

**Reaktion terrestrischer und mariner Primärproduzenten  
auf abrupte Klimaänderungen im Spätglazial und Holozän des  
nordöstlichen Mittelmeerraums: ein palynologischer Ansatz**

**Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften**

**vorgelegt beim Fachbereich Geowissenschaften  
der Johann Wolfgang Goethe Universität  
Frankfurt am Main**

**von  
Ulrich Kotthoff  
aus Meschede**

**Frankfurt  
im Dezember 2007**

**vom Fachbereich Geowissenschaften der Johann Wolfgang Goethe Universität als  
Dissertation angenommen.**

**Dekan: Prof. Dr. Gerhard Brey**

**Gutachter: Prof. Dr. Joerg Pross  
Prof. Dr. Gerhard Schmiedl**

**Datum der Disputation: 31.03.08**



**Inhaltsverzeichnis**

<b>Kurzfassung .....</b>	<b>5</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>7</b>
Vorwort.....	9
<b>1 Einleitung und Zielsetzung .....</b>	<b>11</b>
<b>2 Stand der Forschung .....</b>	<b>13</b>
2.1 Glaziale und Interglaziale .....	13
2.2 Jüngstes Glazial (MIS 5d bis MIS 2).....	17
2.3 Letztes glaziales Maximum und Holozän (MIS 2 bis 1).....	18
2.4 Einfluss der Jüngeren Dryas und rapider holozäner Klimaänderungen auf prähistorische und früh-historische Kulturen .....	23
2.5 Anwendung von Palynomorphen für die Klimarekonstruktion .....	23
2.5.1 Paläoklima- und Paläoumweltrekonstruktionen unter Verwendung von Pollen und Sporen.....	24
2.5.2 Organischwandige Dinoflagellatenzysten als Proxies für Wassertemperatur, Salinität und Produktivität .....	26
<b>3 Untersuchungsgebiet.....</b>	<b>27</b>
3.1 Berg-Athos-Becken (Nordägäis) .....	27
3.2 Drama-Becken (nördliches Hinterland der Ägäis).....	28
<b>4 Material und Methoden .....</b>	<b>29</b>
4.1 Mariner Kern GeoTü SL152 (Nordägäis) .....	29
4.2 Terrestrischer Kern Phi2 (nördliches Hinterland der Ägäis).....	29
4.3 Analyse abiotischer Proxies .....	29
4.3.3 Sedimenthelligkeit.....	29
4.3.4 Magnetische Suszeptibilität.....	29
4.3.5 Stabile Isotopen .....	30
4.3.6 Radiometrische Altersdatierung .....	30
4.4 Analyse biotischer Proxies .....	30
4.4.1 Probennahme und Aufbereitung bei Kern GeoTü SL152 .....	30
4.4.2 Probennahme und Aufbereitung bei Kern Phi2 .....	31
4.4.3 Palynologische Analysen am Kern GeoTü SL152: Dinoflagellatenzysten .....	31
4.4.4 Palynologische Analysen am Kern GeoTü SL152: Pollen und Sporen.....	31
4.4.5 Palynologische Analysen am Kern Phi2.....	32
4.4.6 Quantitative Klimarekonstruktion.....	32
<b>5 Ergebnisse und zusammenfassende Diskussion .....</b>	<b>33</b>
5.1 Altersmodell für Kern GeoTü SL152 .....	33
5.2 Palynomorphenerhaltung und -konzentration im Kern GeoTü SL152 .....	33
5.3 Kopplung der terrestrischen Vegetations- und Klimadynamik mit ozeanographischen Veränderungen in der Nordägäis.....	37
5.3.1 Pleniglazial, Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplex und Jüngere Dryas ..	37
5.3.2 Holozän .....	42

5.4 Altersmodelle für Kern Phi2 .....	45
5.5 Vegetationsentwicklung im Drama-Becken (nördliches Hinterland der Ägäis).....	48
5.6 Zusammenfassende Diskussion: Vergleich der marinen und terrestrischen Befunde .	52
<b>6 Ausblick .....</b>	<b>55</b>
<b>7 Literaturverzeichnis .....</b>	<b>57</b>
<b>8 Anhang.....</b>	<b>69</b>
8.1 Eingereichte Publikationen .....	69
8.2 Überblick zum eigenen Beitrag .....	69
8.3 Deutsche Zusammenfassungen .....	71
Publikation 1 (Kap. 8.4) .....	71
Publikation 2 (Kap. 8.5) .....	72
Publikation 3 (Kap. 8.6) .....	73
Publikation 4 (Kap. 8.7) .....	74
Publikation 5 (Kap. 8.8) .....	74
8.4 Publikation 1 .....	76
8.5 Publikation 2 .....	100
8.6 Publikation 3 .....	127
8.7 Publikation 4 .....	136
8.8 Publikation 5 .....	149
8.9 Akademischer Werdegang.....	208
8.10 Tafeln .....	211

## Kurzfassung

Für die Analyse klimagesteuerter terrestrischer und mariner Ökosystemdynamik im Spätglazial und Holozän des Ägäisraums wurden terrestrische (Pollen und Sporen) und marine Palynomorphe (organischwandige Dinoflagellatenzysten) aus einem marinen Kern des Berg-Athos-Beckens hochauflösend (d.h. in einer zeitlichen Auflösung zwischen ~30 und ~200 Jahren) untersucht. Darüber hinaus wurden Pollen und Sporen eines terrestrischen Kerns aus dem Drama-Becken (nördliches Hinterland der Ägäis) analysiert. Neben der qualitativen Analyse wurden mit Hilfe der Technik der modernen Analoge quantitative Rekonstruktionen der Paläotemperaturen und -niederschläge im terrestrischen Raum vorgenommen. Für den marinen Kern wurden außerdem Sedimenthelligkeit, Sauerstoffisotopie und magnetische Suszeptibilität untersucht. Über die Entwicklung eines konsistenten Altersmodells für beide Kerne konnten Aussagen über eine regionale, klimagesteuerte Differenzierung zwischen der Vegetationsentwicklung im Küstenbereich und der Vegetationsentwicklung in intramontanen Ökosystemen getroffen werden.

Während des Pleniglazials (~21 ka bis ~14,7 ka BP) herrschten im nördlichen Ägäisraum kühle und vor allem trockene Bedingungen vor. Offen liegende Schelfflächen wurden von einer *Pinus*-dominierten Vegetation besiedelt, bis der Schelf während des anschließenden Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplexes (~14,7 ka bis ~12,7 ka BP) durch den Schmelzwasserpuls MWP-1A überflutet wurde. Während des Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplexes herrschten im nördlichen Ägäisraum etwas humidere Bedingungen als während des Pleniglazials. In der anschließenden Jüngeren Dryas (~12,7 ka bis ~11,7 ka BP) war das Klima hingegen mindestens ebenso arid und die Oberflächenwassertemperaturen in der Nordägäis fast ebenso gering wie während des Pleniglazials. Das lokale Klima im Drama Becken war von ~21 ka BP bis zum Ende der Jüngeren Dryas generell trockener als die allgemeinen Klimabedingungen im nördlichen Ägäisraum.

Die Vegetationsentwicklung im nördlichen Ägäisraum wurde während des Spätquartärs vor allem durch die zur Verfügung stehende Feuchtigkeit gesteuert. Auch nach der Jüngeren Dryas war die Humidität im Ägäisraum zu gering, um eine Wiederbewaldung zu ermöglichen, wie sie in Mitteleuropa und dem westlichen Mittelmeergebiet bereits ab ~11,6 ka BP stattfand. Ein Vegetationsrückschlag um ~11,0 ka BP korreliert mit der aus Mitteleuropa bekannten präborealen Oszillation bzw. dem 11,2-ka-Klimaereignis. Die holozäne Wiederbewaldung setzte im östlichen Ägäisraum erst ab 10,2 ka BP ein; sie wurde durch einen sukzessiven Anstieg der Winterniederschläge von ~225 auf über ~300 mm/Jahr ermöglicht. Sowohl dieser Anstieg der Winterniederschläge als auch ihr Rückgang nach 7,0 ka BP sind eng mit der Ablagerung des Sapropels S1 (zwischen ~9,6 ka und ~7,0 ka BP) verknüpft. Die relativ humiden und milden Winterbedingungen während der Ablagerung des S1 wurden von durch Vegetationsrückschläge dokumentierten, kurzfristigen Klimaereignissen bei ~9,3 ka, ~8,7 ka, ~8,2 ka und ~7,6 ka BP unterbrochen. Diese kurzfristigen Klimaereignisse gehen mit Unterbrechungen bzw. Abschwächungen der S1-Bildung einher. Besonders ausgeprägt ist der regionale Ausdruck des 8,2-ka-Ereignisses,

welches für die am stärksten ausgeprägte und auch aus anderen Bereichen des östlichen Mittelmeers überlieferte Unterbrechung des S1 zwischen ~8,4 ka und ~8,0 ka verantwortlich zeichnet. Während der Bildung des S1 wurde die Klimaentwicklung im Ägäisraum generell weniger vom Klimasystem der hohen Breiten beeinflusst als vielmehr vom Monsunsystem der niederen Breiten. Allerdings war die Intensität des Sibirischen Hochs während des frühen Holozäns und nach dem S1-Intervall ein wichtiger Faktor für das Winterklima.

Auch während des Holozäns wurden Klimaschwankungen im Drama-Becken deutlicher von der lokalen Vegetation reflektiert als von der Vegetation des nördlichen Ägäisraums im Allgemeinen. So wirkte sich z.B. das 8,2-ka-Ereignis sehr stark auf die Vegetationsentwicklung im Drama Becken aus; es verursachte einen Rückgang der Sommer- und Wintertemperaturen um mehr als 3° C. Dieser starke Temperatureinbruch ist auf lokale mesoklimatische Effekte zurückzuführen. Die Vegetation in den Randbereichen der Ägäis erfuhr weitere Rückschläge bei ~6,5 ka, ~5,6 ka und ~4,3 ka BP. Die Einbrüche bei ~5,6 ka und ~4,3 ka BP sind mit rapiden Klimaänderungen in großen Teilen der Nordhemisphäre korrelierbar, die ebenso wie die Jüngere Dryas und das 8,2-ka-Klimaereignis Einfluss auf Hochkulturen in Nordostafrika und im Mittleren Osten hatten. Die aus dem Holozän überlieferten Klimadaten machen deutlich, dass dieser Zeitraum von einer weitaus stärkeren Klimavariabilität geprägt wurde als noch bis vor kurzem angenommen.

**Abstract**

To unravel the climate-driven dynamics of terrestrial and marine ecosystems in the Aegean region during the Lateglacial and Holocene, terrestrial (pollen and spores) and marine (organic-walled dinoflagellate cysts) palynomorphs from a marine core from the Mount Athos Basin (Northern Aegean Sea) were analyzed in a temporal resolution of ~200 to ~30 years. These analyses were complemented by sediment lightness, oxygen isotope and magnetic susceptibility measurements. Furthermore, pollen and spores from a terrestrial core from the Drama Basin (northern borderlands of the Aegean Sea) were examined. Quantitative temperature and precipitation reconstructions were carried out using the modern analogues technique. Based on the development of a consistent age model for both cores, a spatially differentiated reconstruction of the vegetation dynamics in coastal settings and in intramontane ecosystems could be achieved.

During the Pleniglacial (~21 kyr to ~14.7 kyr BP), the Aegean region was under the influence of cool and dry conditions. Exposed shelf areas were colonized by a *Pinus*-dominated vegetation until their flooding (notably through meltwater pulse MWP-1A) in the course of the Meiendorf-Bølling-Allerød interstadial complex (~14.7 kyr to ~12.7 kyr BP). During the Meiendorf-Bølling-Allerød interstadial complex, climate conditions were more humid than during the Pleniglacial. A pronounced climatic setback is registered for terrestrial environments during the Younger Dryas (~12.7 kyr to ~11.7 kyr BP) when conditions were nearly as arid and cold as during the Pleniglacial. Surface-water temperatures in the northern Aegean Sea also decreased markedly during that time. The local climate in the Drama Basin was generally dryer than in the greater northern Aegean Region from ~21 kyr BP until the end of the Younger Dryas.

Vegetation dynamics in the northern Aegean Region were more driven by the available humidity than by temperature. After the Younger Dryas, when the Holocene reforestation started in Central Europe, humidity in the Aegean region was still insufficient to support reforestation. Tree populations even declined around ~11.0 kyr BP; this vegetation setback correlates with, but is more strongly pronounced than the preboreal oscillation known from Central Europe. Holocene reforestation did not start before ~10.2 kyr BP when winter precipitation successively increased from ~225 to ~300 mm/year. This increase and also a winter precipitation decrease after ~7.0 kyr BP is closely related with the formation of Sapropel S1 in the Aegean Sea (between ~9.6 kyr and ~7.0 kyr BP). The relatively humid winter conditions during S1 formation were interrupted by short-term climate setbacks at ~9.3 kyr, ~8.7 kyr, ~8.2 kyr, and ~7.6 kyr BP, which are documented by declines in thermophilous tree pollen. These climate setbacks are coeval with a weakening or interruption of S1 formation. The regional imprint of the 8.2-kyr climatic event is particularly strongly pronounced. This event caused the strongest interruption of S1 formation from ~8.4 to ~8.0 kyr BP. During S1 formation, the climate dynamics in the Aegean Region were less strongly influenced by the climate systems of the higher latitudes, but also bear a signature of the monsoonal system of the lower latitudes. However, the intensity of the Siberian High was an

important factor in controlling winter climate conditions in the northern Aegean Region during the Early Holocene and after the S1 interval.

Climate dynamics were more clearly reflected by the vegetation of the Drama Basin than by the vegetation in the northern Aegean Region in general. The 8.2-kyr-climate-event e.g. had a major influence on the vegetation dynamics in the Drama Basin and caused a decline in winter and summer temperatures by more than 3° C. This can be explained by local mesoclimatic effects. The vegetation in the borderlands of the Aegean Sea experienced further setbacks around ~6.5 kyr, ~5.6 kyr and ~4.3 kyr BP. The setbacks around ~5.6 kyr and ~4.3 kyr BP can be correlated with climate setbacks known from other regions in the Mediterranean region, which had great influence on human cultures in north-eastern Africa and in the Middle East. The climate data from the Holocene show that the climate during this time interval was much more variable than previously presumed.

## **Vorwort**

Prof. Dr. Jörg Pross (Institut für Geowissenschaften der Universität Frankfurt) und Prof. Dr. Gerhard Schmiedl (Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Hamburg) danke ich für die Vergabe und Begutachtung der Dissertationsarbeit sowie für die engagierte Betreuung. Beide standen jederzeit und unermüdlich für fachliche Diskussionen und manchen Rat zur Verfügung.

Dr. Ulrich Müller und Dr. Bas van de Schootbrugge von der „Paleoenvironmental Dynamics Group“ am Institut für Geowissenschaften der Uni Frankfurt danke ich für die regen fachlichen Diskussionen und viele hilfreiche Hinweise. Dr. Ulrich Müller führte mich außerdem zu Beginn meiner Arbeit mit viel Geduld in die Analyse terrestrischer Palynomorpher und in die Vegetations- und Klimaentwicklung Europas ein. Die Arbeit in dieser dynamischen Gruppe hat mir viel Freude bereitet!

Den Herren Prof. Dr. Wolfgang Oschmann und Prof. Dr. Eberhard Gischler möchte ich stellvertretend für alle Mitglieder der Facheinheit Paläontologie am Institut für Geowissenschaften in Frankfurt für die angenehme Arbeitsatmosphäre danken, und außerdem für die regelmäßigen anregenden Unterhaltungen am Mittagstisch. Von nahezu unschätzbarem Wert war die Unterstützung von Frau Anhalt bei vielen organisatorischen Fragen. Dr. Rainer Petschick und Wolfgang Schiller halfen beim Lösen von (Rechner-)technischen Problemen.

Dr. Hartmut Schulz (Institut für Geowissenschaften der Universität Tübingen) leistete gerade im Anfangsstadium der Dissertation ebenfalls Betreuungsarbeit und führte mich in die Analyse mariner Sedimente ein.

Ich danke den Hilfswissenschaftlern und technischen Angestellten an den Instituten für Geowissenschaften der Universitäten Frankfurt und Tübingen und an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Hohenheim, die einen Teil der palynologischen Proben aufbereitet haben. Stellvertretend möchte ich Susan Anderko, Nadja Küppermann, Hannes Knapp, Susanne Liner und Ruben Siedner nennen.

Dr. Ian T. Lawson (School of Geography, Universität Leeds) sowie Dr. Odile Peyron, Amandine Bordon und Isabelle Dormoy (alle Laboratoire de Chrono-Ecologie der Universität Franche-Comté) danke ich für die fruchtbare Zusammenarbeit an einigen der mit dieser Arbeit vorgelegten Publikationen.

Dank schulde ich auch den gastfreundlichen Mitgliedern der Arbeitsgruppe von Prof. Andy Lotter (Universität Utrecht). Besonders hervorheben möchte ich hier Prof. Dr. Henk Brinkhuis, Dr. Francesca Sangiorgi und Gianluca Marino, die mit mir die Taxonomie organischwandiger Dinoflagellatenzysten diskutiert haben.

Tanja Kuhnt und Yvonne Hamann (Institut für Geophysik und Geologie der Universität Leipzig) waren stets zu Diskussionen der hydrographischen und klimatischen Entwicklung in der Ägäis bereit. Beide stellten mir außerdem ihre sedimentologischen und Foraminiferen-Daten zur Verfügung. Großen Dank dafür!

Mein Dank gilt ferner Dr. Oliver Friedrich (National Oceanography Centre, Southampton), der mich gerade in der schwierigen Anfangsphase meiner Arbeit immer

wieder motiviert und aufgemuntert hat. Der für diese Arbeit so wichtige Kern GeoTü SL152 wurde während der Fahrt M51/3 der FS Meteor (Fahrtleiter: Prof. Dr. Christoph Hemleben) genommen. Daher möchte ich hier auch der Besatzung und den Wissenschaftlern dieser Ausfahrt danken. Dr. Ralf Schiebel (National Oceanography Centre, Southampton) stellte mir dankenswerter Weise Isotopendaten aus dem Kern GeoTü SL152 zur Verfügung.

Meine Eltern und meinen Schwiegereltern haben mich während der Arbeit in vielfältiger Weise unterstützt (moralisch, finanziell und nicht zuletzt in Naturalien). Meine Schwiegereltern hatten außerdem jederzeit ein Zimmer frei, wenn eine Dienstreise in Richtung Tübingen von Nöten war. Herzlichen Dank!

Meine Frau Steffi musste oft genug Phasen drohenden Irrsinns meinerseits ertragen. Gerade im letzten Jahr der Dissertation blieb nicht einmal Zeit für mehr als drei Wochenendurlaube. Herzlichen Dank für die Geduld, die Motivation und die immerwährende Unterstützung!

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte diese Arbeit im Rahmen des Projekts Pr 651/6-1, weitere Gelder stellte die Universität Frankfurt zur Verfügung. Die Herrmann-Wilkomm-Stiftung finanzierte eine Tagungsreise.



### 1 Einleitung und Zielsetzung

Die in den vergangenen Jahren oft oberflächliche Darstellung des „Klimawandels“ durch die Massenmedien erweckt bei vielen Menschen den Eindruck, dass die Klimaparameter ohne einen anthropogenen Einfluss mehr oder weniger konstant blieben. Dabei wird die Tatsache, dass über die gesamte Dauer der Erdgeschichte eine natürliche Klimavariabilität bestand, stark vernachlässigt. Diese Variabilität wird etwa durch Änderungen der Erdbahnparameter, Schwankungen der solaren Aktivität, plattentektonische Prozesse, Änderungen in der Land-See-Verteilung und biotische Faktoren gesteuert. Für Prognosen der zukünftigen Klimaentwicklung ist es von entscheidender Bedeutung, die natürlichen klimabeeinflussenden Faktoren von den anthropogenen unterscheiden zu können (z.B. IPCC-Bericht 2001, 2007).

Der Einfluss natürlicher Klimaschwankungen während des Spätglazials und des Holozän auf frühe menschlichen Kulturen wurde in den vergangenen Jahren zunehmend erkannt (z.B. deMenocal 2001, Weiss & Bradley 2001, Staubwasser & Weiss 2006, Haug et al. 2003). So gilt mittlerweile als gesichert, dass die kurzfristig einsetzenden Kälte- bzw. Trockenheitsphasen der Jüngeren Dryas (z.B. Andrews et al. 1995, Brauer 1999, Renssen et al. 2000, Broecker 2006) und des 8,2-ka-Klimaereignisses (z.B. Alley & Agústsðóttir 2005, Rohling & Pälike 2005, Ellison et al. 2006) zu drastischen soziokulturellen Umwälzungen führten. Die mit der Jüngeren Dryas einhergehenden, trockenheitsbedingten Vegetationsänderungen in Südwestasien veranlassten die Bevölkerung des Natufien, sich von einer Lebensweise als Jäger und Sammler auf die Verarbeitung von Wildgetreiden umzustellen (Belfer-Cohen 1991, Bar-Yosef 2000, Weiss & Bradley 2001). Die abrupte Klimaverschlechterung vor 8,2 ka führte zu Siedlungsbewegungen in Kleinasien, die möglicher Weise die Neolithisierung SE-Europas auslösten (Weiss & Bradley 2001, Weninger et al. 2006). Auch im jüngeren Holozän traten mindestens zwei Phasen abrupter Klimaveränderungen mit weitgehenden soziokulturellen Folgen auf. Der Untergang der Uruk-See-Gesellschaft im heutigen Irak korreliert zeitlich und ursächlich mit der mehrere Jahrhunderte andauernden Trockenheitsphase zwischen ~5,6 ka bis ~5,2 ka BP (z.B. Weiss & Bradley 2001). In gleicher Weise sind der Kollaps des Akkadischen Königreiches (z.B. Weiss et al. 1993, Cullen et al. 2000) und der Untergang des alten ägyptischen Königreiches (z.B. Krom et al. 2002) mit der Trockenphase um ~4,3 ka bis ~4,0 ka BP verknüpft.

Ein Verständnis der oben aufgeführten natürlichen kurzfristigen Klimavariabilität während des Spätglazials und des Holozän ist erforderlich, um die Klimasensibilität terrestrischer und mariner Ökosysteme zu verstehen und somit auch ihre Konsequenzen für die Menschheit abschätzen zu können. Übergeordnetes Ziel der vorliegenden Arbeit ist es deshalb, zu einem besseren Verständnis der Auswirkungen kurzfristiger Klimaänderungen auf marine und terrestrische Primärproduzenten beizutragen. Der Fokus liegt dabei auf der Identifikation kurz- und mittelfristiger Klimaereignisse innerhalb der vergangenen 20 ka.

Der östliche Mittelmeerraum ist für derartige Untersuchungen wegen seiner vermittelnde Lage im Grenzbereich des nordatlantischen Klimasystems der hohen Breiten

und des monsunale beeinflussten Klimasystems der niederen Breiten hervorragend geeignet. Zusätzlich werden hier Klimasignale durch den Randmeercharakter der Region verstärkt (Schilman et al. 2001, Rohling et al. 2002). Die langfristige spätglaziale und holozäne Klima- und Umweltentwicklung des östlichen Mittelmeerraumes ist sowohl für den marinen (z.B. Kuhnt et al. 2007) als auch für den terrestrischen Bereich (z.B. Cheddadi & Rossignol-Strick 1995a; Mommersteeg et al. 1995; Allen et al. 1999; Geraga et al. 2005) recht gut bekannt. Während für den marinen Bereich bereits Nachweise für die Auswirkungen kurzfristiger Klimaereignisse vorliegen (z.B. Rohling et al. 2002, Sperling et al. 2003), fehlen für terrestrische Ökosysteme bislang hochauflösende Klimadaten mit verlässlicher Alterskontrolle, die eine Analyse kurzfristiger Ereignisse ermöglichen könnten.

Um eine direkte Korrelation klimagesteuerter terrestrischer und mariner Ökosystemdynamik zu erhalten, wurden terrestrische (Pollen und Sporen) und marine Palynomorphe (Dinoflagellatenzysten) aus einem marinen Kern des Berg-Athos-Beckens (Nordägäis) hochauflösend untersucht. Im Gegensatz zur Normalsituation im östlichen Mittelmeer, wo Palynomorphen-Vergesellschaftungen durch Oxidation nur schlecht erhalten sind (Cheddadi & Rossignol-Strick 1995b, Zonneveld et al. 2001), ist hier der sedimentäre Eintrag hoch genug, um eine gute Erhaltung von Palynomorphen zu gewährleisten. Gleichzeitig ermöglichen die hohen Sedimentationsraten eine besonders hohe zeitliche Auflösung der Untersuchungen. Zusätzlich zu den palynologischen Analysen aus dem Berg-Athos-Becken wurden Pollen und Sporen eines terrestrischen Kerns aus dem Drama-Becken im nördlichen Hinterland der Ägäis analysiert. Dies erlaubt Aussagen über eine regionale, klimagesteuerte Differenzierung zwischen der Vegetationsentwicklung im Küstenbereich und der Vegetationsentwicklung in intramontanen Ökosystemen.

