DALE, 1986).



Gattung *Nematosphaeropsis* DEFLANDRE & COOKSON 1955 emend. WILLIAMS & DOWNIE 1966

*Nematosphaeropsis labyrinthus*  
(OSTENFELD 1903) REID 1974  
(Taf. 5, Abb. 3,4)

Bestimmungsliteratur:

*Nematosphaeropsis balcombiana*, WALL & DALE 1968: 270; Taf. 1, Fig. 6-8; Taf. 3, Fig. 1, 2  
*Nematosphaeropsis labyrinthea*, REID 1974: 592-594; Taf. 1, Fig. 8, 9  
*Nematosphaeropsis lemniscata*, WRENN 1988: 142, 144; Taf. 1, Fig. 1-4, 16, 17; Taf. 2, Fig. 7-12; Taf. 3, Fig. 1-3, 5, 6; Taf. 6, Fig. 1, 2

Theka: *Gonyaulax spinifera* (CLAPARÈDE & LACHMANN 1859) DIESING 1866; zugeordnet von WALL et al. (1967) und WALL & DALE (1968).

Vorkommen: *N. labyrinthus* kommt in den Oberflächensedimenten selten bis regelmäßig vor. Die geringsten relativen Häufigkeiten weist sie im Zentrum der Auftriebszelle auf. In den Sedimentkernen kommt *N. labyrinthus* regelmäßig vor und hat im späten Holozän ein Häufigkeitsmaximum von bis zu 26 %.

Biogeographie und Ökologie: *N. labyrinthus* ist im Mittelmeer (WALL et al., 1977), im ozeanischen Bereich des europäischen Nordmeeres (MATTHIESSEN, 1991) und des N-Atlantiks (REID & HARLAND, 1977; HARLAND, 1983) sehr häufig. Selten kommt *N. labyrinthus* dagegen in den Flachwassergebieten der Karibik, der Bahamas und der Bermudas, sowie auf dem peruanischen Schelf vor (WALL et al., 1977).

*N. labyrinthus* ist eine kosmopolitische, ozeanische Art, die auch auf dem äußeren Schelf vorkommt (WALL et al., 1977; TURON, 1984; DODGE & HARLAND, 1991). Sie toleriert Salinitätsschwankungen von 4 bis 6‰ (WALL et al., 1977) und erreicht ihr Häufigkeitsmaximum (> 30%) in den ozeanischen Sedimenten der kaltgemäßigten Regionen (HARLAND, 1983; MATTHIESSEN, 1991).

Im Untersuchungsgebiet nehmen die relativen Häufigkeiten von *N. labyrinthus* mit zunehmendem Abstand von der Küste leicht zu. Da *N. labyrinthus* eine ozeanische Art ist, wird sie durch laterale Advektion auf den Schelf transportiert. Größere Häufigkeiten dieser Art können durch einen erhöhten ozeanischen Einfluß und eine verstärkte Auftriebszirkulation erklärt werden.

Gattung *Operculodinium* WALL 1967

*Operculodinium centrocarpum*  
(DEFLANDRE & COOKSON 1955) WALL  
1967  
(Taf. 5, Abb. 1,2)

Bestimmungsliteratur:

*Hystrichosphaeridium centrocarpum*, DEFLANDRE & COOKSON 1955: 272-273; Taf. 8, Fig. 3, 4  
*Operculodinium centrocarpum*, WALL 1967: 111; Taf. Fig. 1, 2, 5  
*Operculodinium centrocarpum*, WALL & DALE 1968: 272-273; Taf. 1, Fig. 19, 20  
*Operculodinium centrocarpum*, REID 1974: 594-595; Taf. 2, Fig. 10, 11  
*Operculodinium centrocarpum*, HARLAND 1977: 96-97, Taf. 1, Fig. 19; Taf. 4, Fig. 9, 10

Theka: *Gonyaulax grindleyi* REINECKE 1967; zugeordnet von WALL & DALE (1968).

Vorkommen: In den Oberflächensedimenten kommt *O. centrocarpum* nur außerhalb der Auftriebszelle vor. Im mittleren Holozän dominiert sie die Dinoozysten-Gemeinschaften im Auftriebsgebiet. Außerhalb des Auftriebsgebietes ist *O. centrocarpum* im Spätglazial häufig. In allen anderen Proben kommt diese Art selten bis regelmäßig vor.

Biogeographie und Ökologie: *O. centrocarpum* dominiert die Dinoozysten-Gemeinschaften in der Norwegischen See (MATTHIESSEN, 1991) und im Nordatlantik (WALL et al., 1977; HARLAND, 1983). In geschützten Buchten und Ästuaren mit geschichteten Wassermassen und einem erhöhten Nährstoffgehalt durch fluviatilen (WALL et al., 1977) oder anthropogenen Eintrag (McMINN, 1990; DALE & FJELLSÅ, 1994) kommt *O. centrocarpum* sehr häufig bis dominant vor.

*O. centrocarpum* dominiert die Dinoozysten-Gemeinschaft im Benguela-Auftriebsgebiet vor SW-Afrika (DAVEY & ROGERS, 1975; WALL et al., 1977). Im Auftriebsgebiet vor der peruanischen Küste (WALL et al., 1977) und vor W-Afrika (MARRET, 1994a) kommt sie seltener vor. Die relativen Häufigkeiten von *O. centrocarpum* nehmen im Bereich aller untersuchter Auftriebsgebiete mit zunehmender Entfernung vom Zentrum zu.

*O. centrocarpum* ist eine kosmopolitische Art, die vom ästuarinen bis in ozeanische Milieu (WALL et al., 1977; DODGE & HARLAND, 1991; EDWARDS & ANDRLE, 1992) und von den Tropen bis in die Arktis (HARLAND, 1983; DALE, 1983) vorkommt. Ihr höchsten Häufigkeiten erreicht sie in den gemäßigten Breiten. Sie toleriert starke Temperatur- und Salinitätsschwankungen (DALE, 1985) und scheint sowohl eurytherm als auch euryhalin zu sein (WALL et al., 1977).

*O. centrocarpum* wurde im Untersuchungsgebiet ausschließlich in den Wassermassen außerhalb der Auftriebszelle beobachtet. *G. grindleyi*, das vegetative Stadium von *O. centrocarpum*, ist im Bereich der Auftriebszelle nicht nachgewiesen worden (STRICKLAND et al., 1969; BLASCO, 1971; DeMENDIOLA, 1981). *O. centrocarpum* charakterisiert daher die Wassermassen außerhalb der Auftriebszelle, die zwar nährstoffreich aber stabiler geschichtet sind.

**Gattung *Spiniferites* MANTELL 1850 emend. SARJEANT 1970**

*Spiniferites* spp.

**Bemerkungen zur Taxonomie:** Einzelne Exemplare dieser Gattung konnten bei schlechter Erhaltung nicht immer eindeutig bestimmt werden. Sie wurden daher unter dem Sammelbegriff *Spiniferites* spp. zusammengefaßt.

**Vorkommen:** *Spiniferites* spp. ist in allen Sedimentkernen regelmäßig bis häufig vorhanden.

**Biogeographie und Ökologie:** Die Gattung *Spiniferites* kommt auf den Schelfgebieten des gesamten Nordatlantiks vor (HARLAND, 1983). Sie besitzt eine kosmopolitische Verbreitung (WALL et al., 1977). BRADFORD & WALL (1984) dokumentieren eine Häufigkeitsabnahme dieser Gattung in Gebieten mit starkem terrigenen Einfluß. Da die Gattung *Spiniferites* eine Vielzahl von Arten beinhaltet, die unterschiedliche ökologische Präferenzen aufweisen, wird auf die Ökologie der im Untersuchungsgebiet beobachteten *Spiniferites*-Arten unter den jeweiligen Taxa eingegangen.

***Spiniferites beherius* REID 1974**  
(Taf. 5, Abb. 6)

**Bestimmungsliteratur:**

*Spiniferites beherius*, REID 1974: 596-598; Taf. 2, Fig. 12, 13  
*Spiniferites beherius*, HARLAND 1977: 97-98; Taf. 1, Fig. 7-10; Taf. 2, Fig. 7-10, 16-21, 25-27; Text-Fig. 3

**Theka:** *Gonyaulax scrippsae* KOFOID 1911; zugeordnet von REID (1974).

**Vorkommen:** *S. beherius* kommt in den Oberflächensedimenten nicht vor. Im Sedimentkern 158 ist diese Art vereinzelt vorhanden. Im Sedimentkern 159 wurde *S. beherius* zwischen 90 und 100 cm Teufe häufig beobachtet.

**Biogeographie und Ökologie:** *S. beherius* kommt in den Sedimenten rund um die Britischen Inseln vor und ist in den thermohalin geschichteten Buchten vor SW-Großbritannien sehr häufig (REID, 1974,

1975). MARRET (1994a) beobachtete *S. beherius* mit sehr geringen Häufigkeiten (< 2%) in den Sedimenten des saisonalen Auftriebsgebietes vor W-Afrika.

Das nur vereinzelt dokumentierte Vorkommen dieser Art läßt bisher keine eindeutige Interpretation der ökologischen Ansprüche von *S. beherius* zu. Nach REID (1974) ist *S. beherius*, ebenso wie *S. bulloideus*, eine Zyste von *G. scrippsae*. Da *S. beherius* kleiner als *S. bulloideus* ist, eine zierlichere Morphologie und reduzierte Fortsätze besitzt, handelt es sich möglicherweise um eine Zyste, die unter ungünstigen Umweltbedingungen von *G. scrippsae* gebildet wird.

***Spiniferites bulloideus* / *ramosus*-Gruppe**  
(Taf. 4, Abb. 1,2)

**Bemerkungen zur Taxonomie:** Unter dieser Bezeichnung wurden die nachfolgenden beiden Arten zusammengefaßt, da sie aufgrund der bekannten taxonomischen Merkmale nicht eindeutig unterschieden werden konnten.

*S. bulloideus* ist stärker gerundet, zierlicher und kleiner als *S. ramosus* (HARLAND, 1977). Die in den Proben beobachteten Zysten sind mit einer Länge von 29-38 µm, einer Breite von 24-31 µm und einer Fortsatzlänge von 8-14 µm relativ klein und entsprechen daher eher der Beschreibung von *S. bulloideus* nach WALL (1965) und REID (1974). Die Zysten sind meistens langgestreckt und nicht rund, wie bei den von WALL (1965) abgebildeten Exemplaren von *S. bulloideus*, sondern gleichen den von HARLAND (1977, 1983) und De VERNAL et al. (1992) abgebildeten Exemplaren von *S. ramosus*.

***Spiniferites bulloideus* (DEFLANDRE & COOKSON 1955) SARJEANT 1970**

**Bestimmungsliteratur:**

*Hystrichosphaera bulloidea*, DEFLANDRE & COOKSON 1955: 264; Taf. 5, Fig. 3, 4  
*Hystrichosphaera bulloidea*, WALL 1965: 300-302; Fig. 6  
*Hystrichosphaera bulloidea*, WALL & DALE 1968: 270-271; Taf. 1, Fig. 13-15  
*Spiniferites bulloideus*, REID 1974: 600-601; Taf. 2, Fig. 17-19

**Theka:** *Gonyaulax scrippsae* KOFOID 1911; zugeordnet von WALL & DALE (1968).

***Spiniferites ramosus* (EHRENBERG 1838)**  
LOEBLICH & LOEBLICH 1966

**Bestimmungsliteratur:**

*Spiniferites ramosus*, WALL & DALE 1970: 49-50; Taf. 1, Fig. 1-5, 6-15; Text-Fig. 1-9  
*Spiniferites* cf. *ramosus*, HARLAND 1973: 231, 233; Taf. 1, Fig. 9, 10; Taf. 4, Fig. 6

*Spiniferites ramosus*, HARLAND 1977: 102-103; Taf. 1, Fig. 5,6

**Theka:** *Gonyaulax spinifera* - Gruppe; zugeordnet von WALL & DALE (1970).

**Vorkommen:** Die *S. bulloideus/ramosus* - Gruppe ist in allen Oberflächenproben regelmäßig bis häufig vorhanden. Die relativen Häufigkeiten dieser Gruppe nehmen mit wachsender Entfernung vom Zentrum der Auftriebszelle zu. In den Sedimentkernen kommt die *S. bulloideus/ramosus* - Gruppe regelmäßig bis häufig vor. Im Glazial dominiert diese Gruppe die Zysten-Gemeinschaft im Bereich der Auftriebszelle.

**Biogeographie und Ökologie:**

Die *S. bulloideus/ramosus* - Gruppe dominiert die Dinozysten-Gemeinschaft in Ästuaren mit ungeschichteten Wassermassen und Salinitäten von 21-36 ‰ entlang der E-Küste der Vereinigten Staaten, sowie in tropischen Gebieten mit Salinitäten von >35 ‰, wie vor den Bahamas und dem Golf von Paria (WALL et al., 1977). Sehr häufig kommt diese Gruppe in mehreren Ästuaren entlang der australischen SE-Küste (McMINN, 1989, 1991, 1992), in der Karibik, im Mittelmeer (HARLAND, 1983) und vor SW-Afrika (DAVEY & ROGERS, 1975) vor. Im persischen Golf ist das Vorkommen der *S. bulloideus/ramosus* - Gruppe an die Gebiete mit Salinitäten von 40 bis 50 ‰ gebunden (BRADFORD & WALL, 1984).

In Auftriebsgebieten, wie vor der peruanischen Küste, vor W-Afrika und im Golf von Kalifornien kommt diese Gruppe regelmäßig bis häufig vor (WALL et al., 1977; MARRET, 1994; MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS, 1991), dominiert allerdings nie die Zysten-Gemeinschaft.