### 2 Stand der Forschung

Die langfristige Klima- und Ökosystementwicklung während des vergangenen Interglazials und Glazials (Marine Isotopenstadien [MIS] 5e bis 2) ist aus einer Vielzahl mariner und terrestrischer Klimaarchive bereits gut verstanden (z.B. McManus et al. 1999, Tzedakis et al. 2003, Martrat et al. 2004, Greenland Ice Core Project Members 2004, Brauer et al. 2007, vgl. Abb. 2.1). Die Entwicklung vom vergangenen Spätglazial bis zur Gegenwart wurde an Hand von Archiven aus den unterschiedlichsten Regionen und Latituden, z.B. den nördlichen Breiten (z.B. North Greenland Ice Core Project Members 2004), den mittleren Breiten (z.B. Brauer et al. 2007, Wollenburg et al. 2007), den Tropen (z.B. Thompson et al. 2006) und der Antarktis (z.B. Steig et al. 2000) untersucht. Wichtige Archive stellten dabei etwa Eisbohrkerne (z.B. North Greenland Ice Core Project Members 2004, Thompson et al. 2006), marine Bohrkerne (z.B. Sirocko et al. 1993, Bond et al. 1997, Wollenburg et al. 2007, Kuhnt et al. 2007), terrestrische Bohrkerne (z.B. Wijmstra 1969, Litt et al. 2001, Lawson et al. 2004, 2005, Brauer et al. 2007), Speläotheme (z.B. Bar-Matthews et al. 2003, Vacco et al. 2005, Kelly et al. 2006), Baumringe (z.B. Karlén & Kuylentierna 1996, Schaub et al. 2005) und Korallenskelette (Felis et al. 2004, Morimoto et al. 2007) dar. Für einige dieser Archive (z.B. Grönland-Eiskerne; North Greenland Ice Core Project Members 2004) liegen bereits hochauflösende Datensätze vor, andere (z.B. viele terrestrische und marine Archive) wurden hingegen allenfalls in einer mehrhundertjährigen Auflösung analysiert. Somit ist die mittelfristige Klima- und Ökosystementwicklung während des Spätglazials und des Holozäns gut untersucht. Die Analyse kurzfristiger Entwicklungen trat erst in jüngster Zeit in den Fokus des wissenschaftlichen Interesses (z.B. Mayewski et al. 2004, Rohling & Pälike 2005, Arz et al. 2006). Sie zeigte, dass speziell das Holozän, das klassischer Weise als ein Intervall sehr stabiler Klimabedingungen betrachtet wurde, von einer deutlichen Klimavariabilität geprägt ist. Die Ursachen und raumzeitlichen Muster dieser Variabilität sind bis heute nur ungenügend verstanden. Bei der folgenden Darstellung des Stands der Forschung liegt der Schwerpunkt auf der spätglazialen und holozänen Klimaentwicklung in der Ägäisregion, wo Klimasignale sowohl der hohen als auch der niederen Breiten in terrestrischen und marinen Archiven aufgezeichnet werden (z.B. Digerfeldt et al. 2000, Rohling et al. 2002, Bar-Matthews et al. 2003, Lawson et al. 2004, Geraga et al. 2005, Ehrmann et al. 2007, Kuhnt et al. 2007).

#### 2.1 Glaziale und Interglaziale

Das Oszillieren der Eisbedeckung auf der Nordhemisphäre wird durch Insolationsänderungen forciert, die von den durch Milankovic (1920) erstmals beschriebenen orbitalen Zyklen (Exzentrizität, Obliquität, Präzession) verursacht werden. Seit ~1,0 ma BP treten im stetigen Wechsel mit Intervallen mit besonders kaltem Klima (Glaziale) rund alle 100 ka besonders intensive Warmphasen (Interglaziale) auf. Diese können als partielle Analogien für das Holozän dienen und daher Aussagen über die zukünftige

Klimaentwicklung gestatten. Sie ermöglichen außerdem die Identifikation des anthropogenen Einflusses im aktuellen Interglazial (Kukla et al. 2002, Ruddiman 2005, Müller & Pross im Druck). Allerdings kann kein vergangenes Interglazial als perfekte Analogie für das gegenwärtige dienen: Zum einen bestand seit dem Pliozän nie eine Kombination der orbitalen Zyklen, die mit der des Holozäns identisch gewesen wäre, zum anderen schließt der Einfluss der nicht-orbital gesteuerten klimabestimmenden Faktoren eine vollständige Analogie aus. Dementsprechend wichtig ist die Analyse holozäner Klimavariabilität und des Übergangs vom jüngsten Glazial zum gegenwärtigen Interglazial.

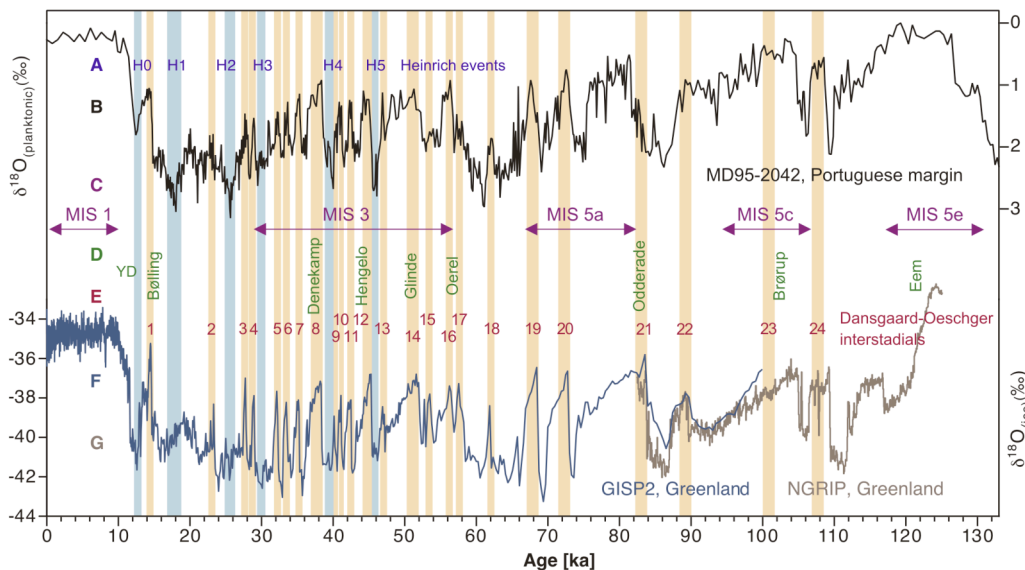


Abb. 2.1. Lang- bis kurzfristige Klimavariabilität während der vergangenen ~130 ka, dargestellt an den Variationen in den  $\delta^{18}\text{O}$ -Werten planktischer Foraminiferen im marinen Kern MD95-2042 vor Portugal (B; Shackleton et al. 2000) und in der  $\delta^{18}\text{O}$ -Zusammensetzung im GISP2-Eiskern (F; Grootes & Stuiver 1997) und NGRIP-Eiskern, Grönland (G; North Greenland Ice Core Project Members 2004). Blaue Balken: Heinrich-Ereignisse (A; z.B. Cacho et al. 1999; Shackleton et al. 2000). Violett: Marine Isotopenstadien (C). Grün: Chronostratigraphie bzw. europäische Interstadiale (D). Rote Balken: Dansgaard-Oeschger-Ereignisse (E). Die Chronologie von Kern MD95-2042 basiert auf einer Korrelation mit dem GISP2-Eiskern und radiometrischen Altern von Intervallen stabilen Meeresspiegels. Nach Dansgaard et al. (1993), Lowe & Walker (1998), Tzedakis et al. (2002) und Martrat et al. (2004).

Der östliche Mittelmeerraum diente während glazialer Phasen, so auch während des letzten Glazials, als Refugium für wärmeliebende Landpflanzen (z.B. Tzedakis et al. 2002). Aus diesem Grund gibt es hier kaum Verzögerungen der Vegetationsreaktion auf Klimaschwankungen (vgl. Abb. 2.2). Dementsprechend ist dieses Gebiet für zeitlich hochauflösende, vegetationsbasierte Klimauntersuchungen besser geeignet als Mitteleuropa, obwohl mitteleuropäische Klimaarchive bislang im Allgemeinen hochauflösender untersucht wurden (z.B. Litt et al. 2001, 2003, Müller et al. 2005).

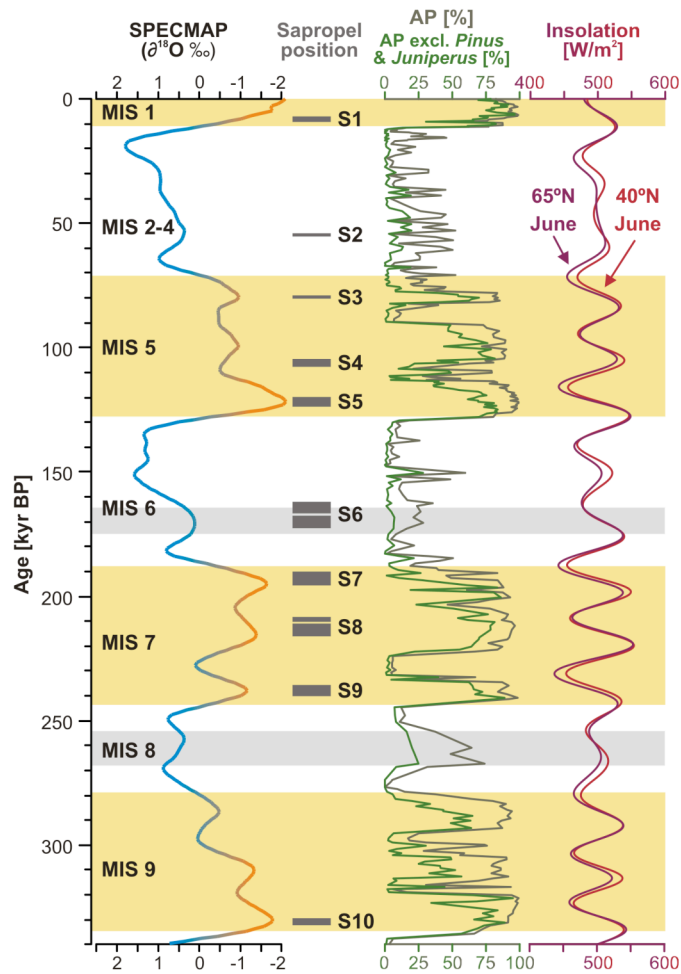


Abb. 2.2. SPECMAP-Kurve als Proxy für das globale Eisvolumen (Imbrie et al. 1984), Sapropelle im östlichen Mittelmeer (Schmiedl et al. 1998), Baumpollen-Anteile im Pollenprofil von Tenaghi Philippon (Wijmstra 1969, Wijmstra & Smit, 1976, Tzedakis et al. 2003) und Insolationen (Berger 1978, Berger & Loutre 1991) für die vergangenen 340 ka. Gelbe Balken markieren die marinen Isotopenstadien 1, 5, 7 und 9. Nach Tzedakis et al. (2003), Martrat et al. (2004) und Pross et al. (2007).

Eine Besonderheit im östlichen Mittelmeer ist die orbital gesteuerte, regelmäßige Ablagerung von dunklen Sedimenten mit hohem Gehalt an organischem Kohlenstoff (Sapropelle, z.B. Rohling 1994, Cramp & Sullivan 1999). Erhöhte Insolation auf der Nordhemisphäre (vgl. Abb. 2.2) und die damit verbundene Verschiebung der intertropischen Konvergenzzone (ITCZ) nach Norden bewirken einen verstärkten und nach Norden verlagerten Monsun (z.B. Rossignol-Strick 1983, Rohling 1994, Ruddiman 2001). Dies führt zu einer größeren Süßwasserzufuhr über den Nil in das östliche Mittelmeer. Der östliche Teil des östlichen Mittelmeers ist für die Bildung des mediterranen Zwischenwassers besonders wichtig. Hier erreicht das von Westen einströmende Oberflächenwasser auf Grund der durch Evaporation ständig ansteigenden Salinität einen solchen Auftriebsverlust, dass es absinkt und das hochsaline Zwischenwasser bildet (z.B. Wüst 1960, Rohling 1994). In den

Wintermonaten wird dieser Vorgang durch die Abkühlung des Oberflächenwassers noch verstärkt (z.B. Ruddiman 2001). Dieser Mechanismus wird durch einen erhöhten Süßwasserausfluss des Nils gestört. Das Ergebnis ist eine Stratifizierung der Wassersäule und eingeschränkte Zwischen- und Tiefenwasserbildung (z.B. Rossignol-Strick 1983, Rohling 1994, Cramp & O'Sullivan 1999; Abb. 2.3).

Seit dem Miozän kam es in der Regel etwa alle 21 ka, während oder kurz nach einem Insolationsmaximum auf der Nordhalbkugel, zur Ablagerung von Sapropelen im östlichen Mittelmeer (z.B. Rohling 1994, Emeis et al. 2000). Dabei wurden Sapropelen nicht nur unter interglazialen, sondern auch unter glazialen Rahmenbedingungen abgelagert (Rossignol-Strick et al. 1998, Emeis et al. 2000; vgl. Abb. 2.2). Allerdings führten nicht alle Insolationsmaxima zur Ausbildung von Sapropelen (z.B. Emeis et al. 2000). So folgt auf schwach ausgeprägte Maxima oft keine Sapropelablagerung (vgl. Abb. 2.2: z.B. Insolationsmaxima bei ~315, ~285 und ~260 ka BP). Das lokale Fehlen einiger Sapropelen (z. B. Sapropel S2) wird durch diagenetische Effekte oder lokal bedingte Unterschiede bei der mit der Sapropelbildung verbundenen Sauerstoffabreicherung erklärt („Geistersapropelen“, z.B. Geraga et al. 2005). Aus dem westlichen Mittelmeer sind Sapropelen selten überliefert, allerdings liegen Nachweise für die zeitgleiche Ablagerung sauerstoffreduzierter Sedimente vor (Stanley 1978).

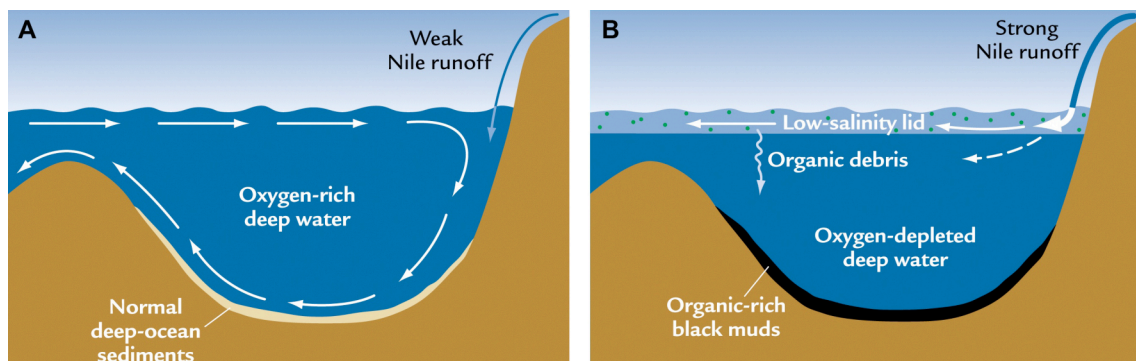


Abb. 2.3. Schema der Zirkulation im Mittelmeer während des Normalmodus und „Sapropel-Modus“. A: Normalmodus: Hochsalines Oberflächenwasser sinkt ab und transportiert gelösten Sauerstoff in tiefere Wasserzonen. Dieser Prozess wird während der Wintermonate aufgrund des Auftriebsverlustes des Oberflächenwassers durch Abkühlung besonders verstärkt. B: „Sapropel-Modus“: Verstärkte monsunale Regenfälle im tropischen Afrika verursachen einen verstärkten Süßwassereintrag vom Nil in das östliche Mittelmeer. Dieser Vorgang führt zur Überschichtung mit geringsalinen Wasser. Das Absinken des Oberflächenwassers wird so verhindert, und das Tiefenwasser wird an Sauerstoff abgereichert. Es kommt zur Ablagerung von Sapropelen. Zumindest während der Ablagerung des Sapropels S1 trug Süßwasserzufuhr aus dem nördlichen Hinterland der Ägäis ebenfalls zu der Überdeckung des östlichen Mittelmeers mit geringsalinen Wassermassen bei (Scrivner et al. 2004, Kotthoff et al. im Druck, Kapitel 8.5). Nach Ruddiman (2001).



## 2.2 Jüngstes Glazial (MIS 5d bis MIS 2)

Das jüngste Glazial wurde von Klimafluktuationen geprägt, die bevorzugt in einem ~1500-jährigen Zyklus auftraten. Diese zyklischen, Dansgaard-Oeschger-Ereignisse genannten Klimaänderungen zeichnen sich durch eine sehr schnelle Erwärmung aus, der eine langsamere Abkühlung folgt (z.B. Grootes et al. 1993; Abb. 2.1). Zwischen dem letzten Interglazial (Eem, MIS 5e) und dem Holozän wurden 24 derartige Ereignisse ermittelt (Abb. 2.1). Sie sind mittlerweile nicht nur aus Grönland-Eiskernen (Dansgaard et al. 1993, Grootes et al. 1993, Meese et al. 1997), sondern auch aus Sedimenten des Nordatlantiks (z.B. Bond et al. 1993), des Arabischen Meers (Schulz et al. 1998) und des westlichen Mittelmeers (z.B. Cacho et al. 1999, Shackleton et al. 2000) bekannt. Als mögliche Ursache für die Dansgaard-Oeschger-Ereignisse werden abrupte Änderungen der thermohalinen Zirkulation im Nordatlantik angesehen. Wenn auch der eigentliche Auslöser für solche Änderungen noch nicht gefunden wurde (Alley et al. 2003), so wird doch vermutet, dass periodische Schwankungen der solaren Aktivität verantwortlich sein könnten (Bond et al. 2001). Möglicherweise liegt dem ~1500-jährigen Zyklus eine Überlagerung der jahrhundertskaligen DeVries-Suess- und Gleissbergzyklen zu Grunde (Braun et al. 2005).

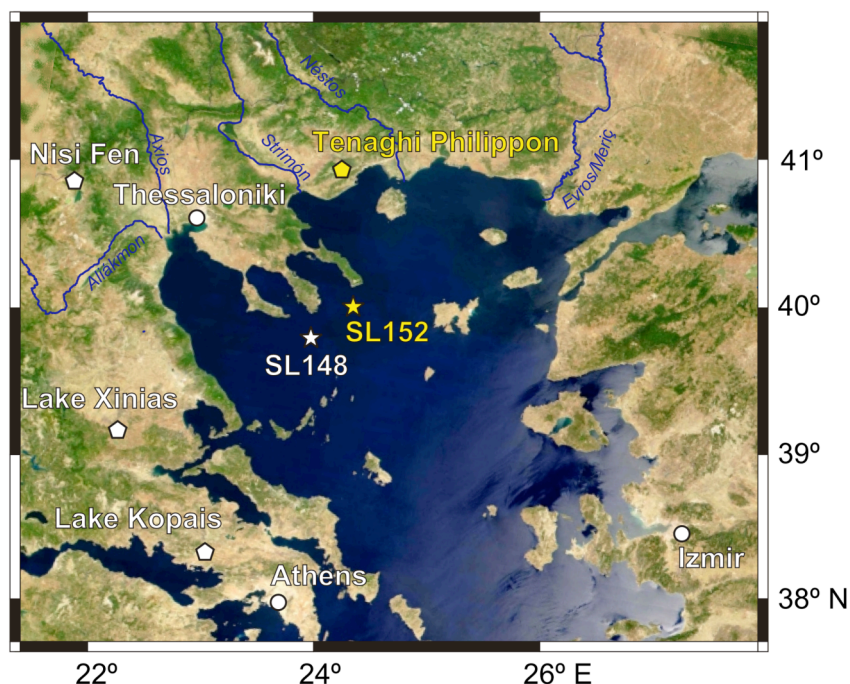


Abb. 2.4. Geographie der nördlichen Ägäisregion mit Lage von im Text erwähnten Klimaarchiven. Gelber Stern: Kern GeoTü SL152; weißer Stern: Kern GeoTü SL148 (z.B. Kuhnt et al. 2007, Ehrmann et al. 2007); gelbes Fünfeck: Tenaghi Philippon (z.B. Wijmstra et al. 1969, Tzedakis et al. 2003); weiße Fünfecke: Lage bereits untersuchter Pollenarchive aus der Ägäisregion (Ioannina: z.B. Lawson et al. 2004; Nisi Fen: Lawson et al. 2005; Kopais: z.B. Okuda et al. 1999, 2001).

Neben den Dansgaard-Oeschger-Ereignissen dokumentieren auch die so genannten Heinrich-Ereignisse die starke Klimavariabilität während des letzten Glazials (Abb. 2.1 A; Bond et al. 1992). Im Gegensatz zu den Dansgaard-Oeschger-Ereignissen handelt es sich hier um kurze, besonders kalte Intervalle, wie sie erstmals von Heinrich (1988) an Hand von durch Eisbergdrift in den Nordatlantik eingetragenen Sedimenten nachgewiesen wurden (z.B. Bond et al. 1992, Broecker 1994). Für die Heinrich-Ereignisse gelten ebenfalls abrupte Änderungen der thermohalinen Zirkulation als wahrscheinliche Ursache (z.B. Vidal et al. 1997).

Die starke Klimavariabilität während des letzten Glazials wird auch in terrestrischen Daten deutlich. So zeigen Pollenprofile aus dem mediterranen Raum (z.B. Tenaghi Philippon, Abb. 2.4; Wijmstra 1969, Wijmstra & Smit 1976, Tzedakis et al. 2003; Abb. 2.2) deutliche Schwankungen des Baumpollenanteils und indizieren damit rapide Klimaänderungen in dieser Region.

### **2.3 Letztes glaziales Maximum und Holozän (MIS 2 bis 1)**

Die Definition des letzten glazialen Maximums (LGM) ist immer noch umstritten, so bezeichnen Svensson et al. (2006) ein anhand der Grönlandeiskerne nachgewiesenes Kälteintervall zwischen ~27,5 und ~23,0 ka BP als LGM. Im Folgenden wird die Bezeichnung LGM hingegen für den Zeitraum zwischen ~23 und ~19 ka BP verwendet (z.B. Mix et al. 2001, Peltier 2005). Die Intensität der Insolation war während dieses Intervalls besonders gering (vgl. Abb. 2.2), gleichzeitig zeigen die  $\delta^{18}\text{O}$ -Werte des GISP2-Eiskerns (Grootes & Stuiver 1997) sehr niedrige Werte, während die  $\delta^{18}\text{O}$ -Werte planktischer Foraminiferen aus dem Atlantik besonders hoch sind (Shackleton et al. 2000). Zur selben Zeit (~21 ka BP) war der eustatische Meeresspiegel ~120 m niedriger als heute (z.B. Lambeck et al. 2002, Peltier 2005). Im Ägäisraum lagen somit die Schelfe offen (Cramp et al. 1988; Aksu et al. 1995; Perissoratis & Conispoliatis 2003, Kotthoff et al. eing.). Sowohl Vegetations- als auch Sedimentdaten weisen auf eine ausgeprägte Trockenheit der Region hin. Die Vegetation in dieser Region wurde von *Pinus* und Steppenelementen dominiert (z.B. Wijmstra 1969, Digerfeldt et al. 2000), und Rekonstruktionen des Seewasserspiegels aus dem Xinius-Klimaarchiv (Abb. 2.4) weisen auf einen Tiefstand während dieses Intervalls hin (Digerfeldt et al. 2000). Im marinen Milieu indizieren Foraminiferen-Daten geringe Wassertemperaturen und eine gute Durchmischung (z.B. Geraga et al. 2005, Kuhnt et al. 2007).

Für die Übergangsphase zwischen dem letzten glazialen Maximum und dem Holozän deuten Pollenprofile in Europa bereits für den Zeitraum zwischen ~14,5 ka BP und ~12,7 ka BP (dem Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplex [MBA-Komplex], z.B. Litt et al. 2001) auf ein deutlich humideres und vermutlich wärmeres Klima als während des LGM hin (z.B. Litt et al. 2001, 2003). Jüngst konnten humidere Bedingungen während des MBA-Komplexes auch im Ägäisraum nachgewiesen werden (Kotthoff et al. eing.). Marine Klimaarchive (z.B. Shackleton et al. 2000) und die grönländischen Eiskerne (z.B. Grootes & Stuiver 1997) indizieren ebenfalls wärmere Temperaturen für diesen Zeitraum (Abb. 2.1). Diese



Erwärmung ist auf die um ~16 ka BP besonders stark ansteigende Insolationsintensität auf der Nordhemisphäre (vgl. Abb. 2.2) zurückzuführen. Mit der Erwärmung ging ein eustatischer Anstieg des Meeresspiegels einher (z.B. Lambeck et al. 2002, Peltier 2005). Eine besonders rapide Meeresspiegelanstiegs-Phase, der Schmelzwasserpuls 1a, setzte um ~14,2 ka BP ein (etwa zeitgleich mit dem Beginn des MBA-Komplexes). Es wird derzeit diskutiert, ob dieser Impuls auf einen partiellen Kollaps der nördlichen Eisschilde oder des Antarktiseisschildes zurückzuführen ist (z.B. Clark et al. 2002, Peltier 2005). Der Schmelzwasserpuls 1a konnte auch in der Ägäis nachgewiesen werden (z.B. Ehrmann et al. 2007).

Im Anschluss an den MBA-Komplex ist in zahlreichen Klimaarchiven weltweit ein plötzlicher Kälteeinbruch zwischen ~12,7 und ~11,7 ka BP aufgezeichnet, die so genannte Jüngere Dryas (Younger Dryas, YD), auch als Heinrich-Ereignis 0 bezeichnet (z.B. Andrews et al. 1995, Brauer et al. 1999, Stuiver & Grootes 2000, Litt et al. 2001, Vacco et al. 2005, Kuhnt et al. 2007, Kotthoff et al. eing.; Abb. 2.1). Als Ursache für den Kälteeinbruch während der YD wird ein rascher Ausfluss von Süßwasser aus dem Agassiz-See (Nordamerika) angenommen, der die thermohaline Zirkulation im Nordatlantik vorübergehend abschwächte (z.B. Broecker 2006). Daneben werden auch Insolationsschwankungen als Auslöser diskutiert (z.B. Renssen et al. 2000). Im östlichen Mittelmeerraum ist die YD sowohl aus marinen Sedimenten (z.B. Geraga et al. 2005, Kuhnt et al. 2007, Ehrmann et al. 2007) als auch aus Speläothemen (Bar-Matthews et al. 2003) nachgewiesen. In terrestrischen Pollenprofilen zeigen der holozänen Wiederbewaldung vorangehende hohe prozentuale Anteile von Steppenelementen, besonders Chenopodiaceen, die YD an (Rossignol-Strick 1995, Kotthoff et al. eing.). Einige Profile indizieren für die YD ein noch trockeneres Klima als während des LGM (Kotthoff et al. eing.).