Die *S. bulloideus/ramosus* - Gruppe ist kosmopolitisch verbreitet und kommt bevorzugt im ästuarinen (WALL et al., 1977) und neritischen (HARLAND, 1983; TURON, 1984) Milieu vor. Die *S. bulloideus/ramosus* - Gruppe wird als kaltgemäßigt bis tropisch klassifiziert (WALL et al., 1977; DALE, 1983, HARLAND, 1983). Optimale Lebensbedingungen findet sie in warmgemäßigten bis tropischen Wassermassen vor (EDWARDS & ANDRLE, 1992).

Im Untersuchungsgebiet zeigt diese Gruppe keine Abhängigkeit von den nährstoffreichen Wassermassen der Auftriebszelle.

*Spiniferites membranaceus* (ROSSIGNOL 1964)  
SARJEANT 1970  
(Taf. 4, Abb. 5,6)

**Bestimmungsliteratur:**

*Spiniferites membranaceus*, REID 1974: 605-606; Taf. 3, Fig. 28-31

*Spiniferites membranaceus*, HARLAND 1977: 100-101; Taf. 1, Fig. 11, 12; Taf. 2, Fig. 11, 12

**Bemerkungen zur Taxonomie:** Es existieren zwei an unterschiedliche ökologische Bedingungen angepasste Morphotypen von *S. membranaceus* (WALL et al., 1977). *S. membranaceus* sensu REID (1974) ist stärker gerundet als *S. membranaceus* sensu ROSSIGNOL (1964). Bei den im Untersuchungsgebiet beobachteten Exemplaren handelt es sich um *S. membranaceus* sensu REID (1974).

**Theka:** *Gonyaulax spinifera* - Gruppe; zugeordnet von DALE (1976).

**Vorkommen:** *S. membranaceus* ist in den Oberflächensedimenten nur außerhalb und im Randbereich der Auftriebszelle selten bis regelmäßig vorhanden. In den glazialen Sedimenten des Auftriebsgebietes kommt sie häufig vor. Ansonsten wurde diese Art selten bis regelmäßig beobachtet.

**Biogeographie und Ökologie:** *S. membranaceus* sensu REID (1974) kommt entlang der Britischen Küste (REID, 1974), vor der iberischen Küste und im östlichen N-Atlantik (HARLAND, 1983) vor. Die höchsten relativen Häufigkeiten (9%) erreicht sie in einem Ästuar vor der Ostküste der USA (WALL et al., 1977). Vor W-Afrika wurde diese Art häufig im Niger-Delta beobachtet (MARRET, 1994a). Auf dem peruanischen Schelf ist *S. membranaceus* nicht oder nur vereinzelt vorhanden (WALL et al., 1977).

*S. membranaceus* sensu REID (1974) ist eine Art der gemäßigten Breiten, die besonders häufig in ästuarinen (WALL et al., 1977) bis neritischen Regionen (HARLAND, 1983) vorkommt. DODGE & HARLAND (1991) beobachteten sie ausschließlich nördlich von 40°N im N-Atlantik.

Im Untersuchungsgebiet kommt *S. membranaceus* nur außerhalb der Auftriebszelle vor. Sie ist in ihrer Verbreitung nicht vom küstennahen Auftrieb abhängig.

*Spiniferites mirabilis* (ROSSIGNOL 1964)  
SARJEANT 1970

**Bestimmungsliteratur:**

*Hystrichosphaera mirabilis*, WALL 1967: 101-102; Taf. 14, Fig. 5, 6; Text-Fig. 2

*Spiniferites mirabilis*, REID 1974: 606-607; Taf. 4, Fig. 32-34

*Spiniferites mirabilis*, HARLAND 1977: 101; Taf. 2, Fig. 6

**Theka:** *Gonyaulax spinifera* (CLAPARÈDE & LACHMANN 1859) DIESING 1866; zugeordnet von WALL & DALE (1968).

Vorkommen: *S. mirabilis* kommt nur vereinzelt im Untersuchungsgebiet vor.

Biogeographie und Ökologie: *S. mirabilis* ist in der Karibik (WALL, 1967), im Mittelmeer (REID & HARLAND, 1977), vor der iberischen Halbinsel (HARLAND, 1983), vor der Elfenbeinküste (WALL et al., 1977) und rund um die Britischen Inseln (REID, 1974) häufig. Im Auftriebsgebiet vor W-Afrika kommt *S. mirabilis* regelmäßig bis häufig vor (MARRET, 1994b).

*S. mirabilis* ist eine gemäßigte bis tropische Art, die ihren Verbreitungsschwerpunkt im Übergangsbereich vom neritischen bis ins ozeanische Milieu (WALL et al., 1977; HARLAND, 1983; DODGE & HARLAND, 1991) hat. Sie kommt nördlich von 50°N nicht mehr vor (DALE, 1983, TURON, 1984, TURON & LONDEIX, 1988). Nach EDWARDS & ANDRLE (1992) ist *S. mirabilis* bei Oberflächentemperaturen im Winter von 10-14°C und im Sommer von 16-19°C besonders häufig.

*Spiniferites pachydermus* (ROSSIGNOL 1964)  
REID 1974  
(Taf. 4, Abb. 3,4)

Bestimmungsliteratur:

*Spiniferites cf. ramosus* var. *pachydermus*, HARLAND 1973: 234-235; Taf. 1, Fig. 1-3

*Spiniferites pachydermus*, REID 1974: 607-608; Taf. 4, Fig. 36-38

Theka: Unbekannt, vermutlich *Gonyaulax* sp.; zugeordnet von HARLAND (1973).

Vorkommen: *S. pachydermus* ist in den Oberflächenproben regelmäßig vorhanden. Im Holozän kommt sie selten vor. Ihre maximalen Häufigkeiten (24%) erreicht diese Art in den pleistozänen Sedimenten aus dem Auftriebsgebiet.

Biogeographie und Ökologie: *S. pachydermus* ist bisher nur vereinzelt nachgewiesen worden. BRADFORD & WALL (1984) beobachteten diese Art im zentralen und östlichen Persischen Golf. Außerdem wurde sie vor der Küste Tunesiens nachgewiesen (MORZADEC-KERFOURN, 1979). Vor der S-Küste Großbritanniens und der SE-Küste Irlands kommt *S. pachydermus* selten vor (REID, 1974). McMINN (1989) gibt relative Häufigkeiten dieser Art von 36% aus pleistozänen Sedimenten vor der SE-Küste Australiens (Botany Bay) an.

Anhand des bisher bekannten Verbreitungsmusters kann *S. pachydermus* als neritische Art der warmgemäßigten bis tropischen Breiten klassifiziert werden.

In den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes ist *S. pachydermus* gleichmäßig verbreitet und zeigt keine Abhängigkeit vom küstennahen Auftrieb.

Gattung *Tectatodinium* WALL 1967 emend.  
HEAD 1994

*Tectatodinium pellitum* WALL 1967 emend.  
HEAD 1994

Bestimmungsliteratur:

*Tectatodinium pellitum*, WALL 1967: 113; Taf. 16,

Fig. 11, 12

*Tectatodinium pellitum*, HEAD 1994: 308, 310, 312, 314; Taf. 1-4; Taf. 11, Fig. 1-9; Text-Fig. 3,5

Theka: *Gonyaulax spinifera* (CLAPARÈDE & LACHMANN 1859) DIESING 1866; zugeordnet von WALL & DALE (1968).

Vorkommen: *T. pellitum* ist nur vereinzelt vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: *T. pellitum* kommt in einigen ästuarinen Sedimenten vor der Küste Massachusetts und N-Carolinas regelmäßig vor und ist vor der peruanischen Küste in einer Probe aus 1000 m Wassertiefe häufig vorhanden (WALL et al., 1977).

*T. pellitum* ist eine warmgemäßigte bis subtropische Art (HARLAND, 1983), die auf dem äußeren Schelf und dem Kontinentallhang vorkommt (WALL et al., 1977).

Familie *Peridiniaceae* EHRENBERG 1832

Gattung *Brigantedinium* REID 1977

*Brigantedinium* spp.

Bemerkungen zur Taxonomie: Unter dieser Bezeichnung wurden alle runden braunen proto-peridinioiden Zysten ohne Fortsätze zusammengefaßt. Eine Unterscheidung in einzelne Arten ist nur bei optimaler Erhaltung und Orientierung dieser Zysten möglich, da das einzige taxonomische Merkmal die Form der Archäopyle ist. Diese Zysten sind sehr dünnwandig und daher meistens stark verfaltet und schlecht erhalten. Aus diesem Grund werden in der Literatur häufig Sammelgruppen gebildet ("grouped *Peridinium* species" sensu WALL et al. (1977) oder "spherical brown protoperidinioid cysts" sensu DALE (1985)).

In dieser Arbeit wurden Exemplare von *Brigantedinium cariacense*, *B. majuskulum* sowie Zysten von *Protoperidinium americanum*, *P. denticulatum*, *Protoperidinium* sp.1 nach BOLCH & HALLEGRAEFF (1990) und die Zyste Form C nach WALL et al. (1977) beobachtet. Bis auf die Zysten von *P. americanum*, die aufgrund ihrer charakteristischen Größe und Farbe auch bei schlechter Erhaltung eindeutig identifiziert werden konnten, wurden die oben genannten Arten als

*Brigantedinium* spp. zusammengefaßt. Da aber von den genannten Arten auch zahlreiche gut erhaltene Exemplare nachgewiesen worden sind, werden diese einzeln beschrieben.

Vorkommen: *Brigantedinium* spp. dominiert die Dinozysten-Gemeinschaften in den Oberflächenproben aus dem Auftriebsgebiet. Die Häufigkeiten dieser Gruppe nehmen mit größerer Entfernung zur Auftriebszelle deutlich ab. Im Auftriebsgebiet dominiert *Brigantedinium* spp. in den Sedimenten des späten Holozäns. Im mittleren und frühen Holozän sowie im Pleistozän nehmen ihre Häufigkeiten auf durchschnittlich 20% deutlich ab. Außerhalb des Auftriebsgebietes ist diese Gruppe im Glazial sehr häufig bis dominant vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: *Brigantedinium* spp. dominiert u.a. die Dinozysten-Gemeinschaften in Oberflächenproben und Sedimentkernen im peruanischen Auftriebsgebiet (WALL et al., 1977; LEWIS et al., 1990; POWELL et al., 1990), vor der Küste Maines, vor SW-Afrika (WALL et al., 1977), vor W-Afrika (MARRET, 1994a,b), vor Japan (Akkeshi Bay) (MATSUOKA, 1987) und auf dem Ostgrönlandschelf (MATTHIESSEN, 1991). Außerdem kommen diese Zysten unter saisonaler und permanenter Eisbedeckung sehr häufig vor (DALE, 1983).

*Brigantedinium* spp. ist eine polare bis tropische Gruppe, die vom ästuarinen bis ins neritische Milieu vorkommt (DALE, 1983). Diese Gruppe bevorzugt kühlere Wassermassen und ist bei Winter-Oberflächenwassertemperaturen von >17°C seltener vorhanden (EDWARDS & ANDRLE, 1992). *Brigantedinium* spp. ist euryhalin und toleriert Salinitätsgradienten von 25-34‰ (DeVERNAL et al., 1991).

Proto-peridinioiden Dinoflagellaten sind heterotroph und ernähren sich hauptsächlich von Diatomeen (GAINES & TAYLOR, 1984; JACOBSON & ANDERSON, 1986). Ihre Zysten sind deshalb in nährstoffreichen Wassermassen mit einer hohen Diatomeen-Konzentration besonders häufig und gelten als Indikatoren für Hochproduktionsgebiete (LEWIS et al., 1990, DALE & FJELLSÅ, 1994). Die Dominanz der runden braunen Zysten im Untersuchungsgebiet bestätigt diese Theorie.

In der Gruppe *Brigantedinium* spp. sind zahlreiche Arten enthalten, die unterschiedliche ökologische Ansprüche haben (EDWARDS & ANDRLE, 1992). Im Untersuchungsgebiet wurde *B. simplex*, die dominante Art der Gruppe *Brigantedinium* spp. in kaltgemäßigten und polaren Gebieten mit saisonaler oder permanenter Eisbedeckung (DALE, 1985; MATTHIESSEN, 1991) nicht beobachtet. Demgegenüber zeichnet sich die Gruppe *Brigantedinium* spp. im peruanischen Auftriebsgebiet durch ihre hohe Diversität aus. Sie beinhaltet Zysten, die bisher nicht oder nur sporadisch aus

anderen Meeresgebieten beschrieben sind. Möglicherweise ist die Zusammensetzung der Gruppe *Brigantedinium* spp. regional weniger von der Wassertemperatur und - Salinität als von bestimmten Diatomeen-Arten abhängig, die die Nahrungsgrundlage der proto-peridinioiden Dinoflagellaten darstellen.

*Brigantedinium cariacense* (WALL 1967)  
REID 1977  
(Taf. 1, Abb. 1,2)

Bestimmungsliteratur:

- Chytroispaeridia cariacensis*, WALL 1967: 113; Taf. 16, Fig. 13, 14  
*Peridinium avellana*, WALL & DALE 1968: 277; Taf. 3, Fig. 29; Taf. 4, Fig. 1,2  
*Brigantedinium cariacense*, REID 1977: 434; Taf. 1, Fig. 13, 14  
*Brigantedinium cariacensis*, HARLAND 1977: 104; Taf. 3, Fig. 10, 11, 13  
*Proto-peridinium (Archaeperidinium) avellana*, HARLAND 1982: 373-374; Taf. 38, Fig. 4-9; Text-Fig. 6, 7B

Theka: *Proto-peridinium avellana* (MEUNIER 1919) BALECH 1974; zugeordnet von WALL & DALE (1968) und LEWIS et al. (1984).

Vorkommen: Gut erhaltene Exemplare von *Brigantedinium cariacense* kommen regelmäßig in den Oberflächenproben und Sedimentkernen vor, wobei diese Art im Auftriebsgebiet allgemein häufiger ist. Bis zu 18% der Gruppe *Brigantedinium* spp. konnten eindeutig als *B. cariacense* bestimmt werden. Daher kann davon ausgegangen werden, daß diese Art den überwiegenden Anteil der Gruppe ausmacht.

Biogeographie und Ökologie: Da die runden braunen proto-peridinioiden Zysten in der Literatur meistens nicht in einzelne Arten unterschieden werden, ist es schwierig, ein genaues Verbreitungsmuster für *B. cariacense* anzugeben. Diese Art ist u.a. in der Norwegisch-Grönländischen See (TURON, 1984; MATTHIESSEN, 1991), in den Gewässern rund um die Britischen Inseln (REID, 1977; HARLAND, 1977) und rund um Japan (MATSUOKA, 1985a, 1987) vorhanden. Im Golf von Kalifornien kommt *B. cariacense* häufig vor (MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-CAMPOS, 1991).

*B. cariacense* ist eine kaltgemäßigte bis tropische Art (DALE, 1983), die ihre größten Häufigkeiten bei Wassertemperaturen von <10°C im Winter und <20°C im Sommer erreicht (EDWARDS & ANDRLE, 1992).



*Brigantedinium majuskulum* REID 1977  
(Taf. 1, Abb. 9)

Bestimmungsliteratur:

- Brigantedinium majuskulum*, REID 1977: 434-435; Taf. 1, Fig. 5  
*Brigantedinium majuskulum*, MATSUOKA 1985 a: 49; Taf. 15, Fig. 1-4  
*Brigantedinium* sp. cf. *B. majuskulum*, MATSUOKA 1987: 54; Taf. 11, Fig. 6, 7; Text-Fig. 4E

Theka: *Protopteridinium pentagonum* (GRAN 1902) BALECH 1974; zugeordnet von NEHRING (1994).

Vorkommen: Es konnten nur wenige Exemplare dieser Art eindeutig identifiziert werden.

Biogeographie und Ökologie: *B. majuskulum* wurde vereinzelt in den Gewässern rund um die Britischen Inseln (REID, 1977) und rund um Japan (MATSUOKA, 1985a, 1987), sowie in Sedimenten der Deutschen und der Kieler Bucht (NEHRING, 1994) beobachtet. Genauere Aussagen über die Ökologie von *B. majuskulum* werden in der Literatur nicht gemacht, da diese Art meistens nicht von den anderen runden braunen protopteridinioiden Zysten unterschieden wurde. *P. pentagonum* ernährt sich heterotroph (JACOBSON & ANDERSON, 1986).

Gattung *Quinquecuspis* HARLAND 1977

*Quinquecuspis concretum* (REID 1977)  
HARLAND 1977  
(Taf. 3, Abb. 2)

Bestimmungsliteratur:

- Peridinium leonis*, WALL & DALE 1968: 276; Taf. 2, Fig. 18-21; Taf. 3, Fig. 22  
*Trinovantedinium concretum*, REID 1977: 438-439; Taf. 1, Fig. 9-11  
*Quinquecuspis concretum*, HARLAND 1977: 107; Taf. 3, Fig. 1-6, 17-20  
*Protopteridinium (Protopteridinium) leonis*, HARLAND 1982: 385; Taf. 41, Fig. 1-14; Taf. 42, Fig. 7, 9; Text-Fig. 20

Theka: *Protopteridinium leonis* (PAVILLARD 1916) BALECH 1974; zugeordnet von WALL & DALE (1968) und LEWIS et al. (1984).

Vorkommen: Diese Art ist selten bis regelmäßig vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: *Q. concretum* wurde vor den Britischen Inseln (REID, 1977; DODGE & HARLAND, 1991), New South Wales (McMINN, 1992), W-Afrika (MARRET, 1994a), Jamaica und Äquatorial W-Afrika (WALL et al., 1977) beobachtet. Vor der Küste Piscos im peruanischen Auf-

triebsgebiet erreicht diese Art Häufigkeiten von 7.4% (WALL et al., 1977).

*Q. concretum* kommt bei unterschiedlichen Wassertemperaturen vor (EDWARDS & ANDRLE, 1992). HARLAND (1983) klassifiziert diese Art als neritisch mit einem Verbreitungsmaximum in den gemäßigten bis tropischen Breiten.

*P. leonis* ernährt sich heterotroph (HOOLIGAN et al., 1980).

Gattung *Selenopemphix* BENEDEK 1972  
emend. BUJAK in BUJAK et al. 1980  
emend. HEAD 1993

*Selenopemphix nephroides* BENEDEK 1972  
emend. BUJAK in BUJAK et al. 1980  
emend. BENEDEK & SARJEANT 1981  
(Taf. 3, Abb. 3)

Bestimmungsliteratur:

- Peridinium subinerme*, WALL & DALE 1968: 276; Taf. 2, Fig. 22-24; Taf. 3, Fig. 23  
*Protopteridinium (Protopteridinium) subinerme*, HARLAND 1982: 388; Taf. 39, Fig. 6; Text-Fig. 23

Theka: *Protopteridinium subinerme* (PAULSEN 1904) LOEBLICH III (1969); zugeordnet von WALL & DALE (1968) und LEWIS et al. (1984).

Vorkommen: *Selenopemphix nephroides* ist in den Oberflächensedimenten und Sedimentkernen selten vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: *S. nephroides* kommt vor der Ostküste der USA, in der Karibik, im Mittelmeer, vor NW-Afrika (WALL et al., 1977; HARLAND, 1983), vor der NE-Küste Japans (MATSUOKA, 1987) und Tasmaniens (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990) vor. Die größten Häufigkeiten (26.5%) von *S. nephroides* beobachtete McMINN (1992) vor der Küste von New South Wales.

*S. nephroides* gilt als warmgemäßigte bis tropische Art (DALE, 1983), die bevorzugt im neritischen Milieu vorkommt (HARLAND, 1983).

*Selenopemphix quanta* (BRADFORD 1975) MATSUOKA 1985  
(Taf. 3, Abb. 1)

Bestimmungsliteratur:

- Peridinium conicum*, WALL & DALE 1968: 273-274; Taf. 2, Fig. 3-5; Taf. 3, Fig. 13  
*Multispinula quanta*, BRADFORD 1975: 3067-3070; Fig. 5-7  
*Multispinula quanta*, REID (1977): 448-449; Taf. 3, Fig. 30-33  
*Multispinulosa quanta*, HARLAND 1977: 106; Taf. 3, Fig. 14; Taf. 4, Fig. 18, 19

*Protopteridinium (Protopteridinium) conicum*,  
HARLAND 1982: 384-385; Taf. 39, Fig. 1-3; Taf.  
42, Fig. 1, 10; Text-Fig. 19  
*Selenopemphix quanta*, MATSUOKA 1985 a: 51-52;  
Taf. 11, Fig. 1-9.

**Theka:** *Protopteridinium conicum* (GRAN 1900)  
BALECH 1974; zugeordnet von WALL & DALE  
(1968) und *Protopteridinium nudum* (MEUNIER  
1919) BALECH 1974; zugeordnet von WALL &  
DALE (1968).

Die Zysten von *P. nudum* unterscheiden sich von  
denen von *P. conicum* nur durch ihre geringere  
Größe und ihre relativ längeren Fortsätze  
(HARLAND, 1983). Zwischen beiden Arten gibt es  
Übergangsformen (REID, 1974), daher werden  
beide in der Literatur unter *S. quanta* zusammenge-  
faßt.

**Vorkommen:** *Selenopemphix quanta* ist in den  
Oberflächenproben selten bis regelmäßig vorhan-  
den. Im mittleren und unteren Holozän des  
Auftriebsgebietes kommt sie häufig vor. Ansonsten  
wurde sie regelmäßig beobachtet.

**Biogeographie und Ökologie:** *S. quanta* ist in den  
saisonalen Auftriebsgebieten vor Mauretanien,  
Chile, SW-Inland und den Faeroer-Inseln (DALE &  
FJELLSÅ, 1994) sehr häufig vorhanden. Außerdem  
kommt diese Art u.a. im Golf von Maine, vor der  
Küste Georgias, Äquatorial W-Afrikas (WALL et  
al., 1977), NW-Afrikas (DODGE & HARLAND,  
1991), vor den Britischen Inseln (REID, 1977),  
Tasmaniens (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990)  
und New South Wales (McMINN, 1987, 1989)  
häufig vor. In den Oberflächensedimenten des  
peruanischen Auftriebsgebietes wurde sie selten be-  
obachtet (WALL et al., 1977).

*S. quanta* ist eine kosmopolitische Art (WALL et  
al., 1977; DALE & FJELLSÅ, 1994), die bevorzugt  
im neritischen Milieu vorkommt (HARLAND,  
1983, EDWARDS & ANDRLE, 1992). DALE  
(1983) und DALE & FJELLSÅ (1994) klassifizie-  
ren diese Art als kaltgemäßigt bis tropisch.

*P. conicum*, das motile Stadium von *S. quanta*, er-  
nährt sich heterotroph (GAINES & TAYLOR,  
1984) und lebt daher bevorzugt in nährstoffreichen  
Wassermassen. DALE & FJELLSÅ (1994) halten  
sie deshalb für einen wichtigen Indikator für  
Auftriebsgebiete. Auffallend ist jedoch, daß *S.*  
*quanta* im peruanischen Auftriebsgebiet deutlich  
seltener vorkommt als beispielsweise vor  
Mauretanien oder Chile (DALE & FJELLSÅ,  
1994). Der Grund dafür ist möglicherweise ein  
Fehlen bestimmter Diatomeen-Arten, die den  
Dinoflagellaten als Nahrung dienen oder aber ein  
starker Konkurrenzdruck durch andere heterotrophe  
Arten.

**Gattung *Stelladinium*** BRADFORD (1975)

*Stelladinium stellatum* WALL & DALE  
(1968) REID 1977

**Bestimmungsliteratur:**

*Peridinium stellatum*, WALL & DALE 1968: 275; Taf.  
2, Fig. 13-15; Taf. 3, Fig. 16-21  
*Stelladinium stellatum*, REID 1977: 443; Taf. 2, Fig. 19,  
20  
*Stelladinium stellatum*, HARLAND 1977: 107-108; Taf.  
4, Fig. 12-14  
*Protopteridinium (Archaepteridinium) compressum*,  
HARLAND 1982: 376; Taf. 39, Fig. 12;  
Text-Fig. 8, 9

**Theka:** *Protopteridinium compressum* (ABÉ 1927)  
BALECH 1974; zugeordnet von WALL & DALE  
(1968).

**Vorkommen:** *S. stellatum* kommt nur vereinzelt  
vor.

**Biogeographie und Ökologie:** *S. stellatum* ist im  
Persischen Golf (BRADFORD & WALL, 1984),  
im Arabischen Meer (BRADFORD, 1975), in den  
Gewässern rund um die Britischen Inseln (REID,  
1977) und um die Philippinen (MATSUOKA,  
1981) vorhanden. Im südlichen Golf von  
Kalifornien kommt diese Art häufig vor  
(MARTINEZ-HERNANDEZ & HERNANDEZ-  
CAMPOS, 1991).

BRADFORD & WALL (1984) bezeichnen *S.*  
*stellatum* als kosmopolitische Art, die vorwiegend  
im küstennahen Bereich vorkommt. HARLAND  
(1983) klassifiziert sie als neritische Art der ge-  
mäßigten Breiten.

**Gattung *Trinovantedinium*** REID 1977  
emend. HARLAND 1977 emend. BUJAK  
1984

*Trinovantedinium capitatum* REID 1977

**Bestimmungsliteratur:**

*Peridinium pentagonum*, WALL & DALE 1968: 274;  
Taf. 2, Fig. 8-10; Taf. 3, Fig. 15  
*Trinovantedinium capitatum*, REID 1977: 437-438; Taf.  
1, Fig. 6-8  
*Trinovantedinium capitatum*, HARLAND 1977: 108-  
109; Taf. 3; Fig. 15, 16  
*Protopteridinium (Protopteridinium) pentagonum*,  
HARLAND 1982: 386; Taf. 39, Fig. 7-11; Taf. 42,  
Fig. 8; Text-Fig. 22

**Theka:** *Protopteridinium pentagonum* (GRAN  
1902) BALECH 1974; zugeordnet von WALL &  
DALE (1968) und LEWIS et al. (1984).

**Vorkommen:** *Trinovantedinium capitatum* ist sel-  
ten vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: *T. capitatum* kommt in den Gewässern vor Japan (MATSUOKA, 1985a), vor den Britischen Inseln (REID, 1977), im Auftriebsgebiet vor W-Afrika (DODGE & HARLAND, 1991; MARRET, 1994a) und in der Tasman See (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990) vor. *T. capitatum* ist in den Fjorden S-Norwegens (WALL et al., 1977) und vor der Küste von New South Wales (McMINN, 1992) häufig vorhanden. *T. capitatum* ist eine kosmopolitische Art, die ein ästuarines bis neritisches Milieu bevorzugt (WALL et al., 1977; HARLAND, 1983). Sie wurde in kaltgemäßigten bis tropischen Gewässern beobachtet (DALE, 1983).

Gattung *Votadinium* REID 1977

*Votadinium calvum* REID 1977  
(Taf. 3, Abb.5)

Bestimmungsliteratur:

*Peridinium oblongum*, WALL & DALE 1968: 272-273;  
Taf. 1, Fig. 22-29; Taf. 3, Fig. 9-11

*Votadinium calvum*, REID 1977: 444-445; Taf. 2, Fig.  
21-23

?*Votadinium calvum*, HARLAND 1977: 109; Taf. 3,  
Fig. 21

*Protoperidinium (Protoperidinium) oblongum*,  
HARLAND 1982: 380-381; Taf. 40, Fig. 10-12;  
Text-Fig. 14

Theka: *Protoperidinium oblongum*

(AURIVILLIUS 1898) PARKE & DODGE 1976;  
zugeordnet von WALL & DALE (1968) und  
LEWIS et al. (1984).