Nach der YD, etwa zeitgleich mit dem Insolationsmaximum zu Beginn des Holozäns bei ~11,6 ka BP (Abb. 2.2.), zeigen viele Klimaarchive (z.B. Stuiver & Grootes 2000, Litt et al. 2003, Mayewski et al. 2004, Kotthoff et al. eing.) eine rasche und deutliche Klimaerwärmung. In großen Teilen Europas setzt zu diesem Zeitpunkt die holozäne Wiederbewaldung ein (z.B. Litt et al. 2003, Lawson et al. 2004, Jahns 2005). Im östlichen Mittelmeerraum scheint die Wiederbewaldung jedoch um mehrere tausend Jahre verzögert gewesen zu sein (z.B. Bottema et al. 1993, Kotthoff et al. eing.). Da im Ägäisraum die Temperaturen bereits bei 11,6 ka BP anstiegen (Abb. 1.4 L), ist das verzögerte Einsetzen der Bewaldung (Abb. 2.5 M) vermutlich auf mangelnde Niederschläge zurückzuführen (Kotthoff et al. eing., im Druck; vgl. Kap. 8.4, 8.5).

Auch das frühe Holozän war durch eine starke Klimadynamik geprägt (Alley et al. 2003, Mayewski et al. 2004). Abb. 2.5 bietet einen Überblick dieser Dynamik während der letzten 11,3 ka und macht deutlich, dass es während dieses Zeitintervalls mehrere rapide Klimaveränderungen gab (Alley et al. 2003, Mayewski et al. 2004, Rohling & Pälike 2005).

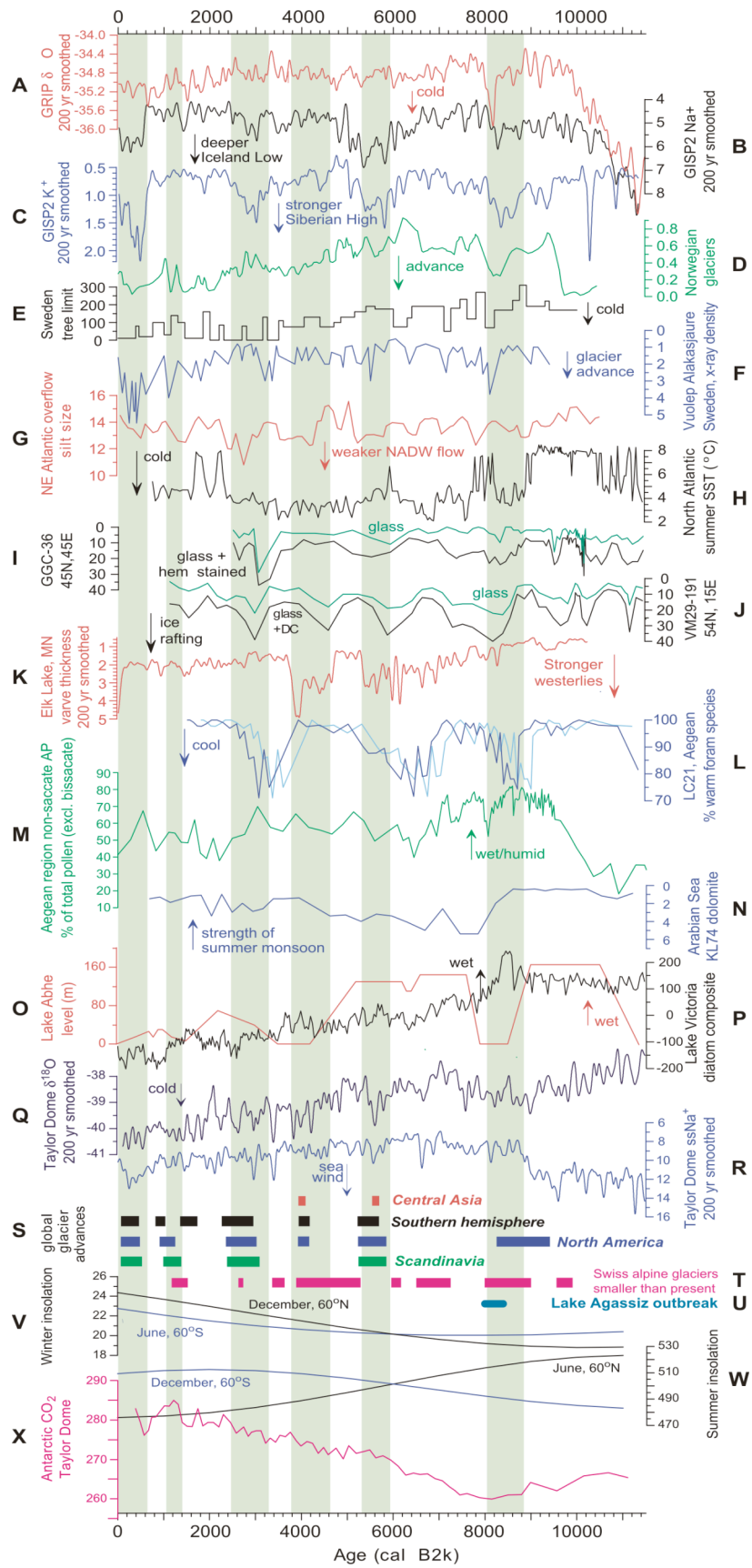
Ein im Vergleich zur YD kurzfristiger Klimarückschlag ist die anhand der Grönland-Eiskerne für ~11,2 ka BP nachgewiesene präboreale Oszillation (z.B. North Greenland Ice Core Project Members 2004, Rasmussen et al. 2007, Hoek & Bos 2007). Sie korreliert vermutlich mit der aus niederländischen Archiven überlieferten Rammelbeek-Phase (bei

~11,35 ka BP; z.B. Bos et al. 2007). Ein etwa zeitgleicher Rückschlag wurde in weiteren europäische Klimaarchiven nachgewiesen (z.B. Magny et al. 2007). Als mögliche Ursachen für die präboreale Oszillation werden z.B. mehrere Schmelzwasserpulse zwischen 11,3 und 11,1 ka BP oder eine verringerte solare Aktivität vermutet (Magny et al. 2007).

Im östlichen Mittelmeerraum (Abb. 2.4) führte die intensivierete Insolation auf der Nordhemisphäre (~16 ka bis ~6 ka BP) zur Sedimentation des Sapropels S1 zwischen ~9,5 und ~6,5 ka BP. Die anoxischen Sedimente des S1 weisen ein besonders gutes Erhaltungspotential für organischwandige Mikrofossilien auf (z.B. Cheddadi & Rossignol-Strick 1995b, Rutten et al. 1999, Zonneveld et al. 2001). Neuere Untersuchungen zeigen, dass die Süßwasserzufuhr über den Nil allein nicht ausreichend gewesen sein kann, um eine Stratifizierung des gesamten östlichen Mittelmeers zu verursachen (Scrivner et al. 2004). Niederschläge in den nördlichen Randbereiche der Ägäis waren ebenfalls ein wichtiger Faktor für die Bildung des S1 (z.B. Kotthoff et al. im Druck; Kapitel 8.5). Süßwassereinfluss aus dem Marmarameer spielte nach Sperling et al. (2003) hingegen keine wichtige Rolle.

Abb. 2.5. Paläoklimaproxies und Klimafaktoren, nach Breitengraden angeordnet (von oben bei Norden beginnend). Graue Bänder markieren Phasen rapider Klimaschwankungen. A: Gauss-geglättete (200 Jahre) GRIP  $\delta^{18}\text{O}$  (‰)-Werte als Temperaturproxy (Johnsen et al. 1992). B: Gauss-geglättete (200 Jahre) GISP2  $\text{Na}^+$ -Ionen-Werte (ppb) als Proxy für die Intensität des Island-Tiefs (Mayewski et al. 1997). C: Gauss-geglättete (200 Jahre) GISP2  $\text{K}^+$ -Ionen-Werte (ppb) als Proxy für die Intensität des Sibirischen Hochs (Mayewski et al. 1997). D: Record der Vorstöße norwegischer Gletscher (Nesje et al. 2001). E: Veränderung der Höhe der Baumgrenze in Schweden (in Relation zur Gegenwart; Karlén & Kuylenstierna 1996). F: Röntgen-Dichtemessungen (relative Skala steigender Dichte) von Sedimenten im Vuolep-Alakasjaure-See, Nordschweden. G: Tiefenwasserströmungsgeschwindigkeit im Nordost-Atlantik, ermittelt anhand von Silt-Partikeln (10-64 m) für Kern NEAP-15K mit Gauss-Interpolation (300-Jahre-Fenster; Bianchi & McCave, 1999). H: Oberflächenwassertemperaturen im Sommer (°C) für den Nordatlantik (Irminger See) an Hand einer Transfer-Funktion für planktische Foraminiferen (Mayewski et al. 2004). I: Häufigkeit von Partikeln vulkanischen Glases und Hämatit-haltigen Körnern im Kern GGC-36 von 45°N, 45°W (Bond et al. 1997, 1999). J: Häufigkeit von Partikeln vulkanischen Glases und Hämatit-haltigen Körnern im Kern VM29-191 von 54°N, 15°W (Bond et al. 1997). K: Gauss-geglätteter (200 Jahre) Record der Warven-Mächtigkeit (mm) im Elk Lake (Minnesota, USA; Bradbury et al. 1993). L: Relative Häufigkeit (%) planktischer Foraminiferenarten mit Anpassung an warmes Wasser aus dem Kern LC21, Ägäis (Rohling et al. 2002). M: Relative Häufigkeit (%) nicht-saccater Baumpollenkörner im Kern GeoTü SL152 aus der Nordägäis (Kotthoff et al. eing.). N: Vorkommen von Dolomit (%) im Kern KL74 aus dem Arabischen Meer (Sirocko et al. 1993). O: Seespiegelstände (m, relativ zur Gegenwart) des Abhé-Sees, Äthiopien (Gasse 1977). P: Seespiegel-Proxy, basierend auf Diatomeen. Das Intervall von 11,5 ka bis 1 ka BP basiert auf einem Diatomeen-Kompositdatensatz. Das Intervall von 1 ka BP bis zur Gegenwart basiert auf einem Strandbereich-Diatomeendatensatz aus dem Pilkington-Bay-Kern P2K-1, Viktoria-See (Mayewski et al. 2004). Q: Gauss-geglättete (200 Jahre)  $\delta^{18}\text{O}$ -Daten (‰) aus dem Taylor-Dome-Eiskern, Antarktis (Steig et al. 2000, Monnin et al. 2004). R: Gauss-geglättete (200 Jahre) Meeressalz- $\text{Na}^+$ -record (ppb) aus dem Taylor-Dome-Eiskern, Antarktis (Mayewski et al. 1996, Monnin et al. 2004). Nach Mayewski et al. (2004).

## 2 Stand der Forschung



Obwohl Insolationsänderungen als klimatreibende Kraft auf langen (orbitalen) Zeitskalen kontinuierlich wirken, können sie durch Überschreiten kritischer Schwellenwerte auch abrupte Klimaereignisse auslösen (Alley et al. 2003). So kam es z.B. durch das kontinuierliche Abschmelzen des Laurentischen Eisschildes in Nordamerika zur Akkumulation von Süßwasser in den Agassiz- und Ojibway-Seen. Das Abschmelzen/Brechen eines als Damm fungierenden Restes des Eisschildes verursachte den Fluss großer Süßwassermengen über die Hudson-Straße in den Nordatlantik und damit eine Schwächung der thermohalinen Zirkulation (z.B. Barber et al. 1999). Diese Schwächung war der Auslöser des 8,2-ka-Klimaereignisses („8.2 ka event“; z.B. Alley & Agústsdóttir 2005, Ellison et al. 2006; vgl. Abb. 2.5). Der Auslösemechanismus war demnach vermutlich derselbe wie bei der YD, allerdings ist die Dauer des 8,2-ka-Klimaereignisses deutlich kürzer (z.B. Alley & Agústsdóttir 2005). Trotzdem wurde dieses Ereignis aus unterschiedlichsten Klimaarchiven und Regionen der Nordhemisphäre nachgewiesen (z.B. Tinner & Lotter 2001, Rohling & Pälike 2005, Yim et al. 2006). Rohling & Pälike (2005) zufolge geht dem 8,2-ka-Ereignis eine generelle Klimaveränderung voraus, die bereits ab 8,5 ka BP einsetzt.

Im östlichen Mittelmeer verursachte das 8,2-ka-Ereignis eine prominente Unterbrechung der Sapropelbildung (Rohling et al. 1997, Sperling et al. 2003, Kotthoff et al. im Druck; Kap. 8.5). Die mit diesem Ereignis verbundene rapide Abkühlung führte vermutlich zu einem vorübergehenden Wiedereinsetzen der Tiefenwasserbildung im östlichen Mittelmeer (Sperling et al. 2003, Kotthoff et al. im Druck; vgl. Kap. 8.5).

Im terrestrischen Bereich des östlichen Mittelmeerraums konnte das 8,2-ka-Klimaereignis bisher nur in dem jüngst untersuchten Pollenprofil von Tenaghi Philippon (Pross et al. eing., Kap. 8.7) eindeutig nachgewiesen werden. Dies hängt mit der zu geringen zeitlichen Auflösung früher untersuchter Pollenprofile zusammen. Außerdem sind bei den meisten terrestrischen Pollenprofilen aus dem Ägäisraum die Altersmodelle aufgrund verfälschter <sup>14</sup>C-Datierungen (z.B. durch den Hartwassereffekt; Rossignol-Strick 1995) unzureichend, so dass die genaue Zuordnung kurz- und mittelfristiger Klimaereignisse, z.B. des 8,2-ka-Ereignisses und selbst der YD, nicht möglich ist (vgl. Rossignol-Strick 1995, Kotthoff et al. eing.; Kap. 8.4).

Seit ~5,6 ka BP zeichnet sich im Holozän ein Trend zu arideren Bedingungen ab, der mit einer Wanderung der Intertropischen Konvergenzzone (ITCZ) nach Süden in Zusammenhang gebracht wird (Haug et al. 2001). Neben diesem generellen Trend (vgl. Abb. 1.4 M, P, O) können für den Zeitraum von ~5,6 ka BP bis heute mehrere rapide Klimaänderungen festgestellt werden. Zwei Phasen rapider Klimaschwankungen im Holozän traten um ~5,6 und um ~4,3 bis ~4,0 ka BP (vgl. Abb. 1.4 B, C, K, J, M, O) auf. Im mediterranen Raum sind diese Phasen mit Ariditätsereignissen verknüpft. Das „5,6-ka-Ereignis“ ging zeitlich mit dem Ende des Humiden Intervalls in Afrika einher, das zum Beispiel über schnelle Seespiegel-Abnahmen in subtropischen afrikanischen Seen nachgewiesen werden kann (z.B. Gasse & Van Campo 1994, deMenocal et al. 2000). Die im Mittelmeerraum und Mittleren Osten dokumentierte Trockenperiode von ~4,3 bis ~4,0 ka BP (z.B. Arz et al. 2006, Kotthoff et al. eing.) ist zeitlich mit einer Trockenphase in Nordafrika

korrelierbar, wo niedrige Seespiegel auf eine regionale Schwächung der monsonalen Niederschläge hindeuten (Gasse & Van Campo 1994, Gasse 2000, Krom et al. 2002).

Unter den jüngsten Klimaschwankungen ist die auf die „Mittelalterliche Warmphase“ folgende „Kleine Eiszeit“ zwischen ~0,5 und 0,2 ka BP die bekannteste. Diese rapide Klimaveränderungen wurde inzwischen in Eurasien (z.B. Meeker & Mayewski 2002, Liu et al. 2007), Afrika (z.B. Driese et al. 2004), Nordamerika (z.B. Zabenskie & Gajewski 2007), Südamerika (z.B. Haug et al. 2003, Liu et al. 2005) und im indopazifischen Raum (Gagan et al. 2004) nachgewiesen.

### **2.4 Einfluss der Jüngeren Dryas und rapider holozäner Klimaänderungen auf prähistorische und früh-historische Kulturen**

Die in Kap. 2.3 beschriebenen kurzfristigen Klimaereignisse hatten starken Einfluss auf menschliche Siedlungen und Kulturen im östlichen Mittelmeerraum. Die während der YD durch extreme Trockenheit verursachten Vegetationsänderungen in Südwestasien zwangen die Bevölkerung des Natufien (Belfer-Cohen 1991) zu einer Umstellung auf die Verarbeitung von Wildgetreiden (Bar-Yosef 2000, Weiss & Bradley 2001). Die Klimaverschlechterung während des 8,2-ka-Ereignisses zwang Ackerbauern aus Westasien und dem Mittleren Osten möglicher Weise zur Einwanderung von in das Gebiet des heutigen Bulgarien und Mazedonien (Weninger et al. 2006). Bereits im Vorfeld des 8,2-ka-Ereignisses (zwischen ~8,4 und ~8,2 ka BP) könnten Meeresspiegelanstiege und die damit verbundenen Gebietsverluste in Küstenregionen Wanderungen neolithischer Bauern ausgelöst haben (Turney & Brown 2007).

Die im heutigen Irak gelegene sumerische Kolonie Uruk kollabierte zwischen 5,3 und 5,0 ka BP. Der Niedergang Uruks hängt vermutlich mit der ab ~5,6 ka BP steigenden Trockenheit in dieser Region zusammen (z.B. Bar-Matthews et al. 1999, Weiss & Bradley 2001). Die um ~4,3 bis ~4,0 ka BP in vielen Archiven nachgewiesene Trockenphase (vgl. Abb. 2.5) hatte offenbar großen Einfluss auf die regionalen Kulturkreise. Der Untergang des alten ägyptischen Königreichs fällt in dieses Intervall (z.B. Krom et al. 2002), ebenso der Kollaps des akkadischen Königreichs (Weiss et al. 1993).

Die oben genannten Beispiele machen deutlich, dass auch ohne anthropogenen Einfluss während des Holozäns rapide Klimaereignisse auftraten, die die menschliche Gesellschaft nachhaltig beeinflussten.

### **2.5 Anwendung von Palynomorphen für die Klimarekonstruktion**

Da instrumentell gemessene Klimadaten frühestens seit dem 17. Jahrhundert zur Verfügung stehen (Manley 1974, Slonosky et al. 2001), muss auf Proxy-Daten zurückgegriffen werden, um Rückschlüsse auf die eigentlichen klimatischen Bedingungen ziehen zu können. Abiotische Proxies sind z.B. Sedimentzusammensetzung (Korngröße und -form; z.B. Ehrmann et al. 2007), stabile und nicht stabile anorganische Isotope (z.B. Grootes & Stuiver

1997, Scrivner et al. 2004), und geochemische Eigenschaften und die magnetische Suszeptibilität (z.B. Shaw & Evans 1984) eines Sediments. Biotische Proxies sind Überreste oder Spuren von Organismen. Unter diesen haben sich vor allem Mikrofossilien bewährt. Sie kommen in beinahe allen Sedimentarten vor und sind dabei so häufig, dass meist bereits kleine Sedimentmengen ausreichend Material für Analysen liefern. Dies ist besonders bei der Untersuchung von Bohrkernen von Vorteil, wo naturgemäß nur geringe Sedimentmengen für Analysen zur Verfügung stehen. Viele Mikrofossilien erlauben darüber hinaus eine biostratigraphische Einordnung der Sedimente. Im marinen Bereich wird vor allem kalkiges Nannoplankton für die Paläoklima- und Paläoökologierekonstruktion verwendet (z.B. Geraga et al. 2005, Kuhnt et al. 2007), darüber hinaus auch agglutinierende und organischwandige (z.B. Gupta & Machain-Castillo 1993) Foraminiferen. Ein weiterer mariner Proxy sind die von Mitgliedern der Haptophyta produzierten Alkenone, die für Oberflächenwassersalinitäts- und -temperaturrekonstruktionen verwendet werden können (z.B. van der Meer et al. 2007). Allerdings ermöglichen die genannten marinen biotischen Proxies naturgemäß nur sehr begrenzte Aussagen zu terrestrischen Klima- und Umweltverhältnissen.

Unter dem Begriff „Palynomorphe“ werden organischwandige Mikrofossilien zusammengefasst. Palynomorphe besitzen eine stabile Wand, die resistent gegen die Halogenwasserstoffsäuren Fluorwasserstoff (HF) und Salzsäure (HCl) ist (z.B. Jansonius & McGregor 1996). Die für die Paläoklimatologie wichtigsten Palynomorphen sind Pollen und Sporen als Proxies für die Ökosystem- und Klimaentwicklung im terrestrischen Bereich (z.B. Birks & Birks 1980), sowie organischwandige Dinoflagellatenzysten (Dinozysten) als Proxies für Temperatur, Salzgehalt und Produktivität im marinen Bereich (z.B. Zonneveld 2003, Pross et al. 2004). Da die Aufbereitungsmethodik für beide Gruppen identisch ist, können in marinen Sedimenten enthaltene Palynomorphe mariner und terrestrischer Herkunft im selben Präparat bestimmt und ausgezählt werden. Die kombinierte Untersuchung von Pollen, Sporen und organischwandigen Dinozysten ermöglicht eine direkte Land-See-Korrelation.

### **2.5.1 Paläoklima- und Paläoumweltrekonstruktionen unter Verwendung von Pollen und Sporen**

Pflanzen sind direkt von Klimaparametern wie Insolation, Temperatur und Niederschlag abhängig und daher hervorragend zur Paläoklimarekonstruktion geeignet. Unter den Pflanzenfossilien haben sich vor allem in Sediment- (z.B. Wijmstra 1969, Birks & Birks 1980, Lawson et al. 2004) und Eiskernen (z.B. Liu et al. 2005) enthaltene Pollen für Paläoklimarekonstruktionen bewährt (z.B. Birks & Birks 1980). Im Gegensatz zu Holz- und Blattresten werden sie weiter verbreitet, sind besser erhaltungsfähig und treten häufiger auf. Da die Reaktionszeit der Pollen- und Sporenvergesellschaftungen auf klimatische Änderungen im Dekadenbereich liegt (z.B. Tinner & Lotter 2001), sind Pollenprofile bestens geeignet, um kurzfristige Klimaänderungen zu analysieren.

Bei der Untersuchung von Pollen und Sporen aus terrestrischen Archiven muss die Vermischung lokaler Signale (bei Seesedimenten z.B. die lokalitätsbedingte Überrepräsentierung von [semi]-aquatischen Taxa) und regionaler Signale beachtet werden. Aus diesem Grund werden für die Berechnung der prozentualen Anteile der verschiedenen Taxa an der gesamten Pollen- und Sporenvergesellschaftung oft Bezugssummen verwendet, in die aquatische Taxa wie *Nympha*, *Potamogeton*, *Typha* oder *Sparganium* nicht einbezogen sind. Auch Cyperaceen und Gramineen werden je nach Fundort aus den Bezugssummen ausgeschlossen (z.B. Lawson et al. 2004, 2005). Bei terrestrischen Pollenprofilen muss das unterschiedliche Erhaltungspotential verschiedener Pollenkorn- und Sporentypen in die Interpretationen mit einbezogen werden (z.B. Traverse 1988).

Die Zusammensetzung mariner Pollen- und Sporen-Vergesellschaftungen ist auf Grund der längeren Transportwege in größerem Maß von den Transporteigenschaften der verschiedenen Palynomorphentypen abhängig als diejenige terrestrischer. Sie wird außerdem von hydrodynamischen Prozessen im marinen Bereich sowie von mechanischen und chemischen Prozessen (z.B. Oxidierung) während und nach der Sedimentation beeinflusst (z.B. Traverse 1988, Cheddadi & Rossignol-Strick 1995b). Dementsprechend sind z.B. bisaccate Pollenkörner (wie *Pinus*-, *Abies*- und *Picea*-Pollen) in marinen Pollenprofilen in der Regel stärker überrepräsentiert als in terrestrischen Archiven, da sie wegen ihrer Luftsäcke besonders gut äolisch transportiert werden. Darüber hinaus sinken sie in der Wassersäule langsamer ab als andere Pollenkornarten. Bisaccater Pollen (oder zumindest *Pinus*-Pollen) wird daher bei der Untersuchung mariner Pollenprofile aus den Bezugssummen ausgeschlossen und gesondert betrachtet (z.B. Ariztegui et al. 2000). Weiterhin muss beachtet werden, dass Pollenkörner mit einer besonders stabilen Exine (wie Asteraceae- und bisaccater Pollen) gegenüber taphonomischen Prozessen unempfindlicher sind als dünnwandige Pollenkörner wie z.B. Pollen der meisten Laubbaumarten (z.B. Cheddadi & Rossignol-Strick 1995b).

Eine Möglichkeit, das Problem unterschiedlicher Transporteigenschaften und unterschiedlicher Erhaltungspotentiale zu umgehen, ist der Fokus auf Pollentypen mit etwa gleichem Transport- und Erhaltungspotential, zum Beispiel der Vergleich zwischen Taxa mit bisaccaten Pollenkörnern mit unterschiedlichen klimatischen und ökologischen Ansprüchen wie *Abies* und *Pinus* (z.B. Heusser & Shackleton 1979). Im mediterranen Raum bietet sich hierfür der Vergleich zwischen verschiedenen Arten oder Typen der Gattung *Quercus* an (Kotthoff et al. im Druck; Kap. 8.5).

Neben qualitativen Aussagen über das Paläoklima und die Paläoökosysteme ermöglichen Pollenvergesellschaftungen unter Verwendung von Methoden wie der Technik der modernen Analoge auch quantitative paläoklimatische Aussagen (insbesondere Temperatur und Niederschläge; vgl. Kap. 4.4.6, 8.4, 8.6).

### 2.5.2 Organischwandige Dinoflagellatenzysten als Proxies für Wassertemperatur, Salinität und Produktivität

Dinoflagellaten gehören zu den einzelligen Eukaryoten und sind neben Diatomeen und Coccolithophoriden die wichtigsten Primärproduzenten der Ozeane. Fast 90% aller rezenten Dinoflagellatenarten sind marin und leben in der oberen Wassersäule (Pross et al. 2004). 13-16% der planktischen Dinoflagellatenarten bilden im Laufe ihres Lebenszyklus Ruhezysten aus (Head 1996). Nur diese sind in der Regel fossil erhaltungsfähig (vgl. Kap. 8.8). Der Dinoflagellaten-Fossilbericht spiegelt somit nur einen Teil der Dinoflagellaten-Vergesellschaftung im Oberflächenwasser wider (Head 1996).