Vorkommen: Diese Art kommt selten vor.

Biogeographie und Ökologie: *V. calvum* wurde mit relativen Häufigkeiten von bis zu 33% vor der Küste von New South Wales (McMINN, 1992) beobachtet. Außerdem ist diese Art in der Tasman See (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990), vor den Britischen Inseln (REID, 1977) und vor Japan (MATSUOKA, 1985a, 1987) vorhanden. *V. calvum* kommt bevorzugt in den gemäßigten Breiten im küstennahen neritischen Milieu vor (DALE, 1983; HARLAND, 1983).

*Votadinium spinosum* REID 1977  
(Taf. 3, Abb. 4)

Bestimmungsliteratur:

*Peridinium claudicans*, WALL & DALE 1968: 273; Taf.  
1, Fig. 30; Taf. 2, Fig. 1, 2; Taf. 3, Fig. 12

*Votadinium spinosum*, REID 1977: 445-446; Taf. 2, Fig.  
24-26

*Protoperidinium (Protoperidinium) claudicans*,  
HARLAND 1982: 380; Text-Fig. 13

Theka: *Protoperidinium claudicans* (PAULSEN 1907) BALECH 1974; zugeordnet von WALL & DALE (1968) und LEWIS et al. (1984).

Vorkommen: *Votadinium spinosum* kommt selten vor.

Biogeographie und Ökologie: *V. spinosum* ist in den Gewässern rund um die Britischen Inseln (REID, 1977; DODGE & HARLAND, 1991) und rund um Japan (MATSUOKA, 1985a, 1987) regelmäßig vorhanden.

*V. spinosum* gilt als neritische Art (HARLAND, 1983; DODGE & HARLAND, 1991), die von den kaltgemäßigten Breiten bis in die Tropen vorkommt.

Zyste von *Protoperidinium americanum*  
(Taf. 1, Abb. 7,8)

Bestimmungsliteratur:

*Protoperidinium americanum*, LEWIS & DODGE 1987:  
114-116; Taf. 1, Fig. 1-8; Taf. 2, Fig. 1-6;

Text-Fig. 2a-e

Theka: *Protoperidinium americanum* (GRAN & BRAARUD 1935) BALECH 1974; zugeordnet von LEWIS & DODGE (1987).

Vorkommen: Die Zyste von *P. americanum* kommt in den Oberflächensedimenten des Untersuchungsgebietes regelmäßig bis häufig vor. Diese Art ist mit relativen Häufigkeiten von bis zu 50% im oberen Holozän des Auftriebsgebietes sehr häufig. Ab dem mittleren Holozän nimmt ihre Häufigkeit deutlich ab. Außerhalb des Auftriebsgebietes ist die Zyste von *Protoperidinium americanum* regelmäßig bis häufig vorhanden.

Biogeographie und Ökologie: Die Zysten von *P. americanum* kommen besonders häufig in Auftriebsgebieten vor. In einer weltweiten Studie wiesen WALL et al. (1977) diese Art nur in den Proben aus dem peruanischen Auftriebsgebiet nach. In den kurzfristig vom Auftrieb beeinflussten Wassermassen vor Mauretanien, Chile und den Faeroer-Inseln ist *P. americanum* sehr häufig (DALE & FJELLSÅ, 1994).

Außerdem ist *P. americanum* im Trondheimsfjord (DALE, 1976), im Golf von St. Lawrence (DeVERNAL et al., 1991), in der Tasman See (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990), sowie den Gewässern vor der Schottischen Westküste (LEWIS & DODGE, 1987) und Nord Japans (MATSUOKA, 1987) regelmäßig bis häufig vorhanden.

Im Golf von St. Lawrence kommt *P. americanum* nur in Oberflächenwassermassen mit einer erhöhten Primärproduktion und Temperaturen von 6-12°C

sowie Salinitäten von 27-35‰ vor (DeVERNAL et al., 1991).

DALE & FJELLSÅ (1994) klassifizieren *P. americanum* als kaltgemäßigte Art, die normalerweise ihr Verbreitungsgebiet in küstennahen Bereichen hat, sich aber besonders an Auftriebsgebiete angepaßt hat. *P. americanum* ist heterotroph (LEWIS & DODGE, 1987) und daher von bestimmten Phytoplankton-Arten als Nahrungsquelle abhängig (SCHNEPF & ELBRÄCHTER, 1992). Die Häufigkeitsmaxima von *P. americanum* in Auftriebsgebieten sind deshalb nicht auf die besonderen hydrographischen Bedingungen in diesen Regionen zurückzuführen, sondern auf das große Nahrungsangebot durch eine erhöhte Primärproduktion (DALE & FJELLSÅ, 1994).

Die Daten aus dem Untersuchungsgebiet zeigen, daß *P. americanum* im peruanischen Auftriebsgebiet optimale Lebensbedingungen vorfindet. Diese Art erreicht ihre höchsten absoluten Häufigkeiten im Zentrum der Auftriebszelle und ist daher eine der Indikator-Arten für die Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen.

Zyste von *Protoperidinium denticulatum*  
(Taf. 1, Abb. 5)

Bestimmungsliteratur:

*Peridinium?* *denticulatum*, WALL & DALE 1968: 277;  
Taf. 3, Fig. 30; Taf. 4, Fig. 3

*Protoperidinium* (*Archaeperidinium*) *denticulatum*,  
HARLAND 1982: 376; Text-Fig. 7A, 10

Theka: *Protoperidinium denticulatum* (GRAN & BRAARUD 1935) BALECH 1974; zugeordnet von WALL & DALE (1968).

Vorkommen: Diese Art kommt selten vor.

Biogeographie und Ökologie: Die Zysten von *P. denticulatum* werden in der Literatur normalerweise nicht von den anderen runden, braunen protoperidinioiden Zysten unterschieden. Sie gehören beispielsweise zu den "grouped *Peridinium* species" von WALL et al. (1977). Sie kommen in den Wassermassen vor Woods Hole, USA (WALL & DALE, 1968), im Trondheimsfjord (DALE, 1976) und in der Deutschen Bucht (NEHRING, 1994) vor. DALE (1983) beobachtete *P. denticulatum* im östlichen und westlichen N-Atlantik und klassifizierte diese Art als kaltgemäßigt.

*Protoperidinium* sp. 1 nach BOLCH & HALLEGRAEFF (1990)  
(Taf. 1, Abb. 3,4)

Bestimmungsliteratur:

*Protoperidinium* sp. 1, BOLCH & HALLEGRAEFF  
1990: 184; Fig. 24

Beschreibung: Runde, dunkelbraune Zyste mit glatter Oberfläche. Die Archäopyle entsteht durch den Verlust zweier hexagonaler Platten, vermutlich der intercalaren Paraplatten 1a und 2a.

Dimensionen: Ø: 37-55 (50) µm (n=11)

Theka: vermutlich *Protoperidinium denticulatum* (GRAN & BRAARUD 1935) BALECH 1974; zugeordnet von BOLCH & HALLEGRAEFF (1990).

Vorkommen: Gut erhaltene Exemplare dieser Art wurden regelmäßig in allen Proben identifiziert. Bis zu 16 % der Gruppe *Brigantedinium* spp. konnten als diese Art identifiziert werden, daher kann davon ausgegangen werden, daß diese Art nach *B. cariacense* die häufigste der runden braunen protoperidinioiden Zysten ist.

Biogeographie und Ökologie: Diese Zyste wurde bisher nur in zwei Proben von der S-Küste Tasmaniens beobachtet (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990). Möglicherweise kommt sie auch in anderen Gebieten vor, wurde aber von den anderen runden braunen protoperidinioiden Zysten nicht unterschieden.

Ihr Vorkommen im Untersuchungsgebiet ist an die nährstoffreichen Wassermassen der Auftriebszelle gebunden. Sie zeigt ein Verbreitungsmuster wie *Brigantedinium* spp..

Zyste Form C nach WALL et al. (1977)  
(Taf. 1, Abb. 6)

Bestimmungsliteratur:

Dinoflagellate cyst Form C, WALL et al. 1977: 154,  
Fig. 3

Beschreibung: Runde, braune Zyste mit glatter Oberfläche, die dorsoventral leicht abgeflacht ist. Die Archäopyle ist sehr groß und unsymmetrisch, sie entsteht durch den Verlust mehrere Paraplatten.  
Dimensionen: l: 35-46 (40) µm, h: 36-51 (43) µm, Archäopyle: l: 18-29 (24) µm, h: 28-36 (31) µm (n=26)

Theka: unbekannt, vermutlich *Protoperidinium excentricum* (PAULSEN 1907) BALECH 1974; nach WALL et al. 1977.

Vorkommen: Diese Art kommt regelmäßig vor.

Biogeographie und Ökologie: Diese Zysten wurden bisher ausschließlich im peruanischen Auftriebsgebiet beobachtet (DALE in HEAD & WRENN, 1992). In einer Oberflächenprobe aus 100 m Wassertiefe vor Callao erreicht diese Art relative Häufigkeiten von 31.7% (WALL et al., 1977). Möglicherweise findet die Zyste Form C nur im peruanischen Auftriebsgebiet optimale ökologische Bedingungen vor und kommt dort endemisch vor.

Andererseits ist es auch vorstellbar, daß diese Zyste aufgrund der bereits erwähnten Probleme bei der Bestimmung von runden braunen protoperidinioiden Zysten in anderen Gebieten nicht identifiziert worden ist.

### Zysten mit peridinioider Affinität

#### Spinose braune Zysten

**Bemerkungen zur Taxonomie:** Unter dem Namen spinose braune Zysten wurden alle runden braunen Zysten mit Fortsätzen zusammengefaßt, die keine Fluoreszenz aufweisen und deren taxonomische Zuordnung unsicher ist. Diese Gruppe beinhaltet die Zysten Form A, B und D nach WALL et al. (1977) und die bisher nicht beschriebenen Zysten Typ 1 bis 3. Da trotz intensiver Untersuchung bei keiner der Zysten die Enzystierungsöffnung eindeutig bestimmt werden konnte, wurden die einzelnen Morphotypen anhand ihrer Fortsatzform unterschieden. Neben den genannten Formen wurden zahlreiche weitere spinose braune Zysten beobachtet, die jedoch sehr selten vorkommen und durchweg verfaultet und schlecht erhalten sind. Sie wurden als spinose Zysten indet. mitgezählt, werden jedoch nicht weiter beschrieben.

**Vorkommen:** Die spinosen braunen Zysten kommen in den rezenten Sedimenten häufig vor. Ihre absoluten und relativen Häufigkeiten nehmen mit zunehmender Entfernung zum Zentrum der Auftriebszelle deutlich ab. In den holozänen Sedimenten des Auftriebsgebietes kommen sie häufig vor. In den glazialen Sedimenten des Auftriebsgebietes sowie außerhalb des Auftriebsgebietes wurden sie seltener beobachtet.

**Biogeographie und Ökologie:** Da die meisten Zysten dieser Gruppe bisher nicht oder nur unzureichend beschrieben worden sind, ist anhand der Literatur keine Aussage zur Ökologie dieser Gruppe möglich.

Im Untersuchungsgebiet zeigt die Verbreitung der spinosen braunen Zysten einen deutlichen Bezug zur biologischen Hochproduktionszone. Da die spinosen braunen Zysten, wie die Zysten protoperidinioider Dinoflagellaten, keine Autofluoreszenz aufweisen, werden sie als heterotroph betrachtet. Sie sind daher von bestimmten Primärproduzenten als Nahrungsquelle abhängig. Im Untersuchungsgebiet sind die spinosen braunen Zysten Indikatoren für die Fruchtbarkeit der Oberflächenwassermassen und die Intensität des küstennahen Auftriebs. Auf die Ökologie einzelner, im Arbeitsgebiet häufiger Morphotypen dieser Gruppe, wird im folgenden unter den jeweiligen Taxa genauer eingegangen.

**Zyste Form A** nach WALL et al. (1977)

(Taf. 2, Abb. 1,2)

#### Bestimmungsliteratur:

Dinoflagellate cyst Form A, WALL et al. 1977: 154, Fig. 1

**Beschreibung:** Kleine, runde, hellbraune bis braune Zyste mit psilater Oberfläche und sehr vielen Fortsätzen. Die Fortsätze sind dünn, häufig leicht gekrümmt und relativ kurz (1/4 des Zystendurchmessers). Sie stehen sehr dicht beieinander, was der Zyste ein charakteristisch haariges Aussehen verleiht. Die Fortsatzbasis ist konisch geformt und hohl. Die Anordnung der Fortsätze auf der Zyste ist nontabular. Es wurden keine Hinweise auf eine Paratabulation gefunden. Bei einigen Exemplaren wurde eine große, unsymmetrisch geformte Enzystierungsöffnung beobachtet. Diese scheint aus mehreren Paraplatten gebildet zu werden. Eine genaue Bestimmung der Archäopyle ist jedoch bisher nicht möglich, da diese Exemplare durchweg stark verfaultet sind. Die Zyste zeigt keine Fluoreszenz.

**Dimensionen:** Ø: 27-36 (31) µm, Fortsätze: 4-12 (7) µm (n=14)

**Bemerkungen zur Taxonomie:** Die im Untersuchungsgebiet beobachteten Exemplare der Zyste Form A sind etwas kleiner und haben kürzere Fortsätze, als die von WALL et al. (1977) vermessenen Exemplare.

Farbe und fehlende Fluoreszenz der Zyste Form A lassen vermuten, daß es sich um eine protoperidinoide Zyste handelt.