Dinozysten können als Proxies für Produktivität (z.B. Phosphat- und Nitratgehalt; z.B. Zonneveld 2003b), Salinität (z.B. de Vernal et al. 1994, Zonneveld 2003a) und Oberflächenwassertemperatur (z.B. Combourieu-Nebout et al. 1998, Sangiorgi et al. 2002, Zonneveld 2003a) verwendet werden, da alle diese Faktoren die Zusammensetzung der Dinoflagellatenvergesellschaftung beeinflussen. Unter Anwendung von Methoden wie der Technik der modernen Analoge können mit Hilfe von Dinozysten Oberflächenwassersalinität bzw. -temperaturen auch quantitativ rekonstruiert werden (z.B. de Vernal et al. 1994, 2001).

Ähnlich wie bei Pollen und Sporen gibt es auch bei organischwandigen Dinoflagellatenzysten („Dinozysten“) Unterschiede im Erhaltungspotential. Im Allgemeinen sind Zysten autotropher Dinoflagellaten (z.B. der Gattungen *Impagidinium*, *Nematosphaeropsis* oder *Operculodinium*) weniger anfällig gegen Oxidation als diejenigen heterotropher Formen (z.B. der Gattungen *Echinidinium* oder *Protoperidinium*; Versteegh & Zonneveld 2002, Pross et al. 2004). Diese Unterschiede können die Interpretation der Klima- und Umweltsignale zwar erschweren, umgekehrt kann der Vergleich von heterotrophen mit autotrophen Dinozysten allerdings auch Rückschlüsse auf die Taphonomie zulassen und bei der Interpretation anderer Proxies (z.B. mariner Pollenvergesellschaftungen) helfen (Versteegh & Zonneveld 2002).



### 3 Untersuchungsgebiet

Der Ägäisraum liegt im Grenzbereich zwischen dem indischen und afrikanischen Monsunsystem der niederen Breiten und dem nordatlantischen Klimasystem der hohen Breiten. Als Komponente des nordatlantischen Klimasystems dient die Nordatlantische Oszillation (NAO) als Ausgangspunkt für milde und feuchte Westwinde. Im Frühjahr (besonders bei geschwächter NAO) beeinflussen außerdem kalte, vom Sibirischen Hoch ausgehende Luftmassen die Ägäisregion in Form von Nordostwinden (z.B. Casford et al. 2003).

Der Randmeercharakter des Ägäisraums lässt diesen sehr sensibel auf kurzfristige Klimaänderungen reagieren (Schilman et al. 2001, Rohling et al. 2002). Die meisten auf der Nordhemisphäre nachweisbaren Klimavariationen während des Pleistozäns und Holozäns sind daher in Klimaarchiven der Ägäisregion dokumentiert. Bedeutende terrestrische Klimaarchive sind etwa die Pollenprofile von Tenaghi Philippon (z.B. Wijmstra 1969, Tzedakis et al. 2003), Xinias (z.B. Lawson et al. 2004), Nisi Fen (Lawson et al. 2005) und Kopais (z.B. Okuda et al. 1999, 2001; vgl. Abb. 2.4). Da der Ägäisraum die Refugien der europäischen Vegetation während kälterer Intervalle des Quartärs einschließt (z.B. Tzedakis et al. 2001), kann auch innerhalb dieser Intervalle ein breites Spektrum verschiedener Pollentypen analysiert werden. Im Gegensatz zu höheren Breiten in Europa, wo unter glazialen und semiglazialen Rahmenbedingungen nur sehr beschränkt differenzierte vegetationsbasierte Klimarekonstruktionen möglich sind (z.B. Müller et al. 2003), ist daher für den Ägäisraum die Möglichkeit zu detaillierten qualitativen und quantitativen Vegetations- und Klimarekonstruktionen während des gesamten Quartärs gegeben.

Aus dem marinen Bereich der Ägäis liegt gerade für den Zeitraum vom LGM bis heute eine Vielzahl gut datierter, hochauflösender Klimaarchive vor (z.B. Rohling et al. 2002, Sperling et al. 2003, Ehrmann et al. 2007, Kuhnt et al. 2007). Die hier im Vergleich zu den oben genannten terrestrischen Klimaarchiven deutlich bessere Alterskontrolle erlaubt es, kurzfristige Klimaereignisse zeitlich genau einzuordnen und im überregionalen Maßstab mit anderen Klimaarchiven zu korrelieren.

#### 3.1 Berg-Athos-Becken (Nordägäis)

Die rezenten Windverhältnisse über dem Berg-Athos-Becken werden von Nordwinden dominiert. Während der Winter- und Frühlingsmonate dringen kalte und trockene Luftmassen aus der Russischen Tiefebene und Westsibirien in die Ägäisregion vor (Poulos et al. 1997). Der Sedimenteintrag in das Berg-Athos-Becken erfolgt hauptsächlich über die Flüsse Evros/Meriç, Axios, Strimón und Néstos (Abb. 2.4; Ehrmann et al. 2007). Untergeordnet wird Sediment auch aus dem westlichen Kleinasien eingetragen, da Oberflächenwasser aus dem levantinischen Becken nordwärts in die Ägäis einströmt und dabei die türkische Westküste passiert; in der Nordägäis ändert die Strömung des Oberflächenwassers ihre Richtung zunächst nach Westen und schließlich nach Süden (Pickard & Emery 1990). In die Ägäis

einströmendes Oberflächenwasser aus dem Schwarzen Meer kommt ebenfalls als eine Quelle für Sedimenteintrag in das Berg-Athos-Becken in Betracht (z.B. Aksu et al. 1995, Catagay et al. 2000). Allerdings enthält das aus dem Marmarameer einströmende Oberflächenwasser gegenwärtig nur wenig terrestrisches Material (Aksu et al. 1995, Ehrmann et al. 2007). Basierend auf den oben dargestellten Überlegungen spiegeln die in das Berg-Athos-Becken eingetragenen Palynomorphen hauptsächlich die Vegetation der nördlichen Randbereiche der Ägäis wider. Der sedimentäre und organische Eintrag in das Becken ist im Vergleich zu anderen, offeneren Bereichen der Ägäis besonders hoch. Dies lässt eine gute Erhaltung von Palynomorphen unabhängig vom Sedimenttyp erwarten.

#### **3.2 Drama-Becken (nördliches Hinterland der Ägäis)**

Das Drama-Becken umfasst eine Fläche von ~700 km<sup>2</sup>. Die von Nordwesten nach Südosten streichende Längsachse misst etwa 53 km, die Breite des Beckens beträgt ~13 km. Das Becken wird im Norden von der Phalakron-Gebirgskette (2232 m ü. NN), im Westen und Südwesten von den Gebirgszügen Menikion (1266 m ü. NN) und Pangaion (1956 m ü. NN) und im Osten vom Berg Lekani (1150 m ü. NN) eingeschlossen. Die Symvolon-Hügelkette (477) trennt das Drama-Becken im Süden von der 13 km (Südosten) bis 30 km (Süden) entfernten Nordägäis (Christanis 1983, Pross et al. 2007).

Im Rahmen der postalpidischen Tektogenese senkte sich das Drama-Becken ab dem späteren Miozän in das Rila-Rhodopen-Massiv ein. Der Beckenrand besteht aus Metamorphiten, vor allem Schiefergneis, Glimmerschiefer und Marmor (Christanis 1983). Die Absenkung führte während des Quartärs zur Bildung limnischer bis telmatischer Bedingungen im südlichen Teil des Beckens (Christanis 1983, Wijmstra et al. 1990). Karstquellen am Rand des Drama-Beckens bewirken eine sehr starke Karbonatzufuhr (Christanis 1983).

## **4 Material und Methoden**

### **4.1 Mariner Kern GeoTü SL152 (Nordägäis)**

Kern GeoTü SL 152 (40°05.19'N, 24°36.65'E, Wassertiefe 978 m) wurde 2001 während der FS Meteor Fahrt M51/3 aus dem Berg-Athos-Becken, Nordägäis, ca. 200 km SE von Thessaloniki (Abb. 2.4) entnommen. Die Länge des Kerns beträgt 670 cm. Dem im Kap. 5.1 vorgestellten Altersmodell zufolge umfasst der Kern den Zeitraum von etwa 21 ka BP bis heute.

### **4.2 Terrestrischer Kern Phi2 (nördliches Hinterland der Ägäis)**

Der 60 m lange Kern Phi2 aus Tenaghi Philippon (40°58.40'N, 24°13.42'E; 40 m über dem Meeresspiegel) wurde 2005 aus dem Drama-Becken in Ostmazedonien entnommen (Abb. 1.4). Für die Bohrung wurde ein WIRTH-Eco1-Bohrgerät verwendet. Der Kern umfasst mindestens die vergangenen 250 ka (Pross et al. 2007; vgl. Kap. 8.5). Die Positionen des marinen Kerns SL152 und des Kerns Phi2 liegen 110 km voneinander entfernt.

## **4.3 Analyse abiotischer Proxies**

### **4.3.3 Sedimenthelligkeit**

Die Messung der Sedimenthelligkeit am marinen Kern GeoTü SL152 wurde mit einem tragbaren Farbmessgerät der Firma Pausch Messtechnik in einer Auflösung von 1 cm vorgenommen. Die Sedimenthelligkeit ist ein verlässlicher Indikator für den Gehalt an organischem Kohlenstoff in marinen Sedimenten (z.B. Schulz et al. 1998, Balsam et al. 1999). Eine Sedimenthelligkeit von 46% wurde als Grenzwert für die Identifikation des S1 verwendet (vgl. Abb. 5.7). Ein Vergleich mit der benthischen Foraminiferen-Vergesellschaftung des Nachbarkerns GeoTü SL148 (Kuhnt et al. 2007; vgl. Fig. 4 in Kap. 8.5) konnte diesen Wert als geeignet bestätigen.

### **4.3.4 Magnetische Suszeptibilität**

Unter Verwendung der kombinierten Geräte Kappabridge KLY-2 (Agico) und MS2-Bridge (Bartington) wurde die magnetische Suszeptibilität (magSus) des marinen Kerns GeoTü SL152 in Intervallen von 0,5 cm im Bereich des S1 und von 5 cm außerhalb des S1 gemessen. Die magSus-Messungen am Kern Phi2 wurden unter Verwendung des MS2C-Range-of-core-logging-sensor in Verbindung mit der MS2-bridge (Bartington) in Intervallen von 1 cm durchgeführt.

### 4.3.5 Stabile Isotopen

Am marinen Kern GeoTü SL152 wurden im National Oceanography Centre, Southampton an 81 Proben Messungen des Verhältnisses der stabilen Sauerstoffisotope vorgenommen (Schiebel, unpubl. Daten). Dabei wurden innerhalb des Sapropels 38 Proben analysiert. Die Messungen wurden an der planktischen Foraminiferenart *Globigerinoides ruber* vorgenommen.

### 4.3.6 Radiometrische Altersdatierung

Für den Kern GeoTü SL152 wurden am Leibniz-Labor für Altersbestimmung und Isotopenforschung (Kiel) acht AMS-<sup>14</sup>C-Datierungen durchgeführt (vgl. Tab 5.1). Die Datierungen wurden größtenteils an Schalen der Foraminiferenart *Globigerinoides ruber* vorgenommen, zum Teil an anderen planktischen Foraminiferen, in einem Fall an Pteropodenschalen. Die Fairbanks 0805 calendar age conversion software (Fairbanks et al. 2005) wurde verwendet, um aus den <sup>14</sup>C-Datierungen Kalenderjahre zu berechnen. Aufgrund der von Siani et al. (2001) für den östlichen Mittelmeerraum ermittelten Reservoireffekte wurde bei den meisten Datierungen die kalibrierten Alter um 400 Jahre nach unten korrigiert, in einem Fall um 600 Jahre. Für den Kern Phi2 wurden ebenfalls acht <sup>14</sup>C-Datierungen am Poznań Radiocarbon Laboratory durchgeführt (Tab. 5.2); hier wurden hauptsächlich Schalen von Süßwasserschnecken der Arten *Viviparus contectus*, *Oxyloma elegans* und *Bithynia leachii* datiert.

## 4.4 Analyse biotischer Proxies

### 4.4.1 Probennahme und Aufbereitung bei Kern GeoTü SL152

Die Kernabschnitte außerhalb S1 wurden in einer Auflösung von 5 oder 10 cm für palynologische Untersuchungen beprobt (Probenmächtigkeit: 1 cm). Das Intervall von S1 (3,5 bis 2,7 m Tiefe) wurde in einer Auflösung von 1 cm beprobt (Probenmächtigkeit: 0,5 cm). Dadurch wurde dem Altersmodell (Kap. 5.3) zufolge eine durchschnittliche zeitliche Auflösung von 30 Jahren für das S1-Intervall und von 150 bzw. 300 Jahren für die Kernabschnitte außerhalb des S1 erreicht.

Das durchschnittliche Volumen der für die palynologischen Untersuchungen entnommenen Proben lag außerhalb des Sapropels bei ~8 cm<sup>3</sup>. Aufgrund der hohen Pollenkonzentration in Sedimenten des S1 war dort nur ein Probenvolumen von ~2 cm<sup>3</sup> notwendig, um die erwünschte Anzahl von Palynomorphen auszählen zu können (vgl. Kap. 5.2). Alle entnommenen Proben wurden gefriergetrocknet. Anschließend wurden Lycopodiensporen-Tabletten zugesetzt, um die Ermittlung von Palynomorphen pro Gramm Sediment (/g Sed.) zu ermöglichen. Die Proben wurden danach mit HCl und HF behandelt,

um karbonatische und silikatische Sedimentbestandteile zu entfernen. Alle Proben wurden mit 6µm-Siebfolie gesiebt.

### **4.4.2 Probennahme und Aufbereitung bei Kern Phi2**

Die Proben für palynologische Untersuchungen wurden mit Hilfe von Einwegspritzen entnommen. Das Probenvolumen variierte zwischen 1,3 und 1,7 cm<sup>3</sup> (in der Regel 1,5 cm<sup>3</sup>). Alle Proben wurden getrocknet, im Anschluss wurden Lycopodiensporen-Tabletten zugesetzt (Stockmarr 1971). Die Aufbereitung der Proben wurde an der Universität Hohenheim nach Standard-Methoden vorgenommen (z.B. Bruch & Pross 1999). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden 113 Proben aus einem Kernabschnitt zwischen 7,60 m und 4,15 m palynologisch analysiert; dies entspricht dem im Kap. 5.3 eingeführten Altersmodell zufolge einem Zeitabschnitt von ~22 ka bis 6,5 ka BP. Das Intervall von 7,60 bis 4,15 m wurde in einer Auflösung von 5 cm beprobt (entsprechend einer Auflösung von ~220 Jahren). In den Abschnitten von 5,85 bis 5,20 m und von 4,80 bis 4,40 m wurde die Auflösung verdoppelt. Der Abschnitt von 5,20 bis 4,80 m wurde in einer Auflösung von 1,3 cm (entspricht ~50 Jahren) beprobt. Damit wurde eine bis zu fünfmal höhere zeitliche Auflösung erzielt als im vergleichbaren Abschnitt des bereits publizierten Pollenprofils aus dem Drama-Becken (Wijmstra 1969).

### **4.4.3 Palynologische Analysen am Kern GeoTü SL152: Dinoflagellatenzysten**

Für die Analyse der Dinoflagellatenzysten aus dem Kern GeoTü SL152 wurden 200 bis 250 Zysten pro Probe bestimmt (vgl. Tafel I). Foraminiferentapeten wurden ebenfalls ausgezählt. Mit Hilfe einer bekannten Anzahl zugesetzter Lycopodiensporen konnte die Menge von Zysten/g Sediment (Sed.) berechnet werden.

### **4.4.4 Palynologische Analysen am Kern GeoTü SL152: Pollen und Sporen**

Aus dem Kern GeoTü SL152 wurden ~250 bis ~400 terrestrische Palynomorphe pro Probe bestimmt (vgl. Tafel II und III). Aus dieser Summe sind bisaccate Pollenkörner (PK) und Sporen ausgeschlossen.

Über zugesetzte Lycopodiensporen wurde die Berechnung der Pollen und Sporen/g Sed. ermöglicht. Die Bestimmung der Pollen und Sporen in Kern SL152 wurde mit Hilfe moderner Vergleichspräparate und der Bestimmungsliteratur von Beug (2004) und Reille (1992, 1995, 1998) vorgenommen.

#### **4.4.5 Palynologische Analysen am Kern Phi2**

Bei der palynologischen Analyse des Kerns Phi2 wurden im Regelfall 200 bis 400 Palynomorphe bestimmt. (vgl. Tafel IV) In dieser Summe sind Pollenkörner von Poaceen/Gramineen, Cyperaceen und (semi-)aquatischen Taxa sowie Sporen nicht enthalten. Die palynologischen Analysen am Kern Phi2 wurden ebenfalls mit Hilfe moderner Vergleichspräparate und der Bestimmungsliteratur von Beug (2004) und Reille (1992, 1995, 1998) durchgeführt.

#### **4.4.6 Quantitative Klimarekonstruktion**

Die Technik der modernen Analoge (MAT; Guiot 1990; Peyron et al. 1998) wurde eingesetzt, um anhand der Pollendaten der Kerne GeoTü SL152 und Phi2 quantitative Klimadaten zu ermitteln. Diese Methode wurde ursprünglich für terrestrische Pollenvergesellschaftungen entwickelt, aber bereits mehrfach im marinen Bereich eingesetzt (z.B. Desprat et al. 2005, Sánchez Goñi et al. 2005). Das Prinzip der MAT ist der Vergleich zwischen rezenten und fossilen Pollenvergesellschaftungen unter Anwendung eines Dissimilaritätsindex. Dieser Index wird mit Hilfe von Distanzen ermittelt, die aus der Summe der Unterschiede zwischen den log-transformierten prozentualen Anteilen der verschiedenen Taxa berechnet werden. Die Klimaparameter der über den Dissimilaritätsindex ermittelten besten Analoge werden anschließend gemittelt (wobei die Gewichtung invers zur jeweiligen Distanz erfolgt), um die Klimaparameter der fossilen Pollenvergesellschaftung abzuschätzen. Für die in Kap. 5.3, 8.5 und 8.7 vorgestellten quantitativen Klimadaten wurden die zehn rezenten Pollenvergesellschaftungen mit den geringsten Distanzen als die besten der bewerteten Vergesellschaftungen angesehen und für die Rekonstruktion der Klimabedingungen verwendet. Die Variabilität der Klimaparameter wird in Kap. 8.5 (Fig. 4 und 5) und 8.7 (Fig. 4) durch die Darstellung der am stärksten positiv und negativ abweichenden Parameter deutlich gemacht.

Die für diese Arbeit durchgeführten MAT-Rekonstruktionen basieren auf einem Datensatz mit 3530 rezenten Pollenspektren aus Europa, Asien und Nordafrika (Bordon & Peyron, unpubl. Daten). Bisaccate Pollenkörner wurden nicht in die Rekonstruktionen der Klimaparameter für den marinen Pollendatensatz einbezogen (vgl. Kap. 2.5.1). Für die Rekonstruktion der Klimaparameter für den terrestrischen Pollendatensatz wurden aquatische Taxa, Cyperaceen und Poaceen ausgeschlossen (vgl. Kap. 2.5.1).

## 5 Ergebnisse und zusammenfassende Diskussion

### 5.1 Altersmodell für Kern GeoTü SL152

Die am Kern GeoTü SL152 durchgeführten Datierungen wurden zur Entwicklung eines konsistenten Altersmodells genutzt (vgl. Tab. 5.1 und Fig. 2 in Kap. 8.4). Die aus diesem Altersmodell abgeleiteten, relativ geringen Änderungen der Sedimentationsraten erlauben eine lineare Interpolation zwischen den acht Datierungen.

Tab. 5.1:  $^{14}\text{C}$ -Chronologie des Kerns GeoTü SL152 basierend auf acht  $^{14}\text{C}$ -Messungen. Die Kalibrierung wurde mit Hilfe der Fairbanks 0805 calendar age conversion software (Fairbanks et al. 2005) durchgeführt, die Reservoir-Korrekturen basieren auf Siani et al. (2001).

	Depth (cm)	$^{14}\text{C}$ yr BP	Material/Taxa	Grain size ( $\mu\text{m}$ )	Reservoir Correction/yr	Calendar Years BP
KIA 28410	161	4400 $\pm$ 30	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	4462 $\pm$ 37
KIA 28411	210	5265 $\pm$ 35	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	5599 $\pm$ 26
KIA 28412	270	6570 $\pm$ 45	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	7078 $\pm$ 78
KIA 28413	300	7805 $\pm$ 40	<i>G. ruber</i> and <i>G. bulloides</i>	>200	400	8226 $\pm$ 56
KIA 28414	356	9205 $\pm$ 55	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	9851 $\pm$ 143
KIA 28415	400	10410 $\pm$ 50	Pteropods	>315	400	11479 $\pm$ 136
KIA 28408	505	12430 $\pm$ 60	Mixed planktic foraminifera	200-400	600	13738 $\pm$ 114
KIA 28409	645	16990 $\pm$ 90	Mixed planktic foraminifera	>200	400	19704 $\pm$ 124

### 5.2 Palynomorphenerhaltung und -konzentration im Kern GeoTü SL152

Alle aus dem Kern GeoTü SL152 entnommenen Proben enthalten zahlreiche, sehr gut erhaltene marine und terrestrische Palynomorphe (vgl. Tafeln 1, 2, 3). Die durchschnittliche Anzahl von Dinozysten/g Sed. erreicht ihr Maximum in den Präparaten aus dem Zeitabschnitt zwischen ~14 ka und ~21 ka BP (bis zu 30 000 Dinozysten/g Sed.). Zwischen ~14 ka und ~10 ka BP nimmt die Dinozystenkonzentration deutlich ab, um im Intervall von ~10 ka bis ~9,6 ka BP nochmals stark anzusteigen (Abb. 5.1). Während der Ablagerung des S1 (~9,6 ka bis ~7,0 ka BP) ist die Menge an Dinozysten/g Sed. beinahe gleich hoch (~6800 Dinozysten/g) wie während des LGM. Im Anschluss an das Sapropel-Intervall sinkt die durchschnittliche Konzentration auf nur noch ~2100 Dinozysten/g Sed. ab.

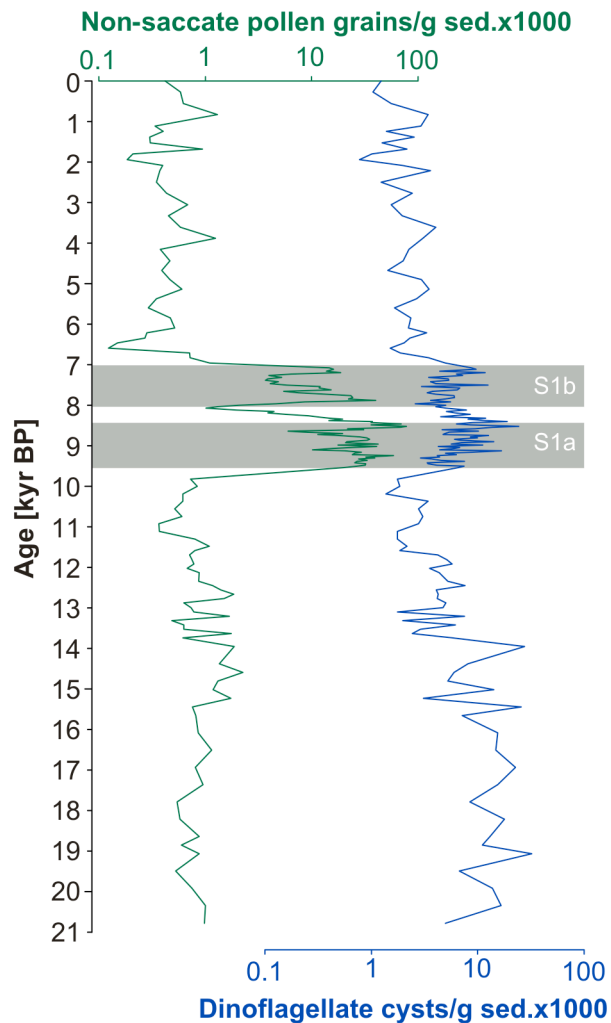


Abb. 5.1. Gehalt nicht-saccater Pollenkörner und organischwandiger Dinozysten in Kern GeoTü SL152. Graue Balken markieren die Position von Sapropel S1, wie sie sich nach Messungen der Sedimenthelligkeit (Kapitel 4.33, 5.5, 8.4, 8.5; Kotthoff et al, eing. a, b) ergibt. Während die Pollenkornkonzentration innerhalb des S1 deutlich ansteigt, überschreitet die Konzentration der Dinozysten dort nicht das Niveau während des letzten Glazials.

Die hohe Dinozysten-Konzentration innerhalb des S1 kann auf eine verbesserte Erhaltung organischen Materials hindeuten, wie dies aus anderen Bereichen des östlichen Mittelmeers bekannt ist (z.B. Zonneveld et al. 2001). Diese Interpretation wird durch den hohen prozentualen Anteil heterotropher Dinoflagellatentaxa an der Dinozysten-Vergesellschaftung während des S1-Intervalls unterstützt (vgl. Zonneveld et al. 1997, Pross et al. 2004). Alternativ lassen sich sowohl die erhöhte Konzentration von Dinozysten als auch der größere Anteil heterotropher Taxa durch eine während der S1-Ablagerung erhöhte Bioproduktivität in der Ägäis erklären (Combourieu-Nebout et al. 1998).



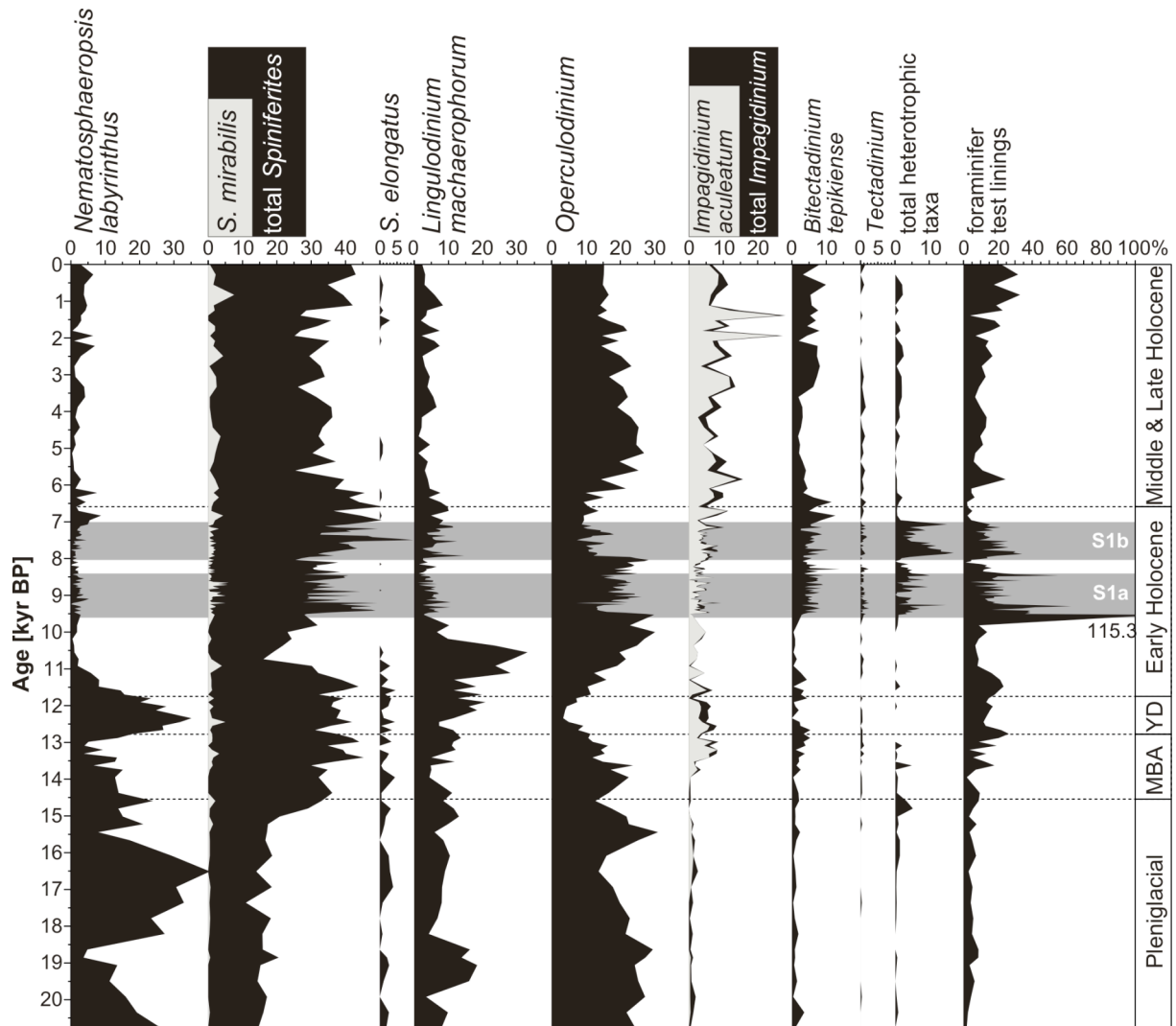


Abb. 5.2. Prozentuale Verteilung ausgewählter Dinoflagellatenzysten-Taxa und Foraminiferentapeten in Kern GeoTü SL152. Als Referenzsumme dient die Anzahl aller Dinozysten. Die Identifikation des Sapropels S1 (S1a, S1b) basiert auf den Sedimenthelligkeitswerten (Kapitel 4.33, 5.5, 8.4, 8.5; Kotthoff et al, eing. a, b). Die Aufteilung in Zeitintervalle wurde von Kotthoff et al. (eing.; Kapitel 8.4) übernommen. MBA = Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplex; YD = Jüngere Dryas.

Während der Bildung des S1 kam es aufgrund erhöhter Niederschlagsraten zu einem verstärkten fluviatilen Transport von Sedimenten und organischem Material in das östliche Mittelmeer (Kallel et al. 1997, Kotthoff et al. im Druck, vgl. Kap. 8.5). Dies resultierte in einer intensivierten Produktivität. Der Anteil von Foraminiferentapeten im Verhältnis zur Summe der Dinoflagellatenzysten fluktuiert – abgesehen von einem kurzzeitigen Maximum zwischen 9,5 und 9,4 ka BP – über den gesamten Zeitraum von 14 ka BP bis zur Gegenwart um ~17% (vgl. Abb. 5.2). Da Foraminiferentapeten ähnlich oxidationsempfindlich sind wie Zysten heterotropher Dinoflagellatentaxa, lässt sich eine starke, durch selektive Erhaltung bedingte Verzerrung der ursprünglichen Palynomorphenspektren weitgehend ausschließen.

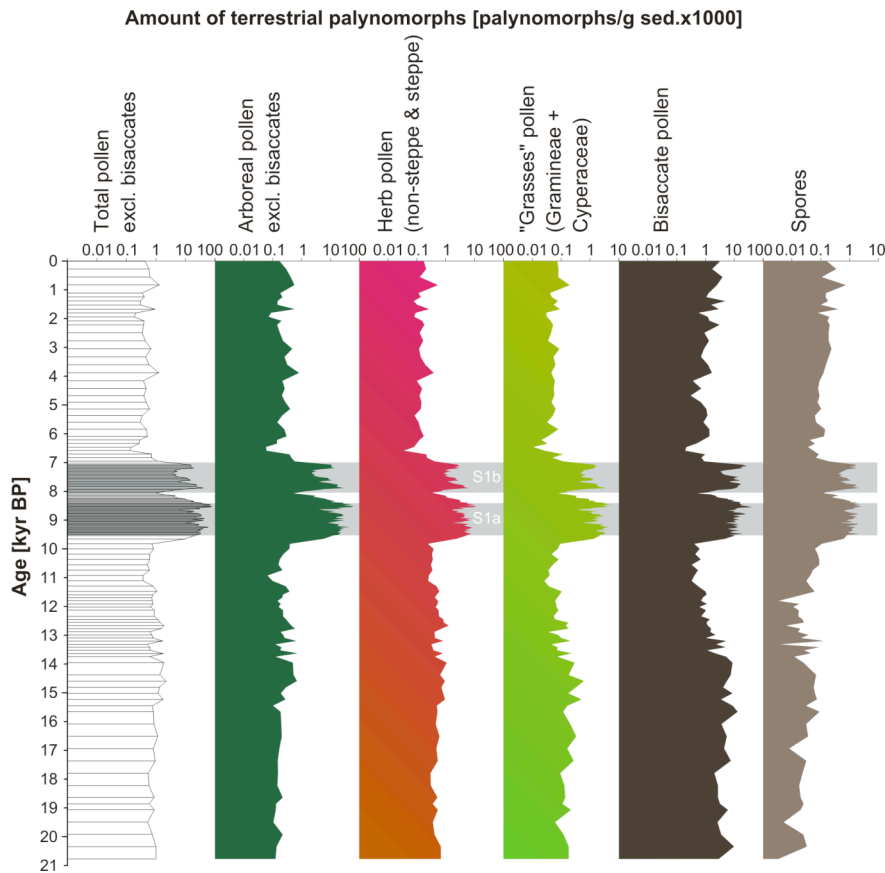


Abb. 5.3. Pollen- und Sporengruppen in Individuen pro Gramm Sediment im Kern GeoTü SL152. Graue Balken markieren die Position des Sapropels S1. Die Identifikation des Sapropels S1 (S1a, S1b) basiert auf den Sedimenthelligkeitswerten (Kapitel 4.33, 5.5, 8.4, 8.5; Kotthoff et al, eing. a, b).

Die durchschnittliche Menge nicht-saccater PK ist innerhalb des S1 deutlich größer (~21 000 PK/g Sed.) als außerhalb (~900 PK/g Sed. vor Ablagerung und ~500 PK/g Sed. nach Ablagerung des S1). Auch die Konzentration von Sporen und bisaccaten Pollenkörnern folgt diesem Muster (Abb. 5.3). Die prozentualen Anteile sowohl der bisaccaten PK als auch der Sporen an der Pollenvergesellschaftung (Abb. 5.4) bleiben während des gesamten frühen Holozäns (~11,6 bis ~6,5 ka BP) relativ konstant und zeigen allenfalls beim Einsetzen des S1 einen leichten Rückgang. Sowohl bisaccater Pollen als auch Sporen sind besonders unempfindlich gegenüber Oxidation, während *Quercus*-, *Artemisia*- und *Chenopodiaceae*-Pollen besonders sensibel reagieren (z.B. Traverse 1988, Cheddadi & Rossignol-Strick 1995b). Hätte selektive Degradation die Pollenvergesellschaftungen im Kern GeoTü SL152 signifikant beeinflusst, müssten am Übergang zwischen dem S1 und den liegenden Sedimenten (bei ~9,6 ka BP) aufgrund der anoxischen Bedingungen in den sapropelischen Sedimenten die Anteile des besonders resistenten bisaccaten Pollens und der Sporen signifikant zurückgehen, die Anteile der empfindlichen Taxa hingegen rapide ansteigen.

Im Gegensatz dazu zeigen die prozentualen Anteile von *Quercus*-Pollen einen beinahe linearen Anstieg von ~10,3 ka bis ~9,4 ka BP, und *Artemisia*- und Chenopodiaceae-Pollen nehmen am Übergang zum S1 prozentual nicht zu. Darüber hinaus fluktuieren die prozentualen Anteile der Taxa mit bisaccatem Pollen ebenso wie die Anteile der Sporen offenbar unabhängig von den Unterbrechungen des S1 (vgl. Abb. 2.1 und 2.5). Unterschiedliche Pollentypen und Sporen profitieren beinahe in gleichem Maße von den besseren Erhaltungsbedingungen im S1 (vgl. Abb. 2.6). Diese Beobachtungen zeigen, dass die selektive Degradation der Pollen und Sporen im Kern GeoTü SL152 trotz der Unterschiede in der Pollenkonzentration vermutlich nur eine untergeordnete Rolle spielte. Die hohe Pollen- und Sporenkonzentration im S1 ist demnach weniger durch ein erhöhtes Erhaltungspotential verursacht worden, sondern vor allem durch einen stark erhöhten Polleneintrag. Der Grund, warum die Unterschiede zwischen den verschiedenen Sedimenttypen im Kern GeoTü SL152 nicht zu einer signifikanten selektiven Degradation geführt haben, liegt vermutlich hauptsächlich in den hohen Sedimentraten im Berg-Athos-Becken.

### **5.3 Kopplung der terrestrischen Vegetations- und Klimadynamik mit ozeanographischen Veränderungen in der Nordägäis**

#### **5.3.1 Pleniglazial, Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplex und Jüngere Dryas**

Die terrestrische Vegetation in der Nordägäis wird während des Pleniglazials (~20,8 bis ~14,8 ka BP) durch einen hohen Anteil von Steppenelementen charakterisiert. Die prozentualen Anteile des Steppenelement-Pollens (SEP) liegen bei 15 bis 40%. Ein besonders ausgeprägtes SEP-Maximum befindet sich bei ~16,5 ka BP. Der Anteil nicht-saccaten arborealen Pollens (AP) ist während des Pleniglazials mit 15 bis 30% deutlich niedriger. Die nicht in die Bezugssumme einbezogenen bisaccaten Pollentypen (insbesondere *Pinus*) erreichen Werte zwischen 300 und >1000%.

Der Anteil von Dinozysten der Art *Nematosphaeropsis labyrinthus* ist während des Pleniglazials (besonders zwischen 18 und 16 ka BP) und der YD (12,7 bis 11,7 ka BP) sehr hoch (Abb. 5.2). *Nematosphaeropsis labyrinthus* ist ein Taxon mit extrem großer Temperatur- und Salinitätstoleranz (Marret & Zonneveld 2003, Pross et al. 2004) und gilt als Indikator für besonders kühle Bedingungen (z.B. Sangiorgi et al. 2002). Die ebenfalls als Kälteindikator verwendete Art *Spiniferites elongatus* (z.B. Harland 1983, Combourieu-Nebout et al. 1998) zeigt zwar geringe, für diese Art aber maximale Prozente vom Pleniglazial bis zum frühen Holozän. Die summierten prozentualen Anteile von *N. labyrinthus* und *S. elongatus* an der Vergesellschaftung der organischwandigen Dinozysten zeigen eine gute Korrelation mit den mittels der MAT an Hand der Pollenvergesellschaftungen im Kern GeoTü SL152 rekonstruierten Februar-Temperaturen (Abb. 5.5). Insbesondere für den Zeitraum zwischen 21 ka und 7 ka BP ist die lineare Korrelation signifikant ( $R^2 = 0,5657$ ) und erklärt 32% der Varianz. Dies deutet darauf hin, dass diese Taxa auch in der Nordägäis als

Kälteproxies geeignet sind. Lediglich während des Mittleren und Jüngeren Holozäns (von 7 ka BP bis heute) sind die prozentualen Anteile der Zysten von *N. labyrinthus* und *S. elongatus* zu gering, um aussagekräftig zu sein. Die kombinierten Signale der marinen und terrestrischen Palynomorphen zeigen demnach an, dass während des Pleniglazials im marinen Bereich tiefe Temperaturen vorherrschten und in den nördlichen Randbereichen der Ägäis das Klima kühl und trocken war. Um 16,5 ka BP wurde im marinen und terrestrischen Bereich ein Temperaturminimum erreicht.

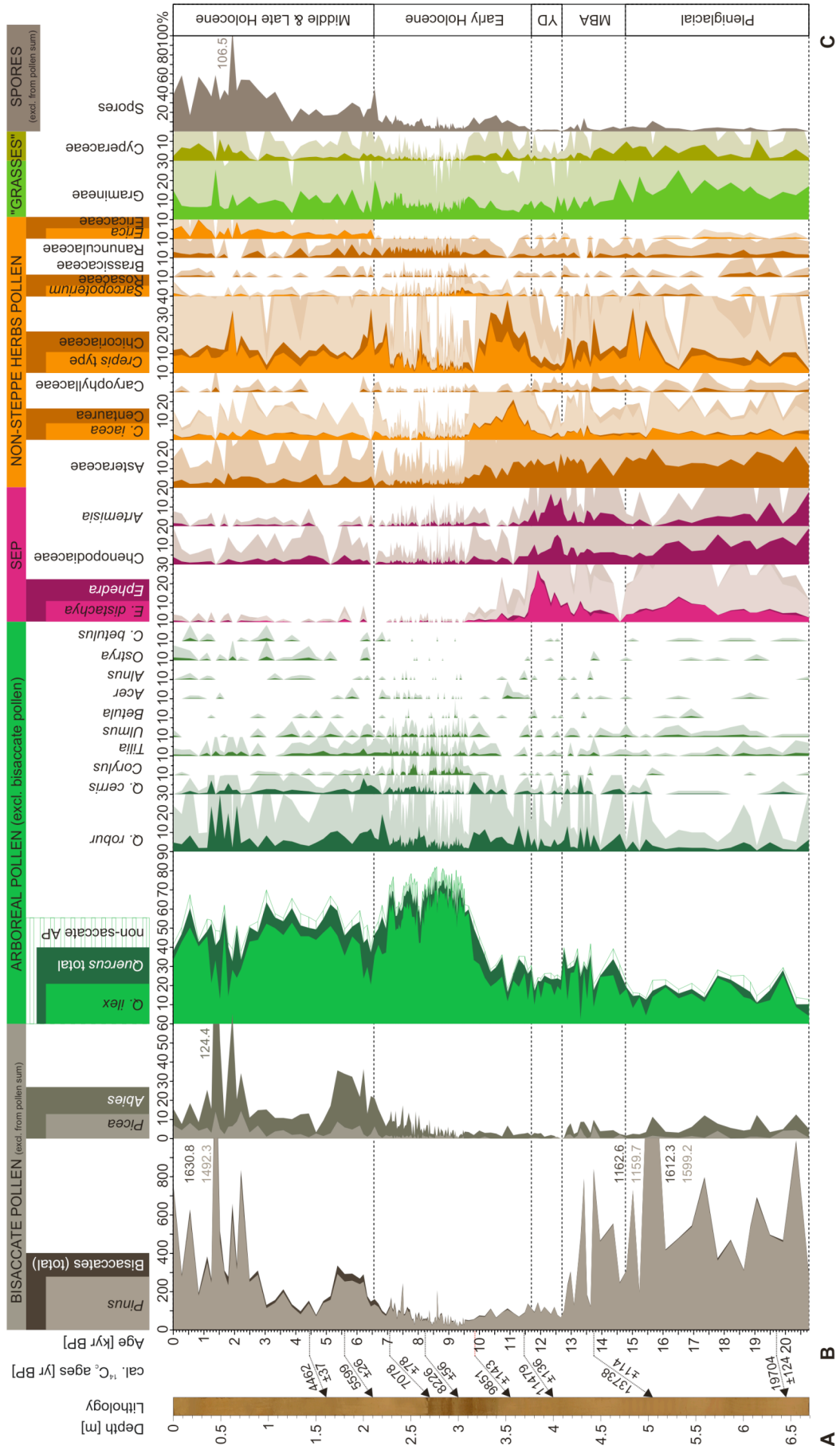
Ein rapider Anstieg der Anteile nicht-saccater AP zwischen 15 ka und 14,5 ka BP markiert den Übergang zu humideren Bedingungen während des MBA-Komplexes (14,7 ka bis 12,7 ka BP). Der gesamte MBA-Komplex wird durch die Dominanz von Laubbäumen und einem gleichzeitigen Rückgang von Koniferen charakterisiert. Allerdings deuten Anteile der SEP um ~20% darauf hin, dass das Klima immer noch trocken war.

Der deutliche Rückgang der prozentualen Anteile des *Pinus*-Pollens zwischen ~15 ka und ~13 ka BP (Abb. 5.4) stellt nur sekundär ein Klimasignal dar. Der Schmelzwasserpuls 1A (z.B. Peltier 2005) verursachte einen Meeresspiegelanstieg von mindestens 25 m (Lambeck et al. 2002) und bewirkte damit eine Flutung der Schelfbereiche in der Nordägäis um ~14 ka BP. Diese Flutung führte vermutlich zur Auslöschung großer *Pinus*-Populationen, die die bis dahin trockenen Schelfbereiche besiedelten (Kotthoff et al. eing.). Ähnliche Rückgänge von prozentualen Anteilen von *Pinus* wurden auch in anderen marinen Pollendatensätzen für diesen Zeitraum nachgewiesen (z.B. Sánchez Goñi et al. 1999, 2005, Desprat et al. 2005, 2006).

Um zu zeigen, dass die sinkenden *Pinus*-Prozente im Kern GeoTü SL152 zwischen ~15 ka und ~13 ka BP kein taphonomisches Signal darstellen, kann der Taphonomie-unabhängige Pinaceae-Index verwendet werden. Alle rezent im mediterranen Raum vorkommenden *Abies*-Arten (*A. alba*, *A. borisii-regis*, *A. cephalonica*, *A. nebrodensis*, *A. nordmanniana*) gehören zur Gebirgsvegetation. Demnach ist es unwahrscheinlich, dass die in Kern GeoTü SL152 gefundenen *Abies*-Pollen aus dem Schelfbereich stammen. *Pinus* hingegen ist an sandige, nährstoffarme Böden angepasst (Oberdorfer et al. 2001) und wurde in anderen Archiven als Schelfbesiedler nachgewiesen (Lacourse et al. 2003).

Abb. 5.4. Palynologische Ergebnisse aus dem Kern GeoTü SL152. A: Kernfotografie gegen Teufe. B: Prozentuale Anteile ausgewählter Pollenkorntypen gegen Alter. Prozente basieren auf dem gesamten terrestrischen Pollen, wobei bisaccate Pollenkörner ausgeschlossen wurden. "Steppe elements" enthalten *Ephedra*, *Artemisia* und Chenopodiaceae. Die Pollentypen *Artemisia*, Cichorioideae und *Centaurea* wurden hier nicht in die Familie Asteraceae einbezogen. Gepunktete Pfeile markieren die Reservoir-korrigierten <sup>14</sup>C-Alter, die Pfeilköpfe zeigen die Position der <sup>14</sup>C-Datierungen im Kern. MBA = Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplex, YD = Jüngere Dryas. Nach Kotthoff et al. (eing., im Druck).

# 5 Ergebnisse und zusammenfassende Diskussion



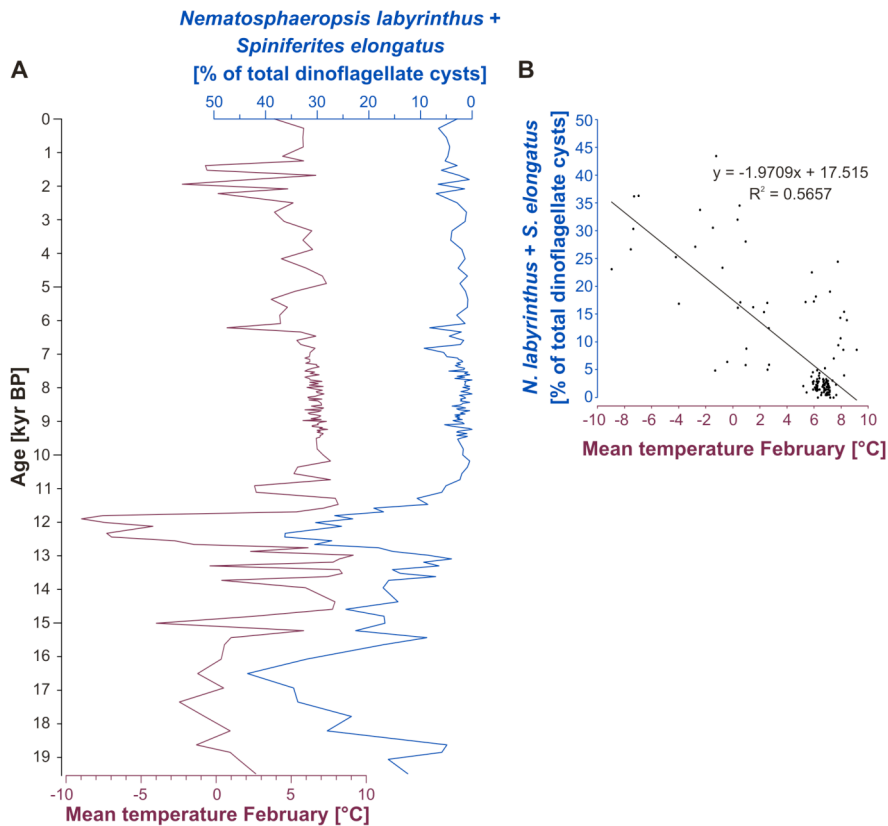


Abb. 5.5. A: Mittlere Februar-Temperaturen und summierte prozentuale Anteile von *Nematosphaeropsis labyrinthus* und *Spiniferites elongatus* an den Dinoflagellatenzysten-Vergesellschaftungen. Für die Temperatur-Rekonstruktionen wurde die Technik der modernen Analoge verwendet (z.B. Peyron et al. 1998). *Nematosphaeropsis labyrinthus* und *S. elongatus* sind Kaltwasseranzeiger (Combourieu-Nebout 1998, Sangiorgi et al. 2002, Marret & Zonneveld 2003, vgl. Pross et al. 2004; Kap. 8.8). B: Lineare Korrelation zwischen den mittleren Februar-Temperaturen und den Anteilen von *N. labyrinthus* and *S. elongatus* an den Dinoflagellatenzysten-Vergesellschaftungen.

Das Verhältnis *Abies*/(*Abies*+*Pinus*) sollte demnach für den Zeitraum von ~21 ka bis ~15 ka BP niedrig sein, um anschließend bis zum Erreichen des Meeresspiegel-Höchststandes anzusteigen. Tatsächlich korreliert der Pinaceae-Index weitestgehend mit der globalen Meeresspiegelkurve (Abb. 5.6). Die schlechte Korrelation im jüngeren Holozän ist vermutlich u.a. auf anthropogenen Einfluss auf die Vegetation zurückzuführen. Im Bereich des Schmelzwasserpulses 1A (um ~14 ka BP) steigt der Pinaceae-Index besonders rapide an. Der Ton/Silt-Quotient aus dem Nachbarkern GeoTü SL148 spiegelt die Entwicklung des Meeresspiegels in der Nord-Ägäis wider (Ehrmann et al. 2007). Die extrem gute Korrelation des Pinaceae-Index mit diesem regionalen marinen Signal (Abb. 5.6) bestätigt die Annahme, dass die Änderungen in den *Pinus*-Anteilen an den Pollenvergesellschaftungen im Kern

GeoTü SL152 neben einem klimatischen Signal primär Meeresspiegel-Änderungen reflektieren.

Das Allerød (~13,0 bis ~12,7 ka BP) ist lithologisch durch dunklere Sedimente charakterisiert (Abb. 5.7), wobei sogar der für die Bestimmung des S1 verwendete Schwellenwert von 46% kurzfristig unterschritten wird. Da das jüngste Insolationsmaximum um ~12,7 ka BP fast erreicht war, wäre wahrscheinlich bereits die Bildung von sapropelischen Sedimenten möglich gewesen. Diese Entwicklung wurde jedoch durch das anschließende Einsetzen der YD verhindert.