**Theka:** unbekannt, vermutlich *Protoperidinium* sp. nach Wall et al. (1977).

**Vorkommen:** Die Zyste Form A ist die häufigste spinose braune Zyste. Sie ist in den rezenten Sedimenten der Auftriebszelle häufig. Außerhalb des Auftriebsgebietes wurde sie regelmäßig beobachtet. Diese Zyste kommt im oberen und mittleren Holozän regelmäßig bis häufig vor. In den glazialen Sedimenten des Auftriebsgebietes und außerhalb der Auftriebszelle ist sie selten bis regelmäßig vorhanden.

**Biogeographie und Ökologie:** Die Zyste Form A ist bisher nur aus dem peruanischen und dem Benguela-Auftriebsgebiet beschrieben (WALL et al., 1977). Ihre größten Häufigkeiten (Peru: 16.8%; SW-Afrika: 34%) erreicht diese Art in den küstennahen Proben aus dem Zentrum der Auftriebszelle (WALL et al., 1977).

Im Untersuchungsgebiet ist die Zyste Form A die häufigste der spinosen braunen Zysten. Sie ist in ihrem Vorkommen von der geographischen Position der Auftriebszelle abhängig und kann daher



als Indikator für die Intensität des Auftriebes genutzt werden.

**Zyste Form B** nach WALL et al. (1977)  
(Taf. 2, Abb. 3)

Bestimmungsliteratur:

Dinoflagellate cyst Form B, WALL et al. 1977: 154,  
Fig. 2

Beschreibung: Kleine runde, hellbraune bis braune Zyste mit psilater Oberfläche und zahlreichen Fortsätzen. Die Fortsätze sind hohl. Sie sind konisch geformt, sehr biegsam und striate an der Basis. Die Fortsatzlänge macht 1/3 des Zystendurchmessers aus. Das charakteristische dieser Zyste sind ihre capitaten Fortsatzenden. Die Anordnung der Fortsätze auf der Zyste ist nontabular. Es wurde weder eine Tabulation noch eine Enzystierungsöffnung beobachtet. Die Zyste weist keine Fluoreszenz auf.

Dimensionen: Ø: 28-42 (35) µm, Fortsätze: 6-14 (11) µm (n=16)

Bemerkungen zur Taxonomie: Diese Zyste ist bisher nur von WALL et al. (1977) aus dem peruanischen Auftriebsgebiet beschrieben worden. MATSUOKA (1987) beschreibt eine Zyste (Dinoflagellate cyst type C), deren Beschreibung der der Zyste Form B ähnelt. Die abgebildeten Exemplare unterscheiden sich jedoch deutlich von der Zyste Form B.

Theka: unbekannt, vermutlich *Protopteridinium* sp. nach WALL et al. 1977.

Vorkommen: Die Zyste Form B ist in den rezenten Sedimenten und im oberen Holozän des Auftriebsgebietes regelmäßig vorhanden. Im unteren Holozän und Pleistozän sowie außerhalb der Auftriebszelle kommt sie nur vereinzelt vor.

Biogeographie und Ökologie: Die Zyste Form B ist bisher nur aus dem peruanischen Auftriebsgebiet (WALL et al., 1977) beschrieben. Außerdem kommt sie in der Barents See vor (DALE in HEAD & WRENN, 1992) und wurde in einer Sedimentfallenprobe aus 3791m Wassertiefe vor der Küste Panamas beobachtet (DALE & DALE, 1992).

**Zyste Form D** nach WALL et al. (1977)  
(Taf. 2, Abb. 4)

Bestimmungsliteratur:

Dinoflagellate cyst Form D, WALL et al. 1977: 154,  
Fig. 4

Beschreibung: Runde, hellbraune Zyste mit glatter Oberfläche und zahlreichen Fortsätzen. Die Fortsätze sind konisch geformt, hohl und gerade. Sie

machen 1/3 des Zystendurchmessers aus. Die Fortsatzenden sind acuminat. Die Anordnung der Fortsätze auf der Zyste ist nontabular. Es wurde weder eine Paratabulation noch eine Enzystierungsöffnung beobachtet. Die Zyste weist keine Fluoreszenz auf.

Dimensionen: Ø: 30-42 (35) µm, Fortsätze: 7-15 (10) µm (n=7)

Theka: unbekannt, vermutlich *Protopteridinium* sp. nach WALL et al. 1977.

Vorkommen: Die Zyste Form D wurde nur selten beobachtet.

Biogeographie und Ökologie: Da diese Form bisher nur im Auftriebsgebiet vor Peru gefunden wurde (WALL et al., 1977), kommt sie möglicherweise nur in nährstoffreichen Wassermassen vor.

**Dinozyste Typ 1**  
(Taf. 2, Abb. 5)

Beschreibung: Sehr kleine, runde, hellbraune Zyste mit psilater Oberfläche und zahlreichen Fortsätzen. Die Fortsätze sind gerade, hohl und relativ kurz (1/4 des Zystendurchmessers). Die Fortsatzenden sind acuminat. Die Anordnung der Fortsätze auf der Zyste ist nontabular. Es wurde weder eine Paratabulation noch eine Enzystierungsöffnung beobachtet. Die Zyste zeigt keine Fluoreszenz.

Dimensionen: Ø: 25-29 (27) µm, Fortsätze: 4-9 (6) µm (n=12)

Bemerkungen zur Taxonomie: Die Dinozyste Typ 1 ist bisher in der Literatur nicht erwähnt worden. Farbe und fehlende Fluoreszenz deuten auf eine protopteridinioide oder gymnodinioide Zyste.

Vorkommen: Diese Zyste kommt in den rezenten Sedimenten und im oberen Holozän des Auftriebsgebietes regelmäßig vor. In allen anderen Proben ist sie selten vorhanden.

**Dinozyste Typ 2**  
(Taf. 2, Abb. 8)

Beschreibung: Sehr kleine, runde, braune Zyste mit psilater Oberfläche und zahlreichen Fortsätzen. Die Fortsätze sind gerade, subkonisch geformt und hohl. Sie machen 1/3 des Zystendurchmessers aus. Das charakteristische dieser Zyste sind ihre bifiden Fortsatzenden. Die Anordnung der Fortsätze auf der Zyste ist nontabular. Es wurde weder eine Paratabulation noch eine Enzystierungsöffnung beobachtet. Die Zyste weist keine Fluoreszenz auf.

Dimensionen: Ø: 20-28 (24) µm, Fortsätze: 5-9 (7) µm (n=18)

Bemerkungen zur Taxonomie: Die Dinozyste Typ 2 ähnelt der Beschreibung nach *Algidasphaeridium? minutum* var. *cezare* DE VERNAL et al. (1989), unterscheidet sich aber durch längere und hohle Fortsätze. Farbe und fehlende Fluoreszenz lassen vermuten, daß es sich bei dieser Zyste um eine protoperidinioide oder gymnodinioide Zyste handelt.

Vorkommen: In den Oberflächenproben kommt die Dinozyste Typ 2 regelmäßig vor. Ihre höchsten relativen Häufigkeiten erreicht sie am Rand der Auftriebszelle. Im späten Holozän des Auftriebsgebietes ist sie regelmäßig vorhanden und erreicht im Sedimentkern 173 ein Häufigkeitsmaximum von 20%. Sonst kommt die Dinozyste Typ 2 selten oder nicht vor.

### Dinozyste Typ 3 (Taf. 2, Abb. 7)

Beschreibung: Runde, hellbraune Zyste mit psilater Oberfläche und zahlreichen Fortsätzen. Die Fortsätze sind subkonisch geformt, hohl, sehr biegsam und striate. Auffallend ist ihre Länge, sie machen mehr als die Hälfte des Zystendurchmessers aus. Die Fortsätze haben nadelförmige Endungen und sind nontabular angeordnet. Weder eine Paratabulation noch eine Enzystierungsöffnung wurden beobachtet. Die Zyste zeigt keine Fluoreszenz.

Dimensionen: Ø: 35-46 (39) µm, Fortsätze: 12-23 (19) µm (n=22)

Bemerkungen: Diese Zyste ist bisher in der Literatur nicht beschrieben worden. Farbe und fehlende Fluoreszenz deuten allerdings auf eine protoperidinioide oder gymnodinioide Zyste.

Vorkommen: Die Dinozyste Typ 3 kommt in den rezenten Sedimenten und im späten Holozän der Auftriebszelle regelmäßig vor. In allen anderen Proben ist sie selten.

### Dinozysten indet.

Vereinzelt konnten quartäre Dinoflagellatenzysten nicht eindeutig bestimmten Gattungen oder Arten zugeordnet werden. Sie wurden als Dinozysten indet. mitgezählt. Die Zählergebnisse sind im Datenanhang aufgeführt.

## II: Weitere Palynomorphen aus dem peruanischen Auftriebsgebiet

Neben den Dinoflagellatenzysten wurden auch zahlreiche andere Palynomorphen in den Proben beobachtet. Häufige Taxa oder Gruppen, die eine

ökologische Bedeutung haben, wurden quantitativ erfaßt. Auf die einzelnen Palynomorphen und deren Vorkommen im Probenmaterial wird im Folgenden eingegangen. Die relativen Häufigkeiten der organisch-wandigen Mikrofossilien wurden in Bezug auf die Gesamtanzahl an Dinozysten bestimmt, daher sind relative Häufigkeiten von > 100 % möglich.

### ACRITARCHEN

Acritarchen sind eine Gruppe organisch-wandiger Mikrofossilien deren biologische Zugehörigkeit unbekannt ist (EVITT, 1985).

#### Incerta sedis

#### Gruppe *Acritarcha* EVITT 1963

#### Gattung *Cymatiosphaera* (WETZEL 1933) DEFLANDRE 1954

#### *Cymatiosphaera* spp. (Taf. 7, Abb. 5)

#### Bestimmungsliteratur:

DEFLANDRE & COOKSON 1955: 288-290

De VERNAL & MUDIE 1989 a: 396; Taf. 2, Fig. 4-11

De VERNAL & MUDIE 1989 b: 415; Taf. 5, Fig. 14-16, 18-19, 20, 23

Bemerkungen zu Taxonomie: Es wurden mindestens zwei unterschiedliche Arten dieser Gattung im Probenmaterial beobachtet.

Vorkommen: *Cymatiosphaera* spp. ist im Probenmaterial selten.

#### *Acritarch* sp. A (Taf. 7, Abb. 1)

Beschreibung: Runder bis ovaler, farbloser Körper mit punctater Oberfläche. Die Wandung ist relativ dünn, so daß die meisten Exemplare stark verformt sind. Hinweise auf eine Enzystierungsöffnung wurden nicht beobachtet. Das Acritarch A zeigt eine deutliche Fluoreszenz.

Dimensionen: Ø: 35-44 (39) µm (n=21)

Bemerkungen zur Taxonomie: Der Acritarch A ähnelt dem von VERSTEEGH (1995) abgebildeten Acritarch sp. F. Er wurde allerdings nicht beschrieben, so daß es unsicher ist, ob es sich um das gleiche Taxon handelt. Da keine Hinweise auf eine Enzystierungsöffnung oder Paratabulation beobachtet worden sind, wurde das Acritarch A nicht den Dinoflagellatenzysten zugeordnet.

Vorkommen: In Oberflächen - und oberflächennahen - Proben ist das Acritarch A in allen Sedimentkernen häufig bis dominant vorhanden, wobei im Zentrum der Auftriebszelle die größten Häufigkeiten beobachtet wurden. Außerdem wurde im oberen Holozän des Auftriebsgebietes ein weiteres, markantes Häufigkeitsmaximum von bis zu 100% beobachtet. In allen anderen Proben ist das Acritarch A selten bis regelmäßig nachgewiesen worden.

## GRÜNALGEN

Stamm Chlorophyta PASCHER 1914

Klasse Chlorophyceae KUTZING 1843

Ordnung Chlorococcales PASCHER 1915

Familie Hydrodictyaceae DUMORTIER 1829

Gattung *Pediastrum* MEYEN 1829

*Pediastrum* spp.  
(Taf. 7, Abb. 6)

### Bestimmungsliteratur:

BUJAK 1984: 195; Taf. 4, Fig. 11

De VERNAL & MUDIE 1989 a: 395; Taf. 2, Fig. 12

Bemerkungen zur Taxonomie: Die meisten Exemplare ähneln *Pediastrum boryanum* (TURPIN 1828) MENEGHINI 1840.

Vorkommen: Es wurden nur vereinzelt Exemplare dieser Gattung beobachtet.

Biogeographie und Ökologie: *Pediastrum* spp. wurde bisher hauptsächlich im Süßwasser beobachtet (VORREN et al., 1988; MATTHIESSEN & BRENNER, 1995). Außerdem ist diese Gattung häufig in den rezenten Sedimenten des Greifswalder Boddens, der durch erhöhte Nährstoffgehalte und Salinitäten von 6-8‰ gekennzeichnet ist (MATTHIESSEN & BRENNER, subm.). Bestimmte Arten dieser Gattung scheinen daher brackische Bedingungen tolerieren zu können (MATTHIESSEN & BRENNER, 1995).

Da das Untersuchungsgebiet durch Salinitäten von 35‰ gekennzeichnet ist, werden einzelne Coenobien durch Flußfracht eingetragen.

Klasse Ciliata PERTY 1852

Ordnung Spirotrichida BÜTSCHLI 1889

Unterordnung Tintinnina CLAPARÈDE & LACHMANN. 1858

**Tintinniden - Loricae und - Zysten**  
(Taf. 7, Abb. 2)

Bemerkungen: Im Untersuchungsmaterial wurden verschiedene Morphotypen von Tintinniden -Loricae und - Zysten beobachtet, wobei die flaschenförmigen Zysten deutlich häufiger vorhanden sind.