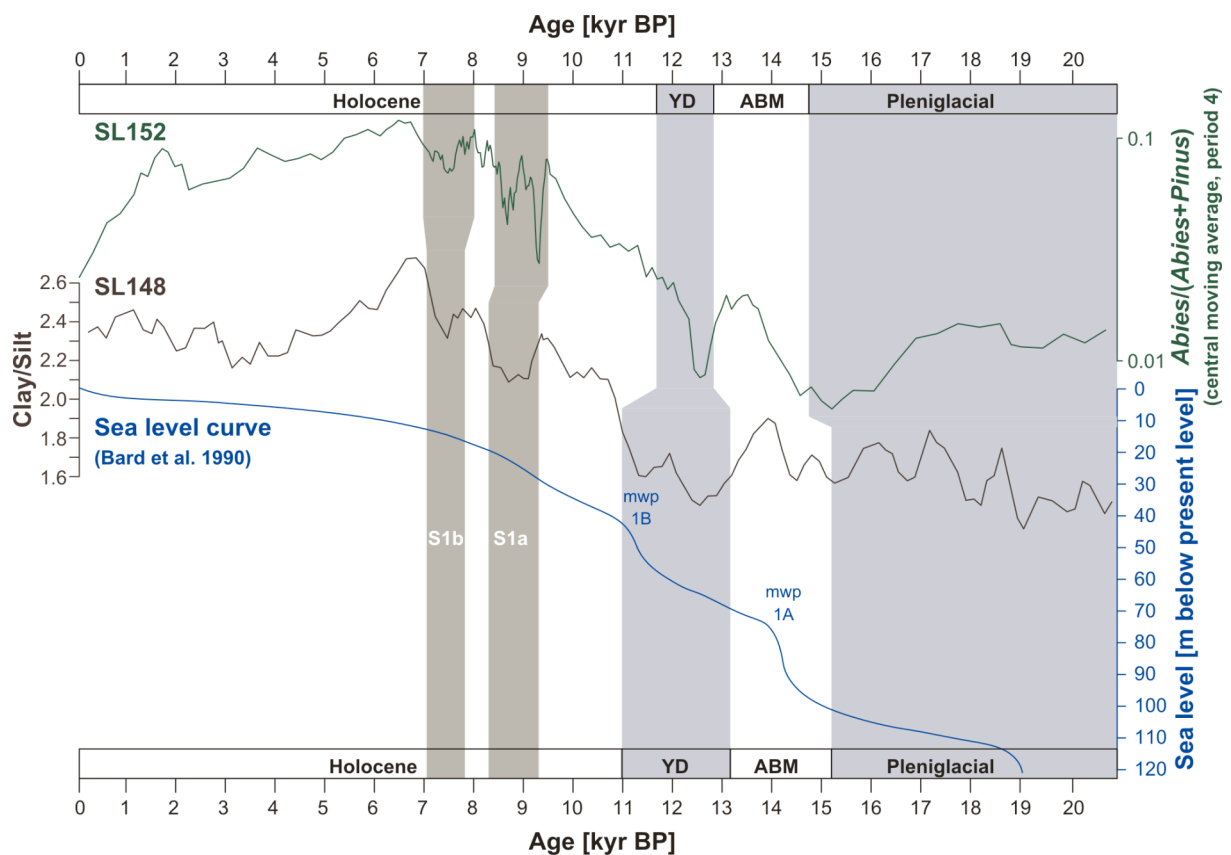


Abb. 5.6. Pinaceae-Index ( $Abies/(Abies+Pinus)$ ) aus dem Kern GeoTü SL152, Ton/Silt-Verhältnis im Kern GeoTü SL148 (Ehrmann et al. 2007) und Meeresspiegelstand nach Bard et al. (1990) gegen Alter. Dunkelgraue Balken repräsentieren die Sapropelbereiche S1a und S1b. Mwp = Süßwasserpuls; YD = Jüngere Dryas; ABM = Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplex.

Zu Beginn der YD (von ~12,7 bis 11,7 ka BP) indiziert ein rascher Anstieg der magSus des Kerns einen wachsenden Eintrag magnetisierbaren Materials, insbesondere Magnetits. Dies deutet auf intensivierete Erosion und einen Rückgang der Baumvegetation hin. Tatsächlich zeigen die rapide ansteigenden Anteile des Pollens der Steppenelemente *Artemisia*, *Chenopodiaceae* und *Ephedra* und der gleichzeitige Rückgang von nicht-saccattem AP, dass das Klima im nördlichen Ägäisraum trockener und vermutlich auch kühler

wurde. Die mittels der MAT errechneten Februartemperaturen sinken während der YD um mehr als 10° C im Vergleich zum vorangehenden ABM (Abb. 5.5). Die Anteile der Zysten der kältetoleranten Dinoflagellatentaxa *S. elongatus* und *N. labyrinthus* zeigen während der YD einen starken Anstieg und deuten auf geringe Oberflächenwassertemperaturen hin. Vom Allerød bis zum Ende der YD gehen außerdem die Anteile der wärmeliebenden Art *I. aculeatum* (Combourieu-Nebout et al. 1998) zurück.

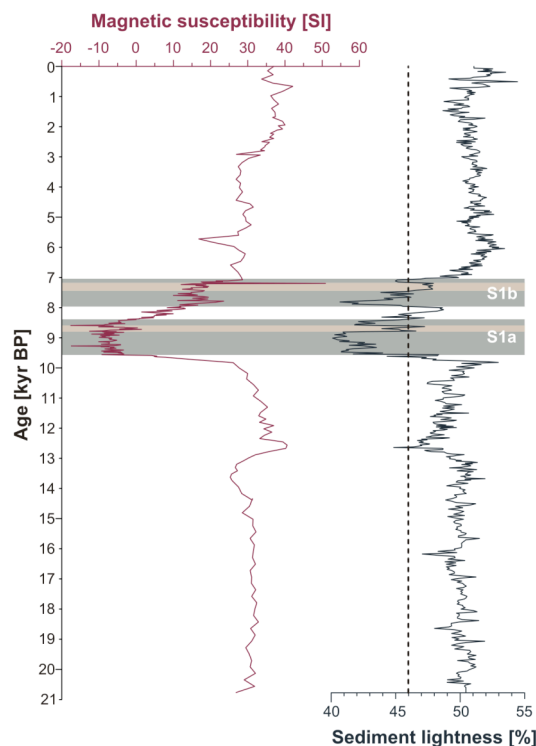


Abb. 5.7. Magnetische Suszeptibilität und Sedimenthelligkeit im Kern GeoTü SL152 gegen Alter. Dunkelgraue Balken markieren Sedimente des S1, hellgraue Balken weisen auf Abschnitte mit hoher Sedimenthelligkeit in den zwei Teilen des S1 (S1a und S1b). Ein Helligkeitswert von 46% wurde als Schwellenwert zwischen nicht-sapropelischen und sapropelischen Sedimenten festgelegt.

### 5.3.2 Holozän

Der Übergang von der YD zum frühen Holozän wird im terrestrischen Raum durch einen deutlichen Anstieg des AP-Anteils und ein rapides Absinken des SEP-Anteils markiert. Zwischen ~11,7 und ~10,0 ka BP machen nicht-aride, krautige Taxa wie Cichorioideen und *Centaurea* einen besonders großen Anteil am Pollenspektrum aus. Die Bedingungen wurden im frühen Holozän demnach im Verhältnis zur YD humider und vermutlich auch wärmer. Ein kurzfristiger Klimarückschlag bei ~11,0 ka BP wird durch einen deutlichen Rückgang der Laubbaum-Taxa und eine kurzzeitige Ausbreitung von Steppenelementen reflektiert. Dieser



Rückschlag ist vermutlich eine lokale Auswirkung des 11,2-ka-Klimaereignisses (z.B. Hoek & Bos 2007, Bos et al. 2007). Die anhand der MAT rekonstruierten Februartemperaturen zeigen einen Rückgang um  $>3^{\circ}\text{C}$ .

Die Verhältnisse stabiler Sauerstoff-Isotopen des Kerns GeoTü SL158 spiegeln im marinen Milieu den Übergang von glazialen zu interglazialen Bedingungen wider (Abb. 5.8). Nach einem kurzen Anstieg bei  $\sim 11,0$  ka BP, welcher durch das 11,2-ka-Klimaereignis verursacht sein könnten, sinken die Werte rapide ab und indizieren damit steigende Wassertemperaturen. Der Nachbarkern GeoTü SL148 und der in der Südägäis entnommene Kern GeoTü SL123 (Kuhnt et al. 2007) zeigen den gleichen Trend. Allerdings ist die Glazial-Interglazial-Veränderung bei den Kernen SL152 und SL123 mit über 2‰ deutlich stärker ausgeprägt als beim Kern SL148 mit  $\sim 1\%$  (Abb. 5.8).

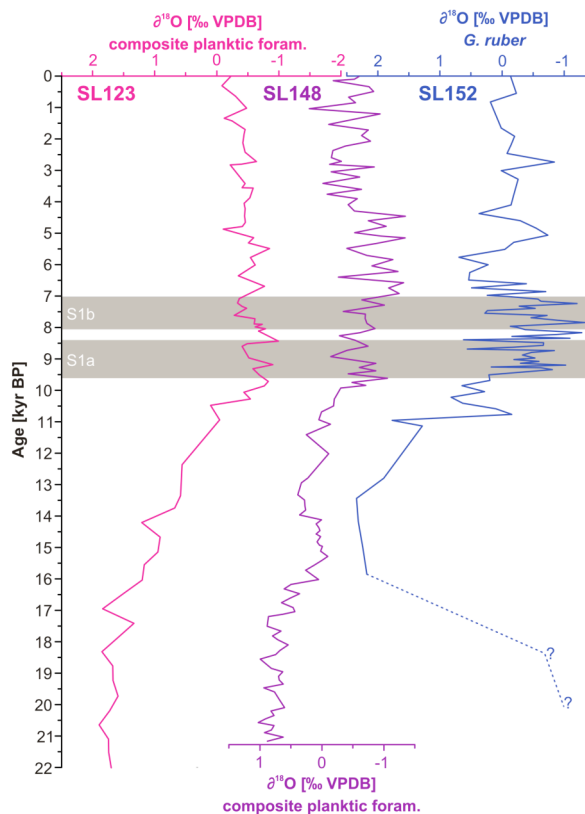


Abb. 5.8. Sauerstoff-Isotopie, ermittelt anhand planktischer Foraminiferen aus den Kernen GeoTü SL123, GeoTü SL148 (Kuhnt et al. 2007) und GeoTü SL152 aus der Ägäis. Graue Balken markieren die Sapropel-Abschnitte S1a und S1b. Die Sauerstoff-Isotopenkurve des Kerns SL152 basiert auf *Globerigerinoides ruber*, diejenige der Kerne SL123 und SL148 auf einem Komposit verschiedener planktischer Foraminiferenarten, angepasst an *G. ruber* (pink) durch die Subtraktion des mittleren Vitaleffekts (Kuhnt et al. 2007). Zwei Datenpunkte aus dem Kern SL152 (Fragezeichen) korrelieren nicht mit den Werten des Nachbarkerns GeoTü SL148.

Ab 11,2 ka bis 10,2 ka BP ist *Lingulodinium machaerophorum* kurzfristig das dominierende Dinozysten-Taxon (Abb. 5.2.). Der rapide Anstieg der *L.-machaerophorum*-Prozente fällt zeitlich mit dem Einsetzen des Schmelzwasserpulses 1B (vgl. Abb. 5.7) zusammen. *L. machaerophorum* ist ein vorwiegend ästuarines bis neritisches Taxon (Harland 1983). Möglicher Weise herrschten durch den Schmelzwasserpuls 1b im Berg-Athos-Becken kurzzeitig optimale Bedingungen für diese Art, die wenig später durch den weiteren Meeresspiegelanstieg und die mit der S1-Sedimentation beginnende Stratifizierung der Wassersäule wieder beendet wurden. Ab ~10,2 ka ist die temperatur- und salinitätstolerante Gattung *Operculodinium* (Combourieu-Nebout et al. 1998, Marret & Zonneveld 2003) zeitweise dominierend. Mit dem Übergang zum S1-Intervall (~9,6 ka bis ~9,5 ka BP) nehmen die prozentualen Anteile von *Operculodinium* jedoch rapide ab. Einen ähnlichen Rückgang zeigt *Operculodinium* z.B. vor dem Einsetzen der Ablagerung des S1 in der südlichen Adria (Combourieu-Nebout et al. 1998). Das S1-Intervall wird von *Spiniferites*-Arten dominiert. Zysten heterotropher Taxa zeigen maximale prozentuale Werte (s.o.). Dies deutet auf einen erhöhten Nährstoffeintrag hin. Die relativ hohen Anteile des Warmwasserindikators *I. aculeatum* (Combourieu-Nebout et al. 1998) während des Holozäns indizieren höhere Oberflächenwasser-Temperaturen als zur Zeit des LGM. Der Kaltwasserindikator *S. elongatus* ist während des S1-Intervalls nur in zwei Proben nachgewiesen, von denen eine in der Hauptunterbrechung des S1 liegt. Dies deutet ebenfalls auf relativ hohe Oberflächenwassertemperaturen während der Ablagerung des S1 hin.

Die magSus ist während der Ablagerung des S1 (zwischen ~9,6 und ~7,0 ka BP; Abb. 5.7) besonders gering, da während dieses Intervalls nicht magnetisierbare, organogene Bestandteile die Sedimente dominieren. Dies wird auch durch die Helligkeit des Sediments deutlich, die am Übergang zum S1-Intervall rapide sinkt und auf einen hohen Gehalt an organischem Kohlenstoff während der Sapropelablagerung hinweist. Eine bereits beschriebene (z.B. Rohling et al. 1997) mehrhundertjährige Unterbrechung des S1 wird durch eine höhere Sedimenthelligkeit zwischen ~8,4 und ~8,0 ka BP repräsentiert. Diese Unterbrechung trennt die beiden Sapropel-Intervalle S1a und S1b (Abb. 5.7). Darüber hinaus weisen die Sedimenthelligkeitswerte auf zwei weitere, kurze Intervalle (von ~8,8 bis ~8,6 ka BP und von ~7,4 bis ~7,2 ka BP) innerhalb von S1a bzw. S1b hin, in denen offenbar weniger Material mit organischem Kohlenstoff sedimentiert wurde. Möglicher Weise wurde während dieser Intervalle die Zirkulation in der Nordägäis leicht verstärkt. Die S1-Unterbrechungen werden auch durch kurzzeitige Anstiege der Anteile von *Operculodinium* und Rückgänge der Anteile von *Spiniferites*-Arten an der Dinozysten-Vergesellschaftung repräsentiert.

Im terrestrischen Milieu geht dem Intervall der S1-Ablagerung ein rapider Anstieg der AP-Anteile zwischen ~10,3 und ~9,6 ka BP voraus, was auf eine ständig steigende Humidität hinweist. Eine kurzfristige Ausbreitung von Steppenelementen um ~9,8 ka BP deutet auf einen kurzen Klimarückschlag hin. Während der Sapropelablagerung (~9,6 bis ~7,0 ka BP) indizieren hohe AP- und niedrige SEP-Anteile hohe Niederschlagsmengen im nördlichen Randbereich der Ägäis. Der hohe Anteil des *Quercus-ilex*-Pollen am gesamten *Quercus*-

Pollen spricht insbesondere für feuchte Winter (vgl. Kap. 8.5; Kotthoff et al. im Druck). Rückgänge der AP-Anteile bei ~8,7, ~8,1 und ~7,3 ka BP deuten darauf hin, dass die S1-Unterbrechungen mit niedrigeren Niederschlagsmengen zusammenhängen. Der besonders ausgeprägte Rückgang der AP-Anteile bei ~8,1 ka BP ist ebenso wie die besonders ausgeprägte Unterbrechung des S1 zwischen ~8,4 und ~8,0 ka BP vermutlich auf den Einfluss des 8,2-ka-Klimaereignisses zurückzuführen (vgl. Kap. 8.4, 8.5, 8.7; Alley & Ágústsdóttir 2005, Kotthoff et al. eing., im Druck, Pross et al. eing.).

Zum Ende der S1-Ablagerung (ab ~7,0 ka BP) nimmt der AP-Anteil beständig ab und erreicht ein Minimum bei etwa 6,5 ka BP. Weitere Rückschläge erfuhr die Baumvegetation im nördlichen Randbereich der Ägäis bei ~5,6 und ~4,3 ka BP (Kotthoff et al. eing.). Diese Rückschläge sind mit einer kurzfristigen Ausbreitung von Steppenelementen verbunden. Im marinen Bereich ist das Intervall zwischen dem Ende der S1-Sedimentation und heute durch einen Anstieg des Anteils der wärmeliebenden Art *I. aculeatum* (ab ~3 ka BP außerdem *Bitectadinium tepikiense*) an der Dinozysten-Vergesellschaftung charakterisiert. Die dominierenden Taxa bleiben allerdings *Operculodinium* und *Spiniferites*-Arten.

### 5.4 Altersmodelle für Kern Phi2

Die am Kern Phi2 durchgeführten <sup>14</sup>C-Datierungen konnten nicht für die Erstellung eines konsistenten Altersmodells verwendet werden (vgl. Tab. 5.2, Abb. 5.3). Das auf den <sup>14</sup>C-Datierungen basierende Altersmodell weist eine Inkonsistenz auf und legt zusätzlich z.T. rapide Änderungen der Sedimentationsraten nahe, die durch lithologische Befunde nicht unterstützt werden. Nach einer Korrelation des Kerns Phi2 mit dem marinen Kern GeoTü SL152 an Hand der nicht-saccaten Baumpollen- und den kombinierten *Artemisia*- und Chenopodiaceen-Pollendaten (vgl. Kap. 3.6, Abb. 3.6.2) wird deutlich, dass innerhalb des hochauflösend palynologisch untersuchten Bereichs die <sup>14</sup>C-Datierungen von den durch biostratigraphische Korrelation ermittelten Altern um bis zu 0,8 ka abweichen. Diese extremen Abweichungen sind hauptsächlich durch eine Verfälschung der Datierungen zu erklären. <sup>14</sup>C-Datierungen sind für den terrestrischen Bereich weitaus problematischer als für den marinen Bereich (vgl. Rossignol-Strick 1995, Kotthoff et al. eing.; Kap. 8.4, 8.5, 8.7) und können zu signifikant fehlerhaften Altersbestimmungen führen. Bei <sup>14</sup>C-Datierungen an Pflanzenmaterial ist nicht auszuschließen, dass Wurzeln beprobt werden und somit ein scheinbar jüngeres Alter ermittelt wird. Umgekehrt bewirkt der Hartwassereffekt (z.B. Peglar et al. 1984, Rossignol-Strick 1995), dass Datierungen im terrestrischen Bereich deutlich zu hohe Alter ergeben können. Da Karstquellen am Rand des Drama-Beckens eine sehr starke Karbonatzufuhr in das Becken (Christanis 1983) bewirken, ist eine Verfälschung der Alter durch den Hartwassereffekt hier besonders wahrscheinlich.

Tab. 5.2:  $^{14}\text{C}$ -Chronologie des Kerns Phi2, basierend auf  $^{14}\text{C}$ -Messungen. Die Kalibrierung wurde mit Hilfe der Fairbanks 0805 calendar age conversion software (Fairbanks et al. 2005) durchgeführt, die Reservoir-Korrekturen basieren auf Siani et al. (2001).

	Depth (cm)	$^{14}\text{C}$ yr BP	Material/Taxa	Calendar Years BP
Poz-15890	076.0	1950 ± 30 BP	<i>Viviparus contectus</i> shell	1896 ± 30
Poz-15891	179.0	4200 ± 40 BP	<i>Oxyloma elegans</i> shell	4782 ± 68
Poz-15893	251.5	3890 ± 130 BP	<i>Bithynia leachii</i> shell (only 0.06 mg C)	4318 ± 190
Poz-15894	340.5	5790 ± 40 BP	<i>Oxyloma elegans</i> shell	6599 ± 58
Poz-15895	418.5	6460 ± 50 BP	<i>Viviparus contectus</i> shell	7382 ± 51
Poz-16293	528.0	8320 ± 50 BP	plant structure	9347 ± 79
Poz-16294	662.5	9990 ± 50 BP	Peat	11432 ± 128
Poz-16295	885.8	23330 ± 150 BP	Peat	27863 ± 181

Daher wurde einem größtenteils auf biostratigraphischer Korrelation mit dem marinen Kern GeoTÜ SL152 basierendem Altersmodell der Vorzug gegeben (Tab. 5.3, Abb. 5.4 vgl. Kap. 8.7; Pross et al. eing.). Für den Bereich von 6,75 bis 4,15 m Teufe basiert dieses Altersmodell auf sieben biostratigraphischen Korrelationspunkten (Tab. 5.3). Zwischen den Korrelationspunkten wurde linear interpoliert. Für den Bereich von 4,55 bis 4,15 m Teufe wurde ausgehend von den Korrelationspunkten bei 4,55 und 4,866 m Teufe linear extrapoliert. Das Altersmodell für den Kernabschnitt zwischen 6,75 und 7,60 m Teufe wurde durch lineare Interpolation zwischen dem Korrelationspunkt bei 6,75 m und der PhT2-Tephra bei 7,59 m Teufe erstellt (Pross et al. 2007). Die PhT2-Tephra korreliert mit der Kap-Riva-Eruption von Santorini bei ~22 ka BP (Margari et al. 2007) und mit der Y-2-Tephra im Mittelmeer (Wulf et al. 2002).

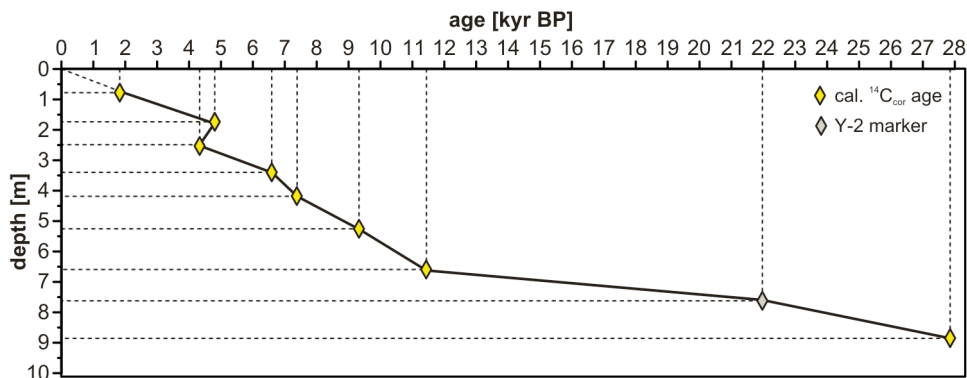


Abb. 5.9. Auf kalibrierten und Reservoir-korrigierten  $^{14}\text{C}$ -Datierungen (gelbe Rauten) basierendes Altersmodell des Kerns Phi2. Die graue Raute markiert die Position der PhT2-Tephra im Kern Phi2. Diese korreliert mit der auf ~22 ka BP datierten Y-2-Tephra aus dem Mittelmeer (Wulf et al. 2002, Margari et al. 2007, Pross et al. 2007).

Tab. 5.3: Chronologie des Kerns Phi2, basierend auf biostratigraphischer Korrelation mit dem Kern GeoTü SL152 und der PhT2-Tephra (z.B. Margari et al. 2007). Die Alter des Kerns GeoTü SL152 basieren auf Interpolation zwischen kalibrierten und Reservoir-korrigierten <sup>14</sup>C-Messungen.

Phi2 Depth [cm]	GeoTü SL152 Depth [cm]	GeoTü SL152 age [ka]	PhT2-Tephra Alter [ka]
455	274	7.19±42	-
486.6	291	7.84±38	-
500	297	8.07±43	-
545	321	8.81±51	-
600	370,5	10.37±50	-
620	395,5	11.29±54	-
675	455,5	12.66±61	-
759	-	-	21.95

Das so entwickelte Altersmodell ist deutlich konsistenter als das auf <sup>14</sup>C-Altern basierende (vgl. Abb. 5.9 und 5.10). Obwohl der Abstand zwischen dem Korrelationspunkt bei 6,75 m und der PhT2-Tephra sehr groß ist, zeigt die gute Korrelation der Pollenkurven beider Kerne für den Bereich zwischen 12,6 und 21 ka BP (Abb. 5.11), dass auch hier eine lineare Interpolation gerechtfertigt ist.

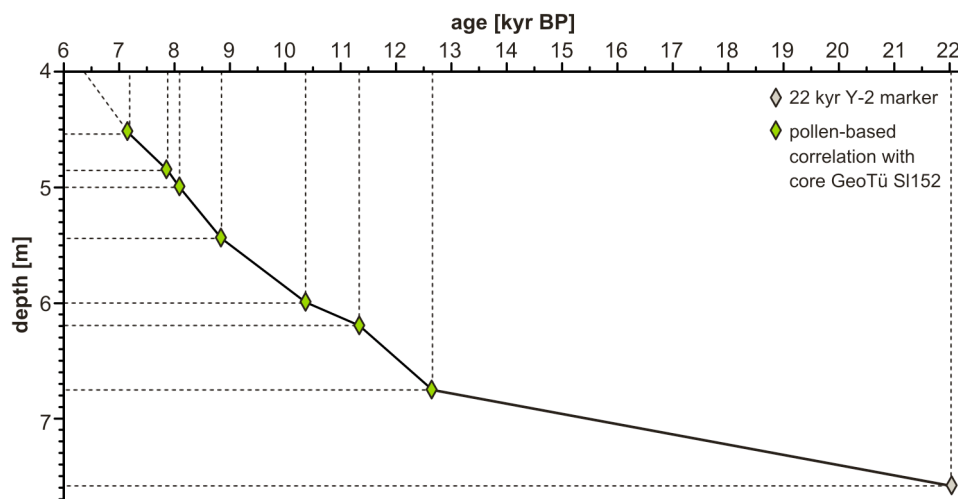


Abb. 5.10. Altersmodell des Kerns Phi2. Das Altersmodell basiert überwiegend auf biostratigraphischen Korrelationspunkten (grüne Rauten) zwischen dem Kern Phi2 und dem marinen Kern GeoTü SL152 (vgl. Kap. 8.7; Pross et al. 2007). Die graue Raute markiert die Position der PhT2-Tephra im Kern Phi2. Diese korreliert mit der auf ~22 ka BP datierten Y-2-Tephra aus dem Mittelmeer (Wulf et al. 2002, Margari et al. 2007, Pross et al. 2007).