Vorkommen: Tintinniden - Loricae und - Zysten kommen in den Oberflächensedimenten regelmäßig bis häufig vor. Ihr Häufigkeitsmaximum von 21% erreichen sie im Zentrum der Auftriebszelle. In den Sedimentkernen sind sie nur noch vereinzelt beobachtet worden.

Biogeographie und Ökologie: Über die Verbreitung dieser Gruppe in rezenten Sedimenten gibt es bisher nur wenig Informationen. REID & JOHN (1978) und MATTHIESSEN (1991) dokumentieren Tintinniden - Loricae und - Zysten aus dem Nordatlantik, dem Europäischen Nordmeer und der Nordsee. VAN WAVEREN (1993) beobachtete zahlreiche Morphotypen in den Sedimenten der indonesischen Banda See und korreliert das Vorkommen mit Gebieten hoher Produktion und hohen Sedimentationsraten.

Klasse Rhizopodea VON SIEBOLD 1845

Ordnung Foraminiferida EICHWALD 1830

### **Foraminiferen-Tapeten**

(Taf. 6, Abb. 1,2)

Bemerkungen: Foraminiferen-Tapeten sind die inneren organischen Hüllen von Foraminiferen. Sie werden von benthischen agglutinierenden oder kalkigen Foraminiferen gebildet (STANCLIFFE, 1989, DeVERNAL et al., 1992). Im Untersuchungsgebiet sind planspirale, biserial und uniserial Morphotypen, ebenso wie einzelne Proloculi beobachtet worden.

Vorkommen: Foraminiferen-Tapeten sind in den rezenten Sedimenten im Randbereich und außerhalb der Auftriebszelle sehr häufig bis dominant vorhanden. Im Zentrum der Zelle kommen sie deutlich seltener vor. Im Holozän sind sie sehr häufig. In dem Sedimentkern außerhalb des Auftriebsgebietes dominieren sie zeitweise die Gemeinschaft der organisch-wandigen Mikrofossilien mit mehr als 100%. Im Pleistozän kommen sie deutlich seltener vor.

Biogeographie und Ökologie: Es gibt es nur wenige Untersuchungen über die Verbreitung von Foraminiferen-Tapeten in rezenten Sedimenten. Sie kommen in der indonesischen Banda-See (VAN WAVEREN, 1993) und im Europäischen Nordmeer (MATTHIESSEN, 1991) vor. Im Golf von Kalifornien (CROSS et al., 1966) und im Auftriebsgebiet vor NW-Afrika (MELIA, 1984) sind sie häufig. In beiden Gebieten korrelieren die

Häufigkeiten von Foraminiferen-Tapeten mit den Regionen starken Auftriebs (CROSS et al., 1966; MELIA, 1984). Sie gelten daher als Indikatoren für Auftriebsgebiete (STANCLIFFE, 1989, POWELL et al., 1990, 1992).

Dagegen wurden die Foraminiferen-Tapeten im Untersuchungsgebiet deutlich häufiger im Randbereich und außerhalb der aktiven Auftriebszelle beobachtet. Dies ist möglicherweise auf die Ausbildung einer Sauerstoff-Minimum-Zone und auf die daraus resultierenden geringen Häufigkeiten benthischer Foraminiferen zurückzuführen. Daher kann das Vorkommen von Foraminiferen-Tapeten im Sediment als Anzeiger für den Sauerstoffgehalt des Bodenwassers und damit für die Produktivität des Auftriebs herangezogen werden.

## ANDERE PALYNO MORPHEN

### Pflanzenreste (Taf. 7, Abb. 7)

**Bemerkungen:** Die im Probenmaterial beobachteten Pflanzenreste bestehen aus Holzpartikeln und Kutikula-Fragmenten.

Pflanzenreste stellen einen Teil des terrestrischen organischen Materials da, der mit der Flußfracht in das Untersuchungsgebiet eingetragen wird. Daher sind größere Häufigkeiten dieser Gruppe ein Hinweis für einen intensiven terrestrischen Eintrag, der auf stärkere Regenfälle an der peruanischen Küste, wie sie z.B. durch El Niño-Ereignisse hervorgerufen werden, zurückgeführt werden kann.

**Vorkommen:** In den rezenten Sedimenten sind Pflanzenreste selten bis regelmäßig vorhanden. Ein Häufigkeitsmaximum erreichen sie in der küstennahen Probe.

In den Sedimentkernen wurden Pflanzenreste regelmäßig beobachtet. Im Randbereich und Zentrum der Auftriebszelle treten jeweils eine oder mehrere markante Lagen auf, in denen Pflanzenreste mehr als 100 % der Gemeinschaft bilden.

### Quartäre Sporen und Pollen (Taf. 7, Abb. 3,4)

**Bemerkungen:** Der überwiegende Teil dieser Gruppe besteht aus bisaccaten Pollen (hauptsächlich *Pinus*). Da die quartären Pollen und Sporen durch äolischen oder fluviatilen Transport in das Untersuchungsgebiet gelangen, ist deren Vorkommen ein Anzeiger für den terrestrischen Eintrag. Größere Häufigkeiten von Sporen und Pollen in den marinen Sedimenten geben Hinweise auf eine Änderung im terrestrischen Klima, z.B. der Intensität der Passatwinde oder der Niederschlagsmenge an der peruanischen Küste.

**Vorkommen:** Quartäre Sporen und Pollen kommen in den Oberflächensedimenten regelmäßig vor und sind relativ homogen im Untersuchungsgebiet verbreitet. In den Sedimentkernen sind sie regelmäßig bis häufig vorhanden. Im Zentrum und Randbereich der Auftriebszelle treten jeweils ein oder mehrere markante Häufigkeitsmaxima von bis zu 50% auf.

### Zoomorphenreste (Taf. 6, Abb. 3-6)

**Bemerkungen:** Die Gruppe der Zoomorphenreste besteht aus einer Vielzahl unterschiedlicher Morphotypen von Copepoden-Eiern und Eiern von anderen marinen Organismen (z. B. Rotatorien). Außerdem wurden Zähne, Stacheln und Exoskelette von Arthropoden und Anneliden beobachtet.

**Vorkommen:** Die Zoomorphenreste sind in den rezenten Sedimenten häufig bis dominant vorhanden. Im Randbereich und außerhalb der Auftriebszelle haben sie den größten Anteil an der Palynomorphen-Gemeinschaft. In den Sedimentkernen sind sie sehr häufig, wobei sie außerhalb des Auftriebsgebietes höhere relative Häufigkeiten aufweisen. Ihre Häufigkeit nimmt in den Sedimentkernen mit der Tiefe ab.

**Biogeographie und Ökologie:** Die Untersuchungen an Zoomorphenresten beschränken sich bisher auf die Arbeiten von VAN WAVEREN (1992, 1993) aus der indonesischen Banda - und Java - See. Sie konnte dort zwei Gemeinschaften von Copepoden-Eiern beobachten, die unterschiedliche Nährstoffgehalte der Oberflächenwassermassen widerspiegeln.

Da die Zoomorphenreste von einer Vielzahl unterschiedlicher Organismen gebildet werden, ist es schwierig, Aussagen zur Ökologie dieser Gruppe zu machen. Eine Untersuchung der Zooplankton-Gemeinschaften vom peruanischen Schelf bei 15° S zeigt, daß die Diversität und Häufigkeit des Zooplanktons mit dem Abstand zur Küste und damit zur aktiven Auftriebszelle zunimmt und im Bereich des Kontinentalhangs ein Maximum aufweist (SANTANDER BUENO, 1981). Die relativen Häufigkeiten der Zoomorphenreste in den Sedimenten des Untersuchungsgebietes zeigen ein ähnliches Bild.

Nach SAMYSHEV (1973) ist die Akkumulation von Zooplankton in Auftriebsgebieten abhängig von der Intensität des Auftriebs. Bei schwacher Auftriebsintensität halten sich die Organismen im küstennahen Bereich der Auftriebszelle auf, bei starker Auftriebsintensität werden sie mit dem Oberflächenwasser in weiter von der Küste entfernte Gebiete transportiert.

## TAFEL 1

**1) *Brigantedinium cariacense* (WALL 1967) REID 1977**

Präparat 159-1/I, Obf.; Archäopyle im Focus

**2) *Brigantedinium cariacense* (WALL 1967) REID 1977**

Präparat 173-4/I, 139 cm; Archäopyle mit Operculum

**3) *Protopteridinium* sp. 1 nach BOLCH & HALLEGRAEFF (1990)**

Präparat 167/I; Obf.; Archäopyle mit Operculum

**4) *Protopteridinium* sp. 1 nach BOLCH & HALLEGRAEFF (1990)**

Präparat 173-4/I 139 cm; Archäopyle im Focus

**5) Zyste von *Protopteridinium denticulatum* (GRAN & BRAARUD 1935) BALECH 1974**

Präparat 173-4/I 139 cm; Archäopyle im Focus

**6) Zyste Form C nach WALL et al. (1977)**

Präparat 159-1/I Obf.; Archäopyle im Focus

**7) Zyste von *Protopteridinium americanum* (GRAN & BRAARUD 1935) BALECH 1974**

Präparat 167-1/I Obf.; Archäopyle im Focus

**8) Zyste von *Protopteridinium americanum* (GRAN & BRAARUD 1935) BALECH 1974**

Präparat 173-4/I 139 cm; Optischer Schnitt

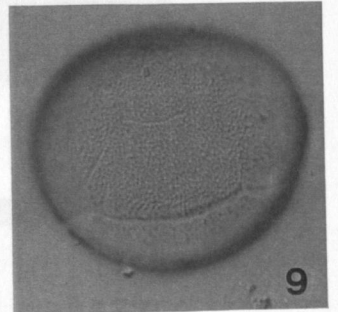
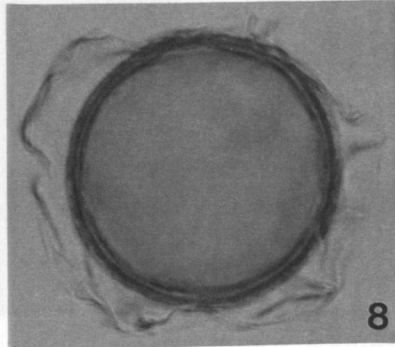
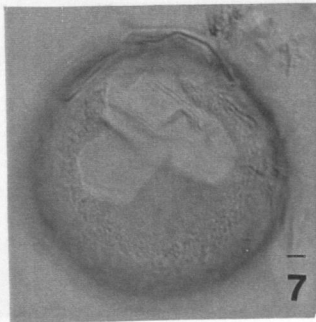
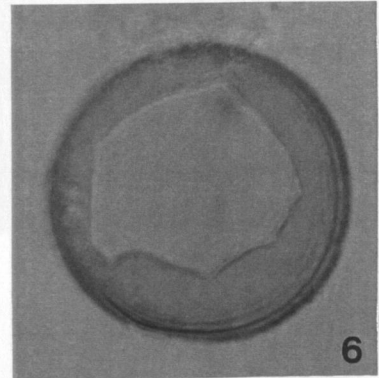
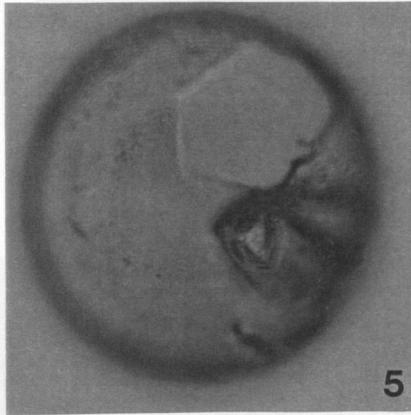
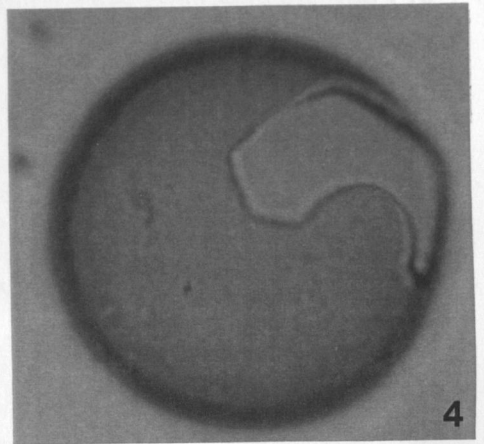
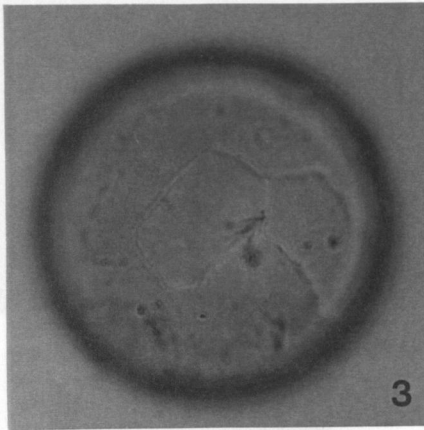
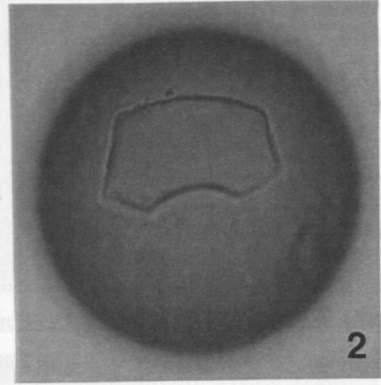
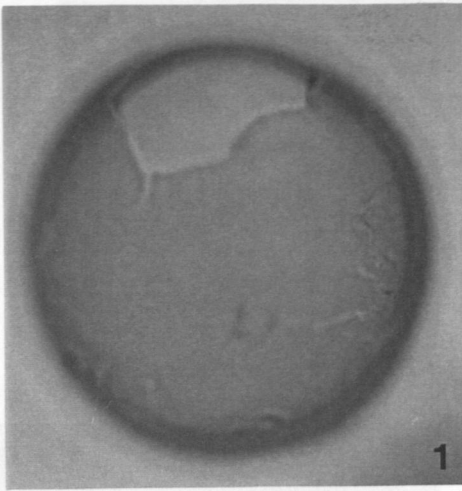
**9) *Brigantedinium majuskulum* REID 1977**

Präparat 173-4/I 159 cm; Archäopyle im Focus

**Balkenlänge 40 µm**



# TAFEL 1



## TAFEL 2

**1) Zyste Form A nach WALL et al. (1977)**

Präparat 173-4/II 200 cm; Optischer Schnitt

**2) Zyste Form A nach WALL et al. (1977)**

Präparat 173-4/II 200 cm; Hoher Focus

**3) Zyste Form B nach WALL et al. (1977)**

Präparat 159-2/II 36 cm; Optischer Schnitt

**4) Zyste Form D nach WALL et al. (1977)**

Präparat 173-4/I 32 cm, Optischer Schnitt

**5) Dinozyste Typ 1**

Präparat 160-4/II Obf., Optischer Schnitt

**6) Zyste von *Pheopolykrikos hartmannii* (ZIMMERMANN 1930) MATSUOKA & FUKUYO 1986**

Präparat 159-1/I Obf.

**7) Dinozyste Typ 3**

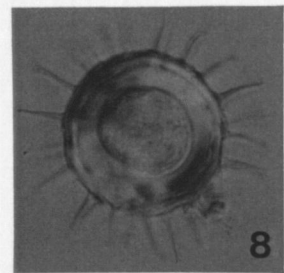
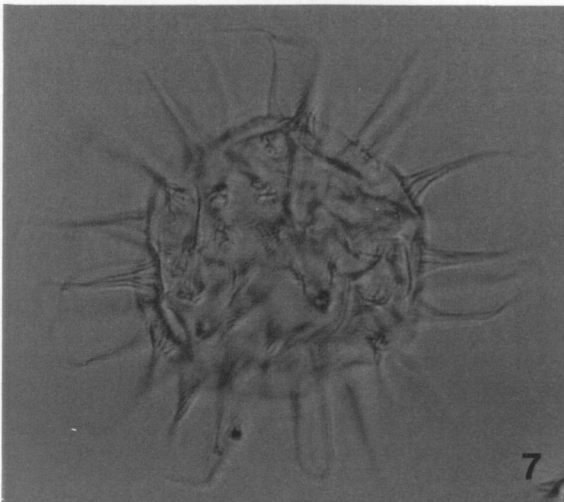
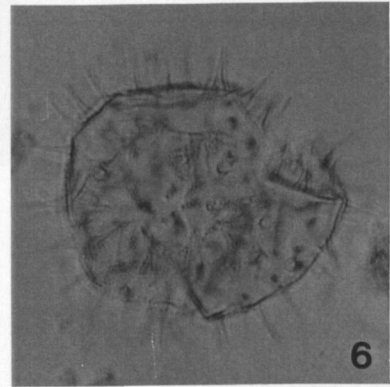
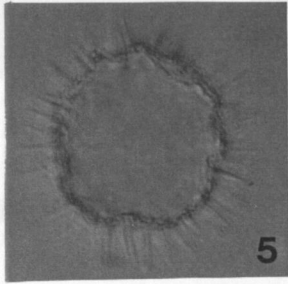
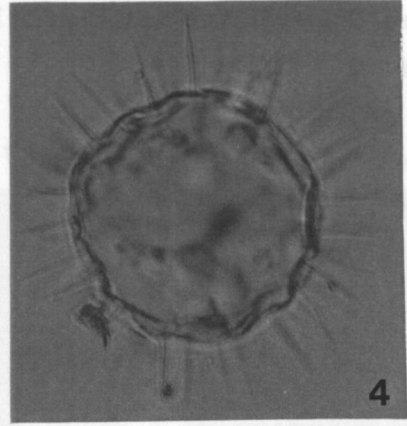
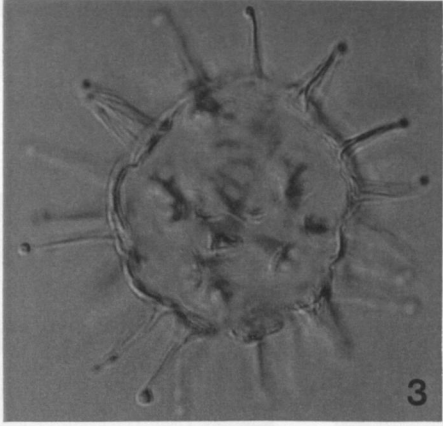
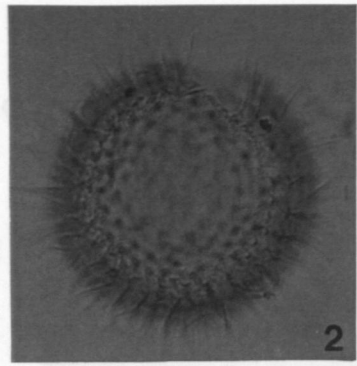
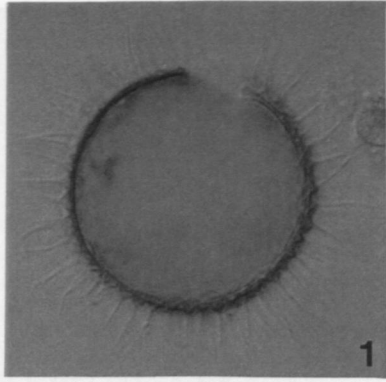
Präparat 173-3/I 15 cm

**8) Dinozyste Typ 2**

Präparat 161-1/I Obf.; Optischer Schnitt

Balkenlänge 40  $\mu$ m

# TAFEL 2





TAFEL 3

1) *Selenopemphix quanta* (BRADFORD 1975) MATSUOKA 1985

Präparat 175-1/II 230 cm

2) *Quinquecuspis concretum* (REID 1977) HARLAND 1977

Präparat 173-3/II Obf.

3) *Selenopemphix nephroides* BENEDEK 1972 emend. BUJAK in BUJAK et al. 1980  
emend. BENEDEK & SARJEANT 1981

Präparat 173-3/I 15 cm

4) *Votadinium spinosum* REID 1977

Präparat 173-3/I 15 cm

5) *Votadinium calvum* REID 1977

Präparat 173-3/II 125 cm

6) Zyste von *Polykrikos schwartzii* BÜTSCHLI 1873

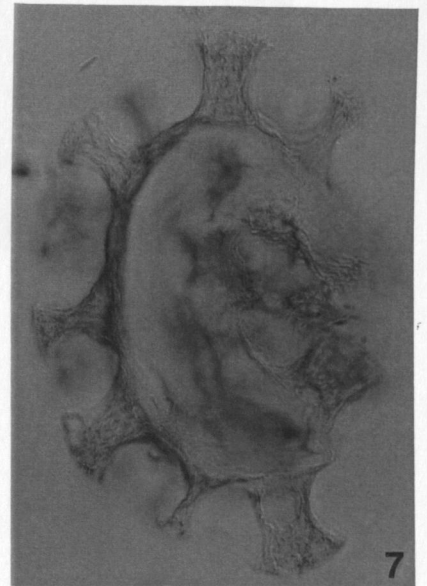
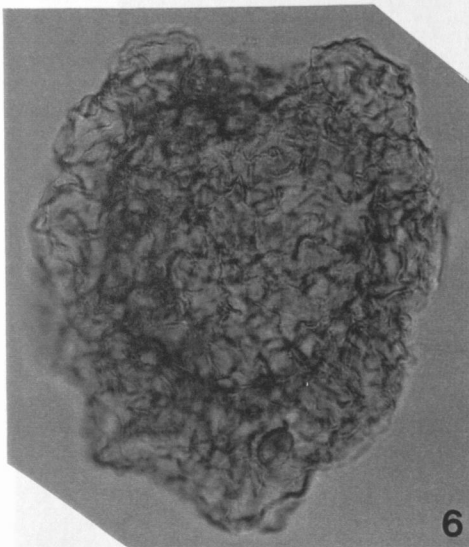
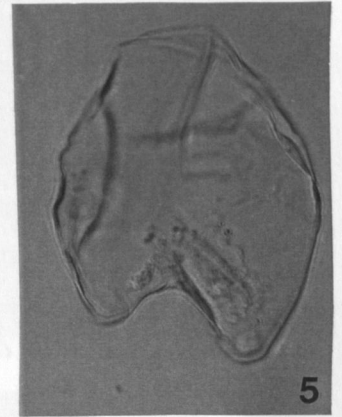
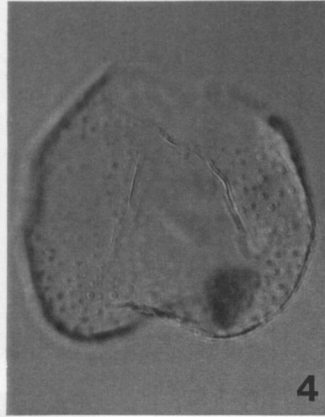
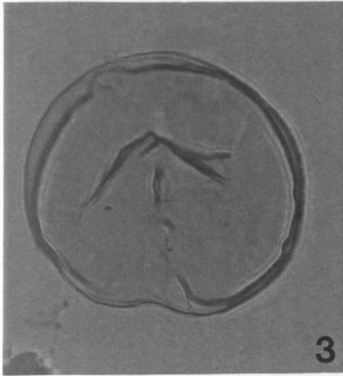
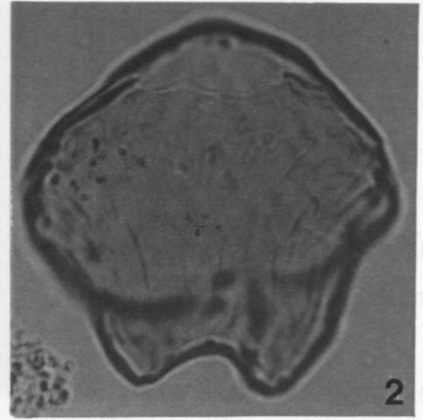
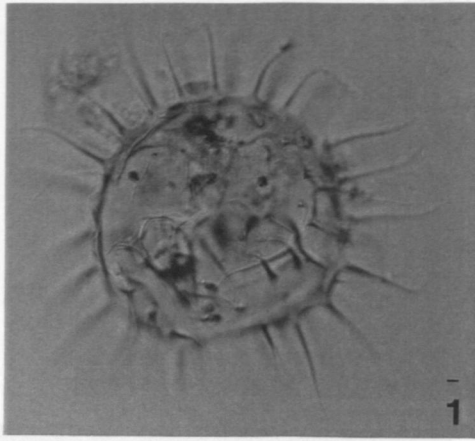
Präparat 173-4/II 200 cm

7) Zyste von *Polykrikos kofoidii* CHATTON 1914

Präparat 173-2/II Obf.

Balkenlänge 40 µm

# TAFEL 3





## TAFEL 4

1) *Spiniferites bulloideus/ramosus* - Gruppe

Präparat 173-4/II 323 cm; Dorsalansicht

2) *Spiniferites bulloideus/ramosus* - Gruppe

Präparat 173-4/II 323 cm; Optischer Schnitt

3) *Spiniferites pachydermus* (ROSSIGNOL 1964) REID 1974

Präparat 160-4/I 27 cm, Lateralansicht

4) *Spiniferites pachydermus* (ROSSIGNOL 1964) REID 1974

Präparat 160-4/I 27 cm; Optischer Schnitt

5) *Spiniferites membranaceus* (ROSSIGNOL 1964) SARJEANT 1970)

Präparat 173-4/II 272 cm, Hoher Focus

6) *Spiniferites membranaceus* (ROSSIGNOL 1964) SARJEANT 1970)