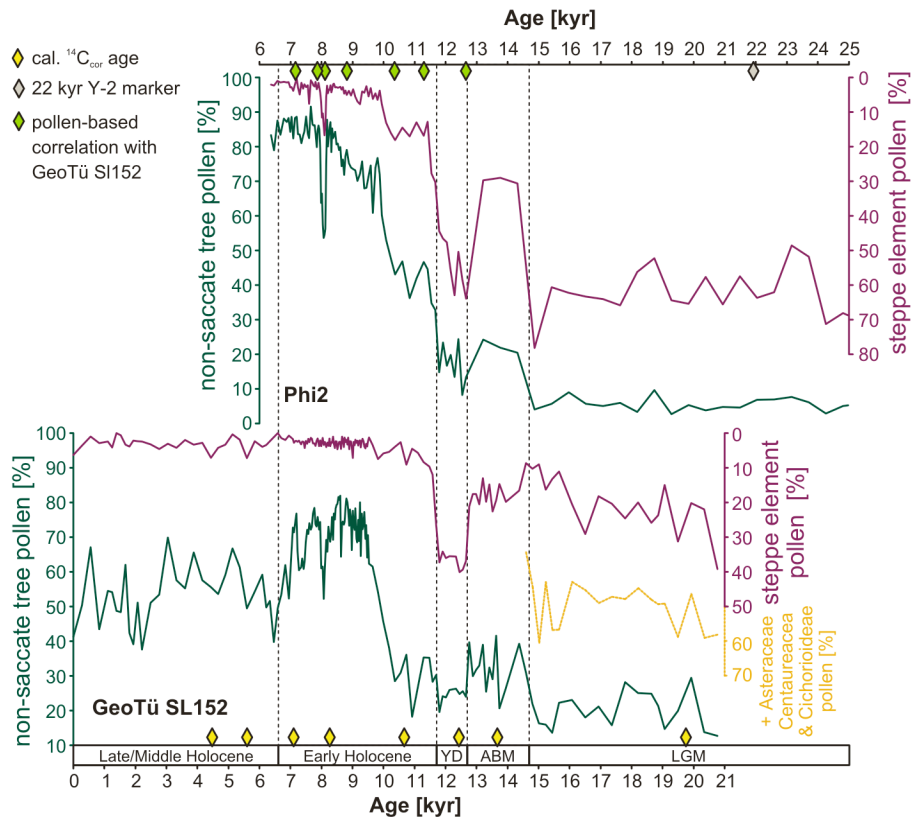


Abb. 5.11. Korrelation der Kerne GeoTü SL152 (Berg-Athos-Becken) und Phi2 (Drama-Becken). Das Altersmodell des Kerns GeoTü SL152 basiert auf acht kalibrierten  $^{14}\text{C}$ -Altern (Reservoir-korrigiert; gelbe Rauten). Das Altersmodell des Kerns Phi2 basiert für das Intervall von ~7 bis 12,66 ka BP auf Korrelationspunkten mit den Laubbaum- und Steppenelementpollen des Kerns GeoTü SL152 (vgl. Kap. 8.7 Abb. 2) und für das Intervall zwischen 12,66 und 22 ka BP auf dem tiefsten biostratigraphischen Korrelationspunkt und der mit dem Y-2-Tephra-Marker (z.B. Margari et al. 2007) korrelierenden Phi2-Tephra. YD = Jüngere Dryas, ABM = Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadial-Komplex.

### 5.5 Vegetationsentwicklung im Drama-Becken (nördliches Hinterland der Ägäis)

Das LGM (~22 ka bis ~14,8 ka BP) wird im Kern Phi2 von Steppenelementen (Chenopodiaceae ~10%, *Artemisia* ~50% Anteil am Gesamtpollen) dominiert (Abb. 5.12). Die wichtigsten Baumtypen sind *Pinus* (>10%) und *Betula* (~2%). Die Landschaft war demnach von einigen *Pinus*-Beständen abgesehen kaum bewaldet, und das Klima war sehr trocken und kühl. Der Zeitraum von ~17,8 bis ~14,8 stellt ein besonders kühles bzw. trockenes Intervall mit einem konstant über 60% liegenden SEP-Anteil dar.

Der MBA-Komplex ist in Tenaghi Philippon im Vergleich zum LGM durch höhere Anteile von *Quercus*-Pollen zwischen ~14,8 und ~12,7 ka BP repräsentiert. Obwohl der Anteil der gesamten Baumpollen höher ist als der der Steppenelemente, bleiben Chenopodiaceen (~5%) und besonders *Artemisia* (>20%) häufige Taxa. *Juniperus* zeigt zum

ersten Mal signifikante Anteile am Gesamtpollen. Die Vegetationsentwicklung deutet auf humideres Klima im Vergleich zum LGM hin. Der MBA-Komplex ist in Tenaghi Philippon weiterhin durch einen rapiden Anstieg von Wasserpflanzen, insbesondere Typhaceen geprägt, was die Annahme zunehmend humiderer Klimabedingungen unterstützt.

In der folgenden YD gehen die prozentualen Anteile der meisten Wasserpflanzen wieder zurück. Einen besonders starken Rückgang zeigt *Pinus*-Pollen. Steppenelemente nehmen hingegen zu. Während der Chenopodiaceae-Pollen dabei höhere prozentuale Anteile erreicht als im Pleniglazial (~15%), bleibt der Anteil des *Artemisia*-Pollens geringer (~30 bis ~40%). Der Anteil der Laubbäume bleibt in etwa auf demselben Niveau wie während des MBA-Komplexes. Die YD im Drama-Becken war demnach zwar eine sehr trockene Phase, dabei aber humider als das Pleniglazial. Die hohen Anteile von Chenopodiaceae-Pollen sind vermutlich zum Teil auf die Besiedlung des Uferbereichs im Drama-Becken durch Chenopodiaceen zurückzuführen und stellen damit ein partiell lokales Vegetationssignal dar. Zum Ende der YD zeigt der Anteil der Rohrkolbengewächse (Typhaceae) in Tenaghi Philippon rapide Anstiege. Während der YD sind Lemnaceen besonders stark im Pollendatensatz repräsentiert. Außerdem sind Algen der Gattung *Pediastrum* sehr häufig. Offenbar beeinflusste die Klimaveränderung während der YD die lokale (semi-)aquatische Vegetation stark und löste Wasserstandsschwankungen aus.

Zwischen ~11,5 und ~9,0 ka BP breiten sich Laubbäume wie *Quercus*, *Ulmus* und *Tilia* im Gebiet des Drama-Beckens schnell aus, ferner tritt zum ersten Mal die wärmeliebende Gattung *Pistacia* im analysierten Teil des Profils auf. Dies deutet auf eine schnelle Klimaänderung mit humideren Bedingungen zu Beginn des Holozäns hin. Während die holozäne Reforestation allerdings in Mitteleuropa schon um etwa 11,5 ka BP abgeschlossen war (Litt et al. 2001), herrschte im Gebiet des Drama-Beckens zwischen ~11,0 und ~9,8 ka BP eine Trockenheitsphase, die eine dichte Bewaldung verhinderte. Diese Phase wird vor allem durch hohe Chenopodiaceae-Prozente, außerdem durch hohe Anteile von *Artemisia* und anderen Asteraceae am Gesamtpollen reflektiert. Gramineae-Pollen ist um ~11 ka BP besonders häufig. Dieses Signal und der gleichzeitige Rückgang des Laubbaumpollen sind vermutlich lokale Auswirkungen des 11,2-ka-Klimaereignisses (z.B. Hoek & Bos 2007, Bos et al. 2007). Die großen Mengen an *Allium*-Pollen um ~10 ka BP und die Schwankungen zwischen ~11,8 ka und ~9,2 ka stehen vermutlich mit erneuten Wasserspiegelschwankungen im Zusammenhang. Eine dichte Bewaldung wurde im Gebiet des Drama-Beckens erst um ~9,6 ka BP durch humidere Bedingungen möglich. Ab diesem Zeitpunkt tritt auch das wärmeliebende Taxon *Pistacia* regelmäßig im Pollenprofil auf.

Ab ~9,4 ka bis ~7,5 ka BP indizieren die Anteile nicht-saccaten AP zwischen ~70 und ~80% ein sehr humides Klima im Drama-Becken. Einige kurzfristige Rückgänge des nicht-saccaten AP und gleichzeitige Anstiege des SEP deuten allerdings auf rapide Klimarückschläge hin. Der bedeutendste dieser Rückschläge liegt zwischen ~8,2 ka und ~8,0 ka BP (nicht-saccater AP sinkt um >30%) und ist die lokale Ausprägung des 8,2-ka-Klimaereignisses (z.B. Rohling & Pälike 2005, Alley & Ágústsdóttir 2005). Dieses Ereignis wird in Tenaghi Philippon nicht nur durch den Anstieg von Steppenpflanzen wie

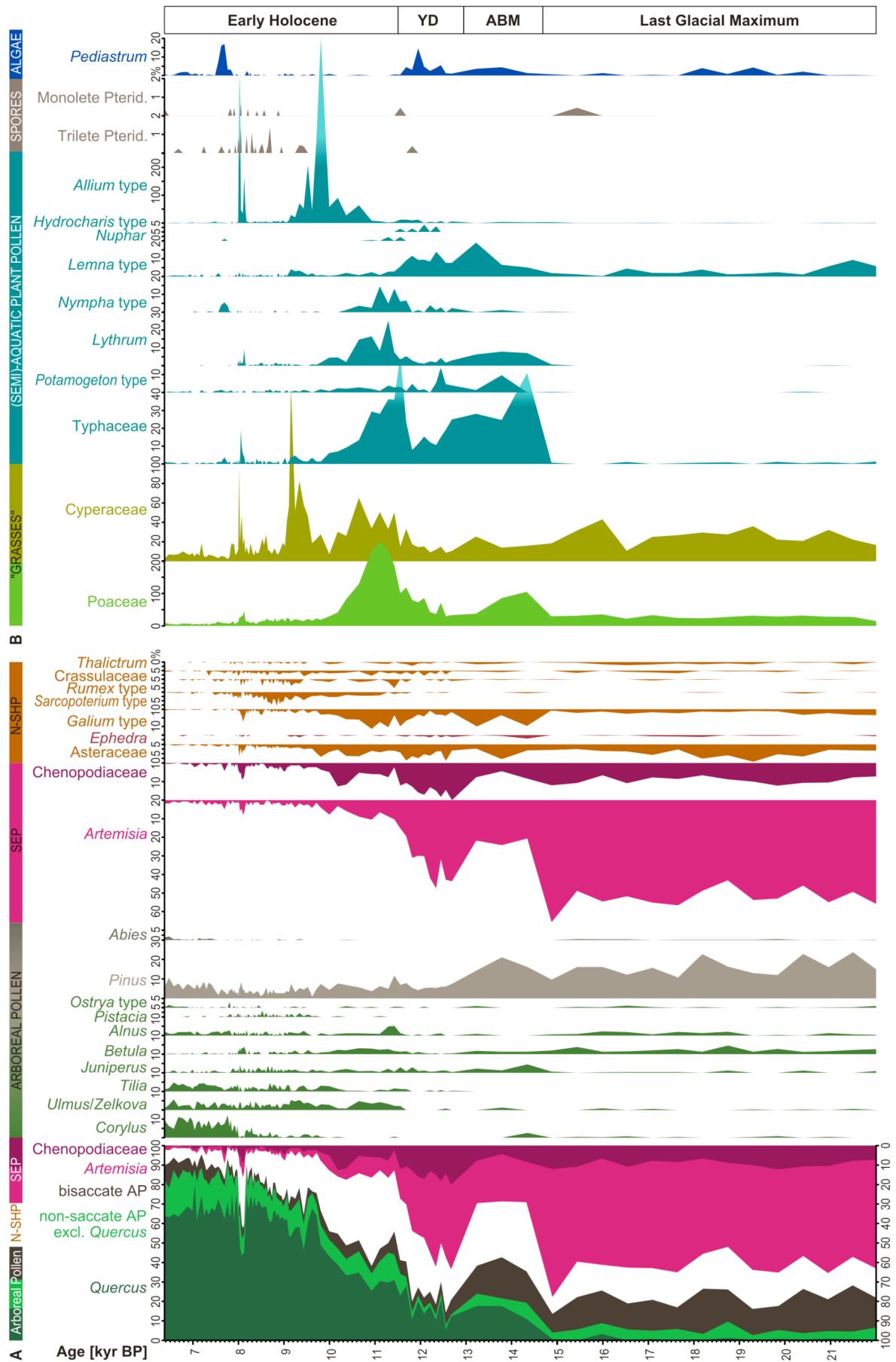
Chenopodiaceen, *Artemisia* und *Ephedra* und einen Rückgang der wärmeliebenden Laubbaum-Taxa, sondern auch durch besonders hohe Anteile an *Betula*-Pollen und durch rapide Schwankungen der Anteile (semi-)aquatischer Taxa wie Typhaceen, *Lythrum* und *Allium* repräsentiert. Diese Schwankungen sind vermutlich auf Wasserspiegel-Änderungen im Drama-Becken zurückzuführen. Bereits bei ~8,0 ka BP entspricht die Pollenvergesellschaftung des Drama-Beckens wieder weitestgehend derjenigen vor dem Klimarückschlag. Allerdings gewinnt *Corylus* im Verhältnis zu den übrigen Laubbäumen an Bedeutung. Eine ausführliche Analyse des 8,2-ka-Klimaereignisses in Tenaghi Philippon wird in Kap. 8.7 (Pross et al. eing.) vorgenommen. Ein weiterer holozäner Klimarückschlag, repräsentiert durch einen kurzfristigen AP-Rückgang und einen Anstieg des SEP, folgte ~0,5 ka später. Auch dieses kurzfristige Ereignis wirkte sich offenbar signifikant auf die Hydrologie des Drama-Beckens aus, wie rapide Anstiege des *Nympha*-Pollen und die Ausbreitung der Süßwasseralgae *Pediastrum* anzeigen. Im Vergleich zum 8,2-ka-Klimaereignis sind die klimatischen Veränderungen dieses 7,7-ka-Ereignisses allerdings weniger bedeutend. Dies wird durch den vergleichsweise geringen Rückgang der wärmeliebenden arborealen Taxa angezeigt.

Die Vegetationsentwicklung im Gebiet von Tenaghi Philippon ähnelt der durch andere Pollenprofile aus dem Ägäisraum (z.B. Kopais, Okuda et al. 1999) überlieferten Entwicklung (vgl. Kotthoff et al. eing.; Kap. 8.4). Allerdings sind in dem hier vorgestellten Datensatz aus dem Kern Phi2 mehrere kurzfristige Vegetations- und Klimaänderungen analysierbar (vgl. auch Kap. 8.7; Pross et al. eing.), die in den Profilen von Kopais (z.B. Okuda et al. 1999), Ioannina (z.B. Lawson et al. 2004), Nisi Fen (Lawson et al. 2005) oder im bereits publizierten Pollenprofil von Tenaghi Philippon (Wijmstra 1969) nicht erkennbar sind. Selbst mittelfristige Klimaereignisse wie die YD oder das Allerød-Intervall konnten in den oben genannten Profilen auf Grund zu geringer zeitlicher Auflösung und problematischer Altersmodelle nicht eindeutig identifiziert werden (z.B. Lawson et al. 2004 und 2005, Kotthoff et al. eing., Lawson mündl. Mitt.).

Abb. 5.12. Pollenprozentage aus dem Kern Phi2. Die prozentualen Anteile basieren auf dem gesamten terrestrischen Pollen. "Steppe elements" beinhalten *Artemisia* und Chenopodiaceae (*Ephedra* wurde hier aufgrund seiner geringen Häufigkeit im Pollenrecord nicht in die Steppenelemente einbezogen). *Artemisia*, Cichorioideae und *Centaurea* sind von den Asteraceae ausgeschlossen. ABM = Allerød-Bølling-Meiendorf-Interstadialkomplex, YD = Jüngere Dryas, N-SHP = Krautpollen ohne Steppenelemente, SEP = Steppenelement-Pollen.



# 5 Ergebnisse und zusammenfassende Diskussion



## 5.6 Zusammenfassende Diskussion: Vergleich der marinen und terrestrischen Befunde

Im Rahmen der vorliegenden Dissertation wurden spätglaziale und holozäne Palynomorphen-Vergesellschaftungen aus einem marinen und einem terrestrischen Kern aus dem nördlichen Ägäisraum analysiert. Mit dem Ziel, kurz- und mittelfristige Klimaänderungen zu untersuchen, wurde bei beiden Kernen vor allem innerhalb des Sapropel-S1-Intervalls (~9,6 bis ~7,0 ka BP) eine sehr hohe zeitliche Auflösung der palynologischen Analysen (60 bis 30 Jahre in beiden Kernen) erreicht.

Die Vegetationsentwicklung im Ägäisraum wurde während der vergangenen 20 ka offenbar primär von der jeweils zur Verfügung stehenden Feuchtigkeit kontrolliert. Während des Pleniglazials zwischen ~20 ka und ~14,6 ka BP wurden die Randbereiche der Ägäis von Steppenvegetation dominiert, was kühle und vor allem trockene Bedingungen anzeigt. Ein Trockenheits- und Kältemaximum zwischen ~18 und ~16 ka BP im terrestrischen Bereich (in beiden Kernen deutlich repräsentiert) ging mit besonders geringen Oberflächenwassertemperaturen in der nördlichen Ägäis einher. Der Datensatz des Kerns GeoTü SL152 zeigt, dass während des Pleniglazial offen liegende Schelfflächen von einer *Pinus*-dominierten Vegetation besiedelt wurden, bis der Schelf während des anschließenden MBA-Komplexes durch den Schmelzwasserpuls MWP-1A überflutet wurde. Diese Hypothese wird dadurch unterstützt, dass im Pollenprofil des terrestrischen Kerns Phi2 nur ein vergleichsweise geringer Rückgang des *Pinus*-Pollens ab etwa 13,8 ka BP dokumentiert ist. Die Lage des Kerns Phi2 im Drama-Becken war zu dieser Zeit vermutlich ~50 km von der Küste entfernt (heute ~13 bis ~30 km).

Während des MBA-Komplexes waren die Bedingungen im nördlichen Ägäisraum etwas humider als während des Pleniglazials. Das lokale Klima im Drama-Becken war offenbar trockener als das generelle Klima im nördlichen Ägäisraum, da die SEP-Anteile im Kern Phi2 während dieses Intervalls deutlich höher sind als im Kern GeoTü SL152, obwohl im Pollenprofil des Kerns Phi2 bisaccate Taxa in der Bezugssumme enthalten sind.

Während der YD (12,7 ka bis 11,7 ka BP) war das Klima mindestens ebenso arid wie während des Pleniglazials. Beide untersuchte Kerne lassen einen rapiden Anstieg der SEP-Anteile erkennen. Das für dieses Intervall zeitlich höher aufgelöste Pollenprofil des Kerns GeoTü SL152 zeigt, dass sich Steppenpflanzen innerhalb von ~0,1 ka BP ausbreiteten. Gerade die Anfangsphase der YD muss besonders trocken gewesen sein, wie die besonders hohen SEP-Anteile bei ~12,6 ka BP indizieren. *Ephedra* zeigt während der YD sogar deutlich höhere Anteile am Gesamtpollen als im Pleniglazial. Im Kern Phi2 ist *Ephedra* verglichen mit dem Kern GeoTü SL152 unterrepräsentiert. Möglicher Weise sind die hohen Anteile von *Ephedra*-Pollen im marinen Profil z.T. darauf zurückzuführen, dass Pollen dieses Taxons von den Stränden der Athos-Halbinsel in großen Mengen eingeweht wurden. Zieht man den niedrigeren Meeresspiegel in Betracht, kann ein Teil der *Ephedra*-Populationen auch im Schelfgebiet gewachsen sein (vgl. Kotthoff et al. eing.; Kap. 8.4). Die Dinozysten-Vergesellschaftung indiziert, dass die Oberflächenwassertemperaturen in der Nordägäis während dieser Zeit beinahe ebenso gering wie während des Pleniglazials waren.

Auch nach der YD war die Humidität zu gering, um eine Wiederbewaldung zu ermöglichen, wie sie in Mitteleuropa und dem westlichen Mittelmeergebiet bereits ab 11,5 ka BP stattfand (z.B. Litt et al. 2001, 2003). Vielmehr zeigen die Pollendaten beider Kerne einen Vegetationsrückschlag um ~11,0 ka BP, der zeitlich mit dem z.B. aus den Niederlanden (Rammelbeek-Oszillation; z.B. Bos et al. 2007, Hoek & Bos 2007) und Italien (Magny et al. 2007) nachgewiesenen 11,2-ka-Klimaereignis korreliert; dieser Rückschlag war im Drama-Becken besonders intensiv. Im marinen Kern GeoTü SL152 wird er durch einen leichten Anstieg der SEP-Anteile, vor allem aber durch besonders hohe Anteile von Cichorioideae- und *Centaurea*-Pollen repräsentiert. Die holozäne Wiederbewaldung setzte im östlichen Ägäisraum erst ab 10,2 ka BP ein. Sie wurde durch einen sukzessiven Anstieg der Winterniederschläge ermöglicht. Allerdings kam es um 9,8 ka BP nochmals zu einer kurzfristigen Klimaverschlechterung, die im Kern GeoTü SL152 durch einen positiven Ausschlag der SEP-Anteile überliefert ist. Im Vergleich zum 11,2-ka- und zum 8,2-ka-Klimaereignis war dieses 9,8-ka-Klimaereignis zwar weniger stark ausgeprägt, es deutet jedoch darauf hin, dass den Klimarückschlägen während der YD und des frühen Holozäns möglicherweise eine 1,5-ka-Zyklus zu Grunde liegt.

Sowohl der deutliche Anstieg der Winterniederschläge im Ägäisraum von ~10,2 ka bis ~9,5 ka BP (Kotthoff et al. im Druck; Kap. 8.5) als auch ein Rückgang nach 7,0 ka BP stehen offenbar mit der Ablagerung des Sapropels S1 (zwischen 9,6 und 7,0 ka BP) in direktem Zusammenhang. Vermutlich trugen die Niederschläge in den nördlichen Randbereichen der Ägäis zu dem für die Bildung des S1 in der Ägäis nötigen erhöhten Süßwassereintrag entscheidend bei (Kotthoff et al. im Druck). Die relativ humiden und milden Winterbedingungen während der Ablagerung des S1 wurden durch kurzfristige Klimaereignisse unterbrochen. Diese Ereignisse sind durch wiederholte Vegetationsrückschläge bei ~9,3 ka, ~8,7 ka, ~8,2 ka und ~7,6 ka BP dokumentiert (Kotthoff et al. eing.; Kap. 8.4). Das stärkste Ereignis zwischen ~8,4 ka und ~8,0 ka BP ist der regionale Ausdruck des 8,2-ka-Ereignisses (z.B. Mayewski et al. 2004, Rohling & Pälike 2005, Alley & Ágústsdóttir 2005), das ein nordatlantisches Klimasignal darstellt und einen Einfluss auf die Entwicklung neolithischer Kulturen im Nahen Osten hatte (z.B. Weninger et al. 2006; vgl. Kap. 2.4). Die Unterbrechung des S1 zwischen ~8,4 und ~8,0 ka BP ist eng mit diesem Klimarückschlag verknüpft (Kotthoff et al. im Druck; Kap. 8.5). Besonders starke Auswirkungen hatte das 8,2-ka-Ereignis auf die Vegetationsentwicklung im Drama-Becken. Hier zeigen die AP-Anteile an der Pollenvergesellschaftung einen viel deutlicheren Rückschlag als im Profil des Kerns aus dem Berg-Athos-Becken, darüber hinaus steigen die SEP-Anteile viel deutlich an. Das an Hand der MAT-Methode rekonstruierte extreme Absinken der Sommer- und Wintertemperaturen im Drama-Becken innerhalb der nördlichen Randbereiche der Ägäis ist zum Teil auf lokale mesoklimatische Effekte (verstärkte kalte Fallwinde) zurückzuführen (Pross et al. eing.).

Während der Ablagerung des S1 wurde die Klimaentwicklung weniger vom Klimasystem der hohen Breiten beeinflusst als vielmehr vom Monsunsystem der niederen Breiten (Kotthoff et al. im Druck; Kap. 8.5). Allerdings war die Intensität des Sibirischen

Hochs während des frühen Holozäns und nach dem S1-Intervall offenbar ein wichtiger Faktor für das Winterklima im nördlichen Ägäisraum. Vom Sibirischen Hoch verursachte Einbrüche kalter Luftmassen während des Winters und Frühjahrs in den Ägäisraum führten wiederholt zu einem Rückgang des Süßwassereintrags in die Nordägäis und/oder zu verstärkter Abkühlung des Oberflächenwassers. Ein Anstieg der Häufigkeit und/oder Intensität dieser Einbrüche verursachte in der Nordägäis eine intensivierete Zirkulation und führte damit zu einer verstärkten Durchlüftung des Tiefenwassers und zum Ende der S1-Ablagerung um ~7,0 ka BP (Kotthoff et al. im Druck).

Der Vergleich zwischen der überregionalen Vegetations- und Klimaentwicklung über den Zeitraum von ~20 ka bis ~6,5 ka BP im Randbereich der Nordägäis (Kern GeoTü SL152; Kotthoff et al. eing., im Druck) mit der regionalen Entwicklung im Drama-Becken (Kern Phi2; Pross et al. 2007, Pross et al. eing.) macht deutlich, dass das Klima im Drama-Becken beinahe durchgehend arider und vermutlich kühler war. Dies wird durch den durchgehend höheren SEP-Anteil im Kern Phi2 belegt. Außerdem stellen sich (bei ausreichender zeitlicher Auflösung) Übergänge zwischen Warmphasen und Kälteeinbrüchen wie dem 8,2-ka-Klimaereignis im Klimaarchiv von Tenaghi Philippon viel rapider dar als im Pollenprofil des marinen Kerns SL152. Diese Besonderheiten des Tenaghi-Philippon-Klimaarchivs sind vermutlich auf mesoklimatische Effekte zurückzuführen (vgl. Kap. 8.7; Pross et al. eing.). Für das jüngere Holozän stehen aus dem Kern Phi2 bisher nur Pollendaten in niedriger Auflösung zur Verfügung (vgl. Kap. 8.6). Daher ist ein Vergleich mit dem marinen Kern nicht möglich. Das Pollenprofil des Kerns GeoTü SL152 zeigt, dass die Vegetation in den Randbereichen der Ägäis weitere Rückschläge bei ~6,5 ka, ~5,6 ka und ~4,3 ka BP erfuhr. Die auch durch relativ hohe SEP-Anteile repräsentierten Einbrüche bei ~5,6 ka und ~4,3 ka BP sind wie die YD und das 8,2-ka-Ereignis mit rapiden Klimaänderungen in der gesamten Nordhemisphäre korrelierbar, die großen Einfluss auf Hochkulturen in Nordostafrika und im Mittleren Osten hatten (z.B. Weiss et al. 1993, Weiss & Bradley 2001, Krom et al. 2002).