Präparat 173-4/II 272 cm; Optischer Schnitt

7) *Pentapharsodinium dalei* INDELICATO & LOEBLICH 1986

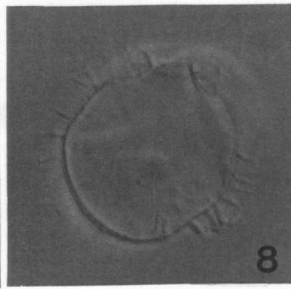
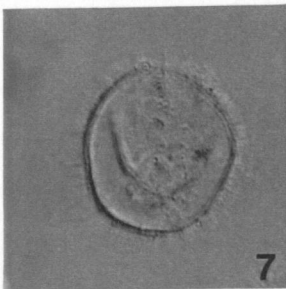
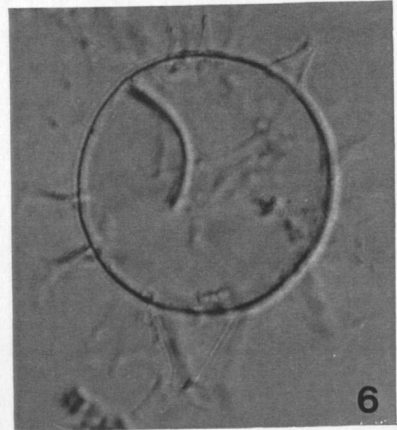
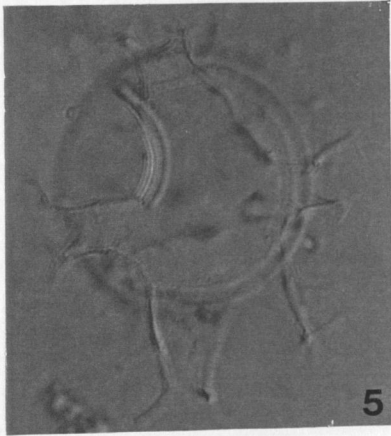
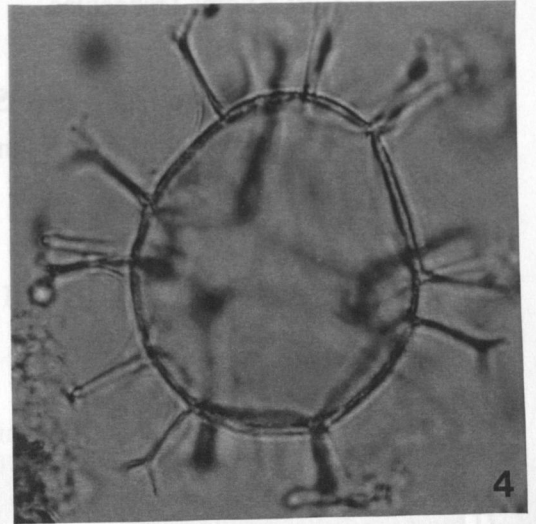
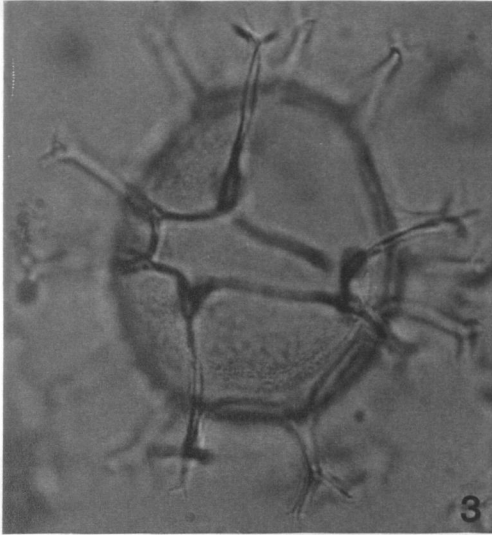
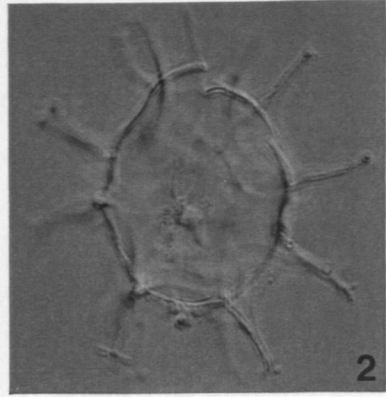
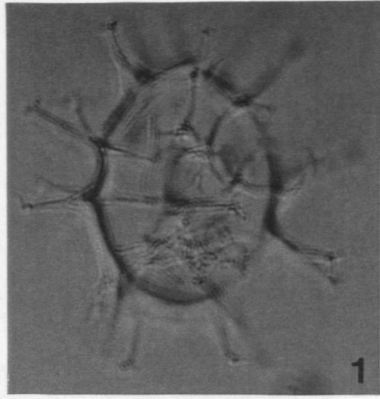
Präparat 173-4/I 372 cm; Hoher Focus

8) *Pentapharsodinium dalei* INDELICATO & LOEBLICH 1986

Präparat 158-3/II 371 cm; Optischer Schnitt

Balkenlänge 40  $\mu\text{m}$

# TAFEL 4



## TAFEL 5

1) *Operculodinium centrocarpum* (DEFLANDRE & COOKSON 1955) WALL 1967

Präparat 173-4/I 412 cm; Optischer Schnitt

2) *Operculodinium centrocarpum* (DEFLANDRE & COOKSON 1955) WALL 1967

Präparat 173-4/II 323 cm; Archäopyle im Fokus

3) *Nematosphaeropsis labyrinthus* (OSTENFELD 1903) REID 1974

Präparat 173-4/I 32 cm; Trabeculae

4) *Nematosphaeropsis labyrinthus* (OSTENFELD 1903) REID 1974

Präparat 173-4/I 32 cm; Optischer Schnitt

5) *Achomosphaera* sp.

Präparat 173-4/II 351 cm; Orientierung unbekannt

6) *Spiniferites belerius* REID 1974

Präparat 159-3/II 90 cm; Optischer Schnitt

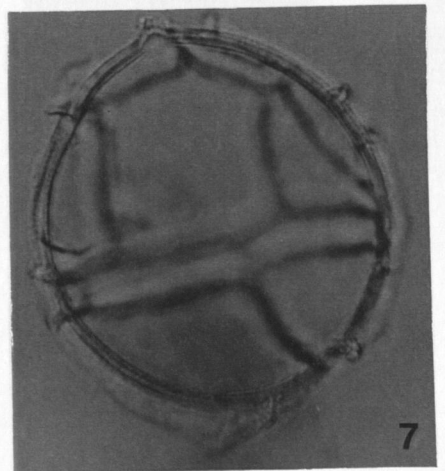
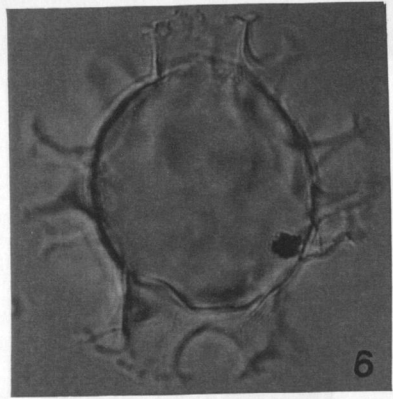
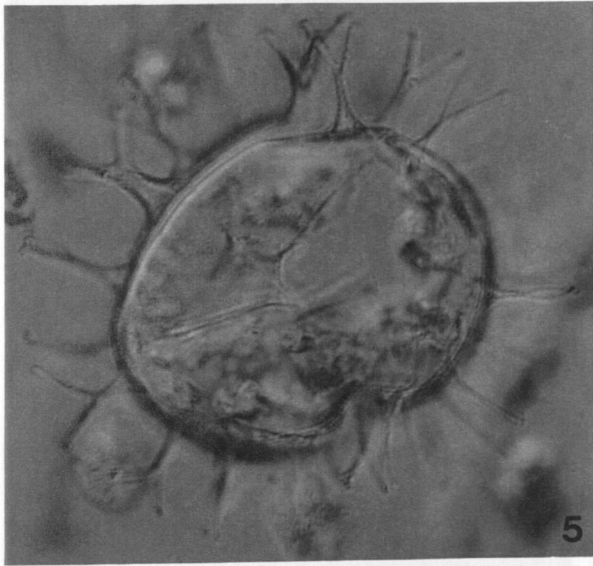
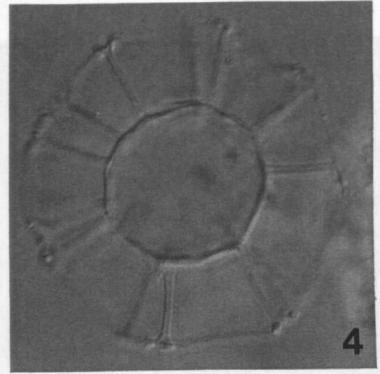
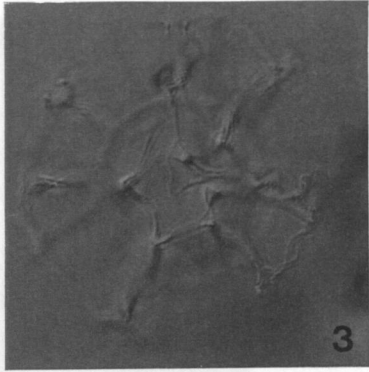
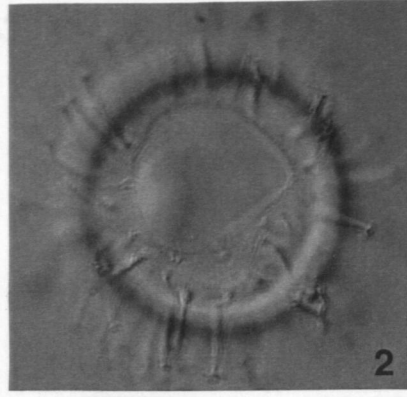
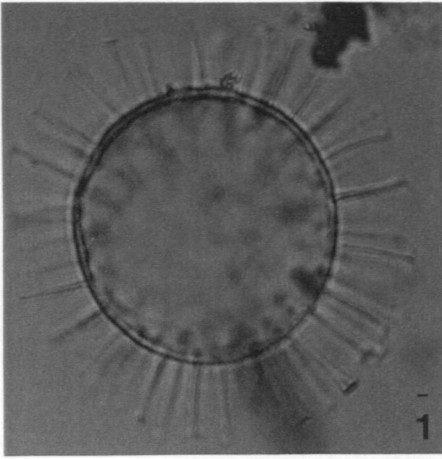
7) *Impagidinium sphaericum* (WALL 1967) LENTIN & WILLIAMS 1981

Präparat 173-4/II 3125 cm; Optischer Schnitt

Balkenlänge 40 µm



TAFEL 5



TAFEL 6

**1) Foraminiferen-Tapete**

Präparat 159-1/I 1 cm

**2) Foraminiferen-Tapete**

Präparat 159-1/I 1 cm

**3) Copepoden-Ei**

Präparat 159-1/I 1 cm

**4) Copepoden-Ei**

Präparat 159-1/I 1 cm


**5) Zoomorphen-Ei indet**

Präparat 173-4/I 59 cm

**6) Copepoden-Endopodit**

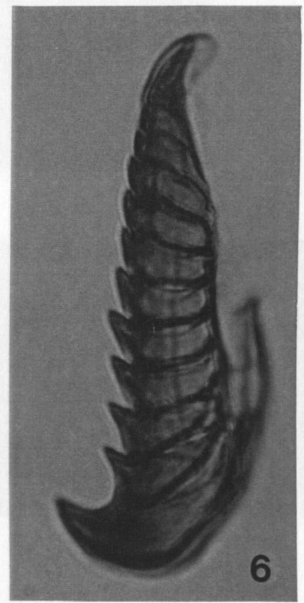
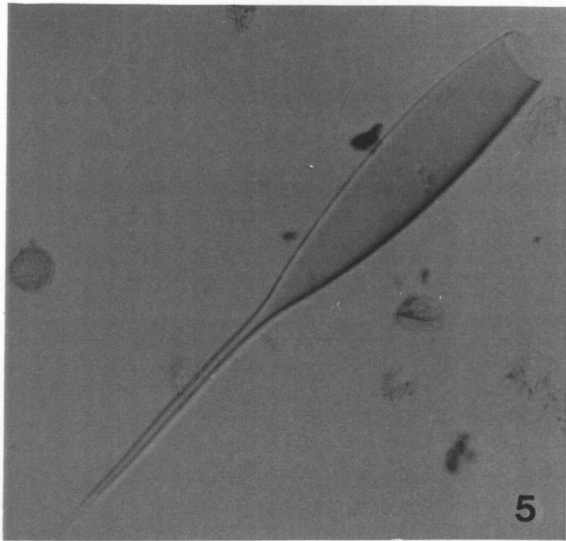
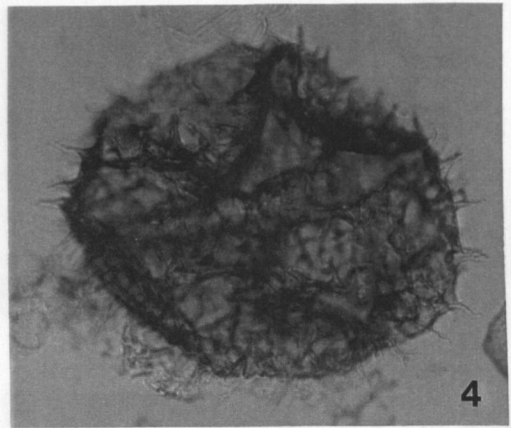
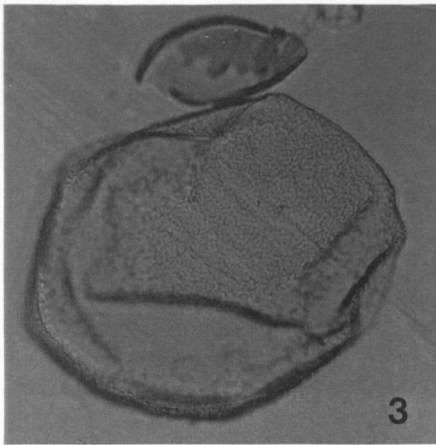
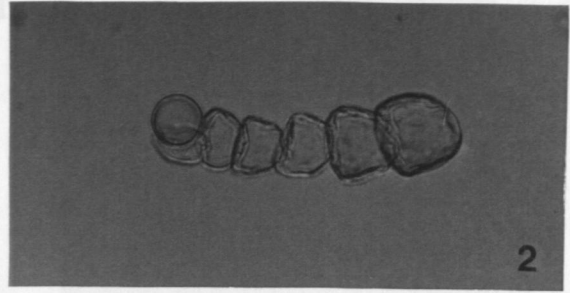
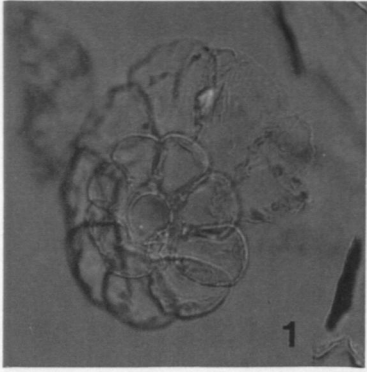
Präparat 172-4/II 51 cm

Balkenlänge 40  $\mu$ m





TAFEL 6



TAFEL 7

1) *Acritarch* sp. A

Präparat 159-1/I Obf.

2) *Tintinniden-Zyste*

Präparat 173-3/II 5 cm

3) *Trilete Spore*

Präparat 159-2/II 36 cm

4) *Pinus* sp.

Präparat 173-4/I 304 cm

5) *Cymatiosphaera* sp.

Präparat 173-3/I 260 cm

6) *Pediastrum* sp.

Präparat 159-2/II 36 cm

7) *Holzfragment*

Präparat 159-3/I 90 cm

Balkenlänge 40  $\mu\text{m}$

# TAFEL 7