## 6 Ausblick

Für das frühe Holozän konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit in einem terrestrischen und einem marinen Kern eine ausreichende zeitliche Auflösung erzielt werden, um die Auswirkungen abrupter Klimavariationen wie dem 8,2-ka-Ereignis auf die Vegetation im östlichen Mittelmeerraum detailliert zu untersuchen. Hingegen besteht für den Meiendorf-Bølling-Allerød-Interstadialkomplex und die folgende Jüngere Dryas noch ein Bedarf an hochauflösenden Daten. In den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Kernen GeoTü SL152 aus der Nordägäis und Phi2 aus dem Drama-Becken konnten beide Intervalle eindeutig erkannt und in einer hundert- bis mehrhundertjährigen Auflösung analysiert werden (vgl. Kotthoff et al. eing., im Druck, Pross et al 2007, eing.). Beide Kerne sind darüber hinaus bestens geeignet, um eine noch höhere zeitliche Auflösung zu erreichen und kurzfristige klimatische und ökologische Änderungen innerhalb des Meiendorf-Allerød-Bølling-Interstadialkomplexes zu analysieren. Eine solche Analyse ist umso wichtiger, da in anderen bedeutenden terrestrischen Klimaarchiven aus dem östlichen Mittelmeerraum beide Intervalle bislang nicht eindeutig identifiziert werden konnten (Okuda et al. 1999, 2001, Tzedakis et al. 1999, Digerfeldt 2000, Lawson et al. 2004, 2005).

Im östlichen Mittelmeerraum stehen mit den Pollenarchiven von Kopais, Xinias, Nisi Fen oder Ioannina (z.B. Okuda et al. 1999, Digerfeldt et al. 2000, Lawson et al. 2004, 2005) weitere terrestrische Klimaarchive zur Verfügung, die hochauflösend bearbeitet werden können. Um die Natur des Übergangs vom letzten glazialen Maximum zum Holozän und kurzfristiger Klimaereignisse innerhalb des Holozäns im Mittelmeerraum noch besser verstehen zu können, sollten diese Archive in einer ähnlich guten zeitlichen Auflösung untersucht werden wie die in dieser Arbeit vorgestellten Kerne. Dadurch ließen sich präzisere, regional differenzierte Aussagen über die Auswirkungen übergeordneter Klimaschwankungen auf verschiedene Naturräume (Gebirge, Flachland, Küstenbereich) treffen. Eine derartige Analyse hätte das Potenzial, die Auswirkungen zukünftiger, anthropogen verursachter Klimaschwankungen detailliert abschätzen zu können. Sofern für die verschiedenen Klimaarchive ausreichend gute Altersmodelle entwickelt werden können, ließen sich darüber hinaus raumzeitliche Abfolgen bei der Einflussnahme der übergeordneten Klimasysteme (z.B. NAO und Monsunsystem) auf den Mittelmeerraum erkennen. Für zukünftige Untersuchungen am Kern Phi2 sind  $^{14}\text{C}$ -Datierungen an Pollenkörnern nicht-aquatischer Taxa geplant, um Fehlerquellen wie den Hartwassereffekt oder die Beprobung nicht identifizierten Pflanzenmaterials zu vermeiden. Diese Vorgehensweise könnte auch auf weitere terrestrische Pollenprofile im östlichen Mittelmeerraum angewendet werden.

Für die Voraussage der natürlichen Klimaentwicklung (ohne anthropogenen Einfluss) während des gegenwärtigen Interglazials bietet sich neben der Analyse der Klimavariabilität im frühen Holozän der Vergleich mit der Klimavariabilität während vergangener Glaziale und Interglaziale an (z.B. Kukla et al. 2002, Ruddiman 2005, Müller & Pross im Druck). Der Kern Phi2 bietet für einen solchen Vergleich gute Voraussetzungen, erlaubt auf Grund seiner terrestrischen Lage naturgemäß jedoch keine Land-Meer-Korrelation. Demgegenüber sind

die Sedimente aus dem Berg-Athos-Becken vermutlich ein geeignetes marines Archiv für die palynologisch basierte Land-Meer-Korrelation während vergangener Interglaziale. Allerdings ist die Teufe, die mit Schwerelotkernen wie dem Kern GeoTü SL152 erreicht werden kann, zu gering, um bis in das letzte Interglazial vorzustoßen. Benötigt würden hierfür extrem lange Schwerelotkerne, wie sie etwa mit dem französischen Forschungsschiff *Marion Dufresne* gewonnen werden können, oder Anstrengungen im Rahmen einer Bohrfahrt des *International Ocean Drilling Program* (IODP). Unter Berücksichtigung der Sedimentationsraten im Kern GeoTü SL152 ist anzunehmen, dass ein aus dem Berg-Athos-Becken entnommener Kern etwa 30 m lang sein müsste, um das Eem-Interglazial (MIS 5e) mit einzuschließen. Ein solcher Kern wäre nicht nur ein ideales Archiv für die Klimaentwicklung im Ägäisraum während der vergangenen 100 ka, sondern würde auch ein marines Referenzprofil für die terrestrischen Klimaarchive dieses Gebiets darstellen.

## 7 Literaturverzeichnis

- Allen, J.R.M., Brandt, U., Brauer, A., Hubberten, H.-W., Huntley, B., Keller, J., Kraml, M., Mackensen, A., Mingram, J., Negendank, J.F.W., Nowaczyk, N.R., Oberhänsli, H., Watts, W.A., Wulf, S., Zolitschka, B., 1999. Rapid environmental changes in Southern Europe during the last glacial period. *Nature* 400, 740-743.
- Alley, R.B., Marotzke, J., Nordhaus, W.D., Overpeck, J.T., Peteet, D.M., Pielke Jr., R.A., Pierrhumbert, R.T., Rhines, P.B., Stocker, T.F., Talley, L.D., Wallace, J.M., 2003. Abrupt Climate Change. *Science* 299, 2005-2010.
- Alley, R.B., Ágústsdóttir, A.M., 2005. The 8k event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews* 24, 1123–1149.
- Aksu, A.E., Yasar, D., Mudie, P.J., 1995. Paleoclimatic and paleoceanographic conditions leading to development of sapropel layer S1 in the Aegean Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 116, 71-101.
- Andrews, J.T., Jennings, A.E., Kerwin, M., Kirby, M., Manley, W., Miller, G.H., Bond, G., MacLean, B., 1995. A Heinrich-like event, H-0 (Dc-0) – source(s) for detrital carbonate in the North Atlantic during the Younger Dryas chronozone. *Paleoceanography* 10, 943-952.
- Ariztegui, D., Asioli, A., Lowe, J.J., Trincardi, F., Vigliotti, L., Tamburini, F., Chondrogianni, C., Accorsi, C.A., Bandini Mazzanti, M., Mercuri, A.M., Van der Kaard, S., McKenzie, J.A., Oldfield, F., 2000. Palaeoclimate and the formation of sapropel S1: inferences from Late Quaternary lacustrine and marine sequences in the central Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158, 215-240.
- Arz, H.W., Lamy, F., Pätzold, J., 2006. A pronounced dry event recorded around 4.2 ka in brine sediments from the northern Red Sea. *Quaternary Research* 66, 432–441.
- Balsam, W.L., Deaton, B.C., Damuth, J.E., 1999. Evaluating optical lightness as a proxy for carbonate content in marine sediment cores. *Marine Geology* 16, 141-153.
- Barber, D.C., Dyke, A., Hillaire-Marcel, C., Jennings, A.E., Andrews, J.T., Kerwin, M.W., Bilodeau, G., McNeely, R., Southon, J., Morehead, M.D., Gagnon, J.-M., 1999. Forcing of the cold event of 8,200 years ago by catastrophic drainage of Laurentide lakes. *Nature* 400, 344-348.
- Bar-Matthews, M., Ayalon, A., Gilmour, M., Matthews, A., Hawkesworth, C.J., 2003. Sea-land oxygen isotopic relationships from planktonic foraminifera and sepleothems in the Eastern Mediterranean region and their implication for paleorainfall during interglacial intervals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 67, 3181-3199.
- Bar-Matthews, M., Ayalon, A., Kaufmann, A., Wasserburg, G.J., 1999. The Eastern Mediterranean paleoclimate as a reflection of regional events: Soreq cave, Israel. *Earth and Planetary Science Letters* 166, 85-95.
- Bar-Yosef, O., 2000. The impact of radiocarbon dating on Old World archaeology: oast achievements and future expectations. *Radiocarbon* 42, 23-39.
- Belfer-Cohen, A., 1991. The Natufian in the Levant. *Annual Reviews of Anthropology* 20, 167-186.
- Berger, A., 1978. Long-term variations of caloric insolation resulting from the earth's orbital elements. *Quaternary Research* 27, 1-29.
- Berger, A.L., Loutre, M.F., 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quaternary Science Reviews* 10, 297–317.
- Beug, H.-J., 2004. Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. Verlag

- Dr. Friedrich Pfeil, München, 542 Seiten.
- Bianchi, G.G., McCave, I.N., 1999. Holocene periodicity in North Atlantic climate and deep-ocean flow south of Iceland. *Nature* 397, 515-517.
- Birks, H.J.B., Birks, H.H., 1980. *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold, London, 289 Seiten.
- Bond, G., Heinrich, H., Broecker, W., Labeyrie, L., McManus, J., Andrews, J., Huon, S., Jantschik, R., Clasen, S., Simet, C., Tedesco, K., Klas, M., Bonani, G., Ivy, S., 1992. Evidence for massive discharges of icebergs into the North Atlantic ocean during the last glacial period. *Nature* 360, 245-249.
- Bond, G., Broecker, W., Johnsen, S., McManus, J., Labeyrie, L., Jouzel, J., Bonani, G., 1993. Correlations between climate records from North Atlantic sediments and Greenland ice. *Nature* 365, 143-147.
- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., deMenocal, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I., Bonani, G., 1997. A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. *Science* 278, 1257-1266.
- Bond, G., Showers, W., Elliot, M., Evans, M., Lotti, R., Hajdas, I., Bonani, G., Johnsen, S., 1999. The North Atlantic's 1-2 kyr climate rhythm: relation to Heinrich Events, Dansgaard/Oeschger cycle and the Little Ice Age. In: Clark, P., Webb, R., Keigwin, I. (Hrsg.). *Mechanisms of Global Climate Change at Millennial Time Scales*, Geophysical Monograph Series, vol. 112. American Geophysical Union, Washington, DC, 35-58.
- Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M.N., Shower, W., Hoffmann, S., Lotti-Bond, R., Hajdas, I., Bonani, G., 2001. Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science* 294, 2130-2136.
- Bos, J.A.A., van Geel, B., van der Plicht, J., Bohncke, S.J.P., 2007. Preboreal climate oscillations in Europe: Wiggle-match dating and synthesis of Dutch high-resolution multi-proxy records. *Quaternary Science Reviews* 26, 1927-1950.
- Bottema, S., Woldring, H., Aytuğ, B., 1993. Late Quaternary vegetation history of Northern Turkey. *Palaeohistoria* 35/36, 13-72.
- Bradbury, J.P., Dean, W.E., Anderson, R.Y., 1993. Holocene climatic and limnologic history of the north-central United States as recorded in the varved sediments of Elk Lake, Minnesota: a synthesis. *Special Paper – Geological Society of America* 276, 309-328.
- Brauer, A., Endres, C., Günter, C., Litt, T., Stebich, M., Negendank, J. F. W., 1999. High resolution sediment and vegetation responses to Younger Dryas climate change in varved lake sediments from Meerfelder Maar, Germany. *Quaternary Science Reviews* 18, 321-329.
- Brauer, A., Allen, J.R.M., Mingram, J., Dulski, P., Wulf, S., Huntley, B, 2007. Evidence for the last interglacial chronology and environmental change from Southern Europe. *Science* 104. 450-455.
- Braun, H., Christl, M., Rahmstorf, S., Ganopolski, A., Mangini, A., Kubatzki, C., Roth, K., Kromer, B., 2005. Possible solar origin of the 1,470-year glacial climate cycle demonstrated on a coupled model. *Nature* 438, 208-211.
- Broecker, W.S., 1994. Massive iceberg discharges as triggers for global climate change. *Nature* 372, 421-424.
- Broecker, W.S., 2006. Was the Younger Dryas triggered by a Flood?. *Science* 312, 1146-1148.
- Bruch, A., Pross, J., 1999. Palynomorph extraction from peat, lignite and coals. In: Jones, T.P., Rowe, N.P. (Hrsg.). *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*. Geological Society, London, 26-30.
- Brush, G.S., Brush, L.M., 1994. Transport and deposition of pollen in an estuary: signature of the



- landscape. In: Traverse, A. (ed.). Sedimentation of organic particles. Cambridge University Press, Cambridge, 33-46.
- Cacho, I., Grimalt, J.O., Pelejero, C., Canals, M., Sierro, F.J., Flores, J.A., Shackleton, N., 1999. Dansgaard-Oeschger and Heinrich event imprints in Alboran Sea paleotemperatures. *Paleoceanography* 14, 698-705.
- Catagay, M.N., Gorur, N., Algan, O., Eastoe, C., Tchapalyga, A., Ongan, D., Kuhn, T., Kuscu, L., 2000. Late glacial-Holocene palaeoceanography of the Sea of Marmara; timing of connections with the Mediterranean and the Black seas. *Marine Geology* 167, 191-206.
- Cheddadi, R., Rossignol-Strick, M. 1995a. Eastern Mediterranean Quaternary paleoclimates from pollen and isotope records of marine cores in the Nile cone area. *Paleoceanography* 10, 291-300.
- Cheddadi, R., Rossignol-Strick, M., 1995b. Improved preservation of organic matter and pollen in Eastern Mediterranean sapropels. *Paleoceanography* 10, 301-309.
- Christanis, K., 1983. Genese und Fazies der Torf-Lagerstätte von Philippi (Griechisch-Mazedonien) als Beispiel der Entstehung einer Braunkohlen-Lagerstätte vom stark telmatischen Typ. Unveröffentlichte Dissertation, Braunschweig.
- Clark, P.U., Mitrovica, J.X., Milne, G.A., Tamisiea, M.E., 2002. Sea level finger printing as a direct test for the source of global meltwater pulse 1a. *Science* 295, 2438-2441.
- Combourieu-Nebout, N., Paterne, M., Turon, J.-L., Siani, G., 1998. A high-resolution record of the last deglaciation in the central Mediterranean Sea: palaeovegetation and palaeohydrological evolution. *Quaternary Science Reviews* 17, 303-317.
- Cramp, A., Collins, M., West, R., 1988. Late Pleistocene-Holocene sedimentation in the NW Aegean Sea: A palaeoclimatic palaeoceanographic reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 68, 61-71.
- Cramp, A., O'Sullivan, G., 1999. Neogene sapropels in the Mediterranean: a review. *Marine Geology* 153, 11-28.
- Cullen, H.M., deMenocal, P.B., Hemming, S., Hemming, G., Brown, F.H., Guilderson, T., Sirocko, F., 2000. Climate change and the collapse of the Akkadian empire: evidence from the deep sea. *Geology* 28, 379-382.
- Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahljensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjornsdottir, A.E., Jouzel, J., Bond, G., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364, 218-220.
- DeMenocal, P., 2001. Cultural responses to climate change during the Late Holocene. *Science* 292, 667-673.
- DeMenocal, P. B., Ortiz, J., Guilderson, T., Adkins, J., Sarnthein, M., Baker, L., Yarusinsky, M. 2000. Abrupt onset and termination of the African Humid Period: Rapid climate responses to gradual insolation forcing. *Quaternary Science Reviews* 19, 347-361.
- De Vernal A, Turon J-L, Guiot J. 1994. 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.
- De Vernal, A., Henry, M., Matthiessen, J., Mudie, P.J., Rochon, A., Boessenkool, K.P., Eynaud, F., Grøsfjeld, K., Guiot, J., Hamel, D., Harland, R., Head, M.J., Kunz-Pirrung, M., Levac, E., Loucheur, V., Peyron, O., Pospelova, V., Radi, T., Turon, J.-L., Voronina, E., 2001. Dinoflagellate cyst assemblages as tracers of sea-surface conditions in the northern North Atlantic, Arctic and sub-Arctic seas: the new 'n 1/4 677' data base and its application for

- quantitative palaeoceanographic reconstruction. *Journal of Quaternary Science* 16, 681-698.
- Desprat, S., Sánchez Goñi, M. F., Turon, J.-L., McManus, J. F., Loutre, M. F., Duprat, J., Malaizé, B., Peyron, O., Peypouquet J.-P., 2005. Is vegetation responsible for glacial inception during periods of muted insolation changes?. *Quaternary Science Reviews* 24, 1361-1374.
- Desprat, S., Sánchez Goñi, M. F., Turon, J.-L., Duprat, J., Malaizé, B., Peypouquet J.-P., 2006. Climatic variability of Marine Isotope Stage 7: direct land-sea-ice correlation from a multiproxy analysis of a north-western Iberian margin deep-sea core. *Quaternary Science Reviews* 25, 1010-1026.
- Digerfeldt, G., Olsson, S., Sandgren, P., 2000. Reconstruction of lake-level changes in Lake Xiniás, central Greece, during the last 40 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158, 65-82.
- Driese, S.G., Ashley, G.M., Li, Z.-H., Hover, V.C., Owen, R.B., 2004. Possible Late Holocene equatorial palaeoclimate record based upon soils spanning the Medieval Warm Period and Little Ice Age, Lobo Plain, Kenya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213, 231-250.
- Druitt, T.H., Brenchley, P.J., Gokten, Y.E., Francaviglia, V., 1995. Late Quaternary rhyolitic eruptions from the Acigol Complex, central Turkey. *Journal of the Geological Society of London* 152, 655-667.
- Ehrmann, W., Schmiedl, G., Hamann, Y., Kuhnt, T., Hemleben, C., Siebel, W., 2007. Clay minerals in late glacial and Holocene sediments of the northern and southern Aegean Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249, 36-57.
- Ellison, C.R.W., Chapman, M.R., Hall, I.R., 2006. Surface and Deep Ocean Interactions during the cold climate event 8200 years ago. *Science* 312, 1929-1932.
- Emeis, K.-C., Sakamoto, T., Wehausen, R., Brumsack, H.J., 2000. The sapropel record of the eastern Mediterranean Sea – results of Ocean Drilling Program Leg 160. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158, 371-395.
- Fairbanks, R.G., Mortlock, R.A., Chiu, T.-C., Cao, L., Kaplan, A., Guilderson, T.P., Fairbanks, T.W., Bloom, A.L., Grootes, P.M., Nadeau, M.-J., 2005. Radiocarbon calibration curve spanning 0 to 50,000 years BP based on paired  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$  and  $^{14}\text{C}$  dates on pristine corals. *Quaternary Science Reviews* 24, 1781-1796.
- Felis, T., Lohmann, G., Kuhnert, H., Lorenz, S.J., Scholz, D., Pätzold, J., Al-Rousan, S.A., Al-Moghrabi, S.M., 2004. Increased seasonality in the Middle East temperatures during the last interglacial period. *Nature* 429, 164-168.
- Gagan, M.K., Hendy, E.J., Haberle, S.G., Hantoro, W.S., 2004. Post-glacial evolution of the Indo-Pacific warm pool and El Niño-Southern oscillation. *Quaternary International* 118-119, 127-143.
- Gasse, F., 1977. Evolution of Lake Abhé. *Nature* 256, 42-45. Gasse, F. 2000. Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 19, 189-211.
- Gasse, F., 2000. Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 19, 189-211.
- Gasse, F., van Campo, E., 1994. Abrupt post-glacial events in West Asia and North Africa monsoon domains. *Earth and Planetary Science Letters* 126, 435-456.
- Geraga, M., Tsaila-Monopolis, S., Ioakim, C., Papatheodorou, G., Ferentinos, G., 2005. Short-term climate changes in the southern Aegean Sea over the last 48,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 220, 311-332.

- Grootes, P.M., Stuiver, M., White, J.W.C., Johnsen, S., Jouzel, J., 1993. Comparison of oxygen isotope records from the GISP2 and GRIP Greenland ice cores. *Nature* 366, 552-554.
- Guiot, J., 1990. Methodology of palaeoclimatic reconstruction from pollen in France: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 80, 49-69.
- Gupta, B.K.S., Machain-Castillo, M.L., 1993: Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology* 20, 183-201.
- Grootes, P.M., Stuiver, M., 1997. Oxygen 18/16 variability in Greenland snow and ice with  $10^{-3}$ - to  $10^5$ -year resolution. *Journal of Geophysical Research* 102, 455-470.
- Harland, R., 1983. Distribution map of recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Palaeontology* 26, 321-387.
- Haug, G.H., Hughen, K.A., Sigman, D.M., Peterson, L.C., Röhl, U., 2001. Southward migration of the Intertropical Convergence Zone through the Holocene. *Science* 293, 1304-1308.
- Haug, G.H., Günther, D., Peterson, L.C., Sigman, D.M., Hughen, K.A., Aeschlimann, B., 2003. Climate and the Collapse of Maya Civilization. *Science* 299, 1731-1735.
- Head, M.J., 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. In: Wilgus, C.K., Hastings, B.S. et al. (Hrsg.). *Sea level changes: An integrated approach*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 42, 71-108.
- Heinrich, H., 1988. Origin and consequences of cycling ice-rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research* 29, 142-152.
- Heusser, L.E., Shackleton, N.J., 1979. Direct marine-continental correlation: 150,000-year oxygen isotope-pollen record from the North Pacific. *Science* 204, 837-839.
- Hoek, W.Z., Bos, J.A.A., 2007. Early Holocene climate oscillations—causes and consequences. *Quaternary Science Reviews* 26, 1901-1906.
- Imbrie, J., Hays, J.D., Martinson, D.G., McIntyre, A., Mix, A.C., 1984. The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine  $\delta^{18}\text{O}$  record. In Berger, A.L., Imbrie, J., Hays, J., Kukla, G., Saltzman, B. (Hrsg.), *Milankovitch and Climate Part I*. Dordrecht, The Netherlands (Kluwer), 269-305.
- IPCC, 2001. *Climate Change 2001: Synthesis Report*. A Contribution of Working Groups I, II and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Watson, R.T. and the Core Writing Team (Hrsg.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA, 398 Seiten.
- IPCC, 2007. *Climate Change 2007*: <http://www.ipcc.ch/ipccreports/ar4-syr.htm>
- Jahns, S., 2005. The Holocene history of vegetation and settlement at the coastal site of Lake Voukaria in Acarnia, western Greece. *Vegetation History and Archaeobotany* 14, 55-66.
- Jansonius, J., McGregor, D.C., 1996. In Jansonius, J., McGregor, D.C. (Hrsg.), *Palynology: Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas. Ausgabe 1, 1-10.
- Johnsen, S., Clausen, H., Dansgaard, W., Fuhrer, K., Gundestrup, N., Hammer, C., Iversen, P., Jouzel, J., Stauffer, B., Steffensen, J., 1992. Irregular glacial interstadials recorded in a new Greenland ice core. *Nature* 359, 311-313.
- Kallel, N., Paterne, M., Duplessy, J.C., Vergnaud-Grazzini, C., Pujol, C., Labeyrie, L., Arnold, M., Fortugne, M., Pierre, C., 1997. Enhanced rainfall in the Mediterranean region during the last sapropel event. *Oceanological Acta* 20, 697-712.
- Karlén, W., Kyulénstierna, J., 1996. On solar forcing of Holocene climate: evidence from Scandinavia. *Holocene* 6, 359-365.

- Kelly, M.J., Edwards, R.L., Cheng, H., Yuan, D., Cai, Y., Zhang, M., Lin, Y., An, Z., 2006. High resolution characterization of the Asian Monsoon between 146,000 and 99,000 years B.P. from Dongge Cave, China and global correlation of events of surrounding Termination II. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 236, 20-38.
- Kotthoff, U., Müller, U.C., Pross, J., Schmiedl, G., Lawson, I.T., van de Schootbrugge, B., Schulz, H., eingereicht. Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the Aegean region: An integrated view based on pollen data from marine and terrestrial archives. *The Holocene*.
- Kotthoff, U., Pross, J., Müller, U. C., Peyron, O., Schmiedl, G., Schulz, H., Bordon, A., akzeptiert. Timing and characteristics of terrestrial vegetation change in the NE Mediterranean region associated with the formation of marine Sapropel S1: A land-sea correlation. *Quaternary Science Reviews*.
- Krom, M. D., Stanley, J. D., Cliff, R. A., Woodward, J. C., 2002. Nile River sediment fluctuations over the past 7000 yr and their key role in sapropel development. *Geology* 30, 71-74.
- Kuhnt, T., Schmiedl, G., Ehrmann, W., Hamann, Y., Hemleben, Ch., 2007. Deep-Sea Ecosystem Variability of the Aegean Sea During the Past 22 kyr as Revealed by Benthic Foraminifera. *Marine Micropaleontology* 64, 141-162.
- Lacourse, T., Mathewes, R.W., Fedje, D.W., 2003. Paleoecology of late-glacial terrestrial deposits with in situ conifers from the submerged continental shelf of western Canada. *Quaternary Research* 60, 180-188.
- Lambeck, K., Esat, T.M., Potter, E.-K., 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature* 419, 199-204.
- Lawson, I.T., Frogley, M., Bryant, C., Preece, R., Tzedakis, P.C., 2004. The Lateglacial and Holocene environmental history of the Ioannina basin, north-west Greece. *Quaternary Science Reviews* 23, 1599-1625.
- Lawson, I.T., Al-Omari, S., Tzedakis, P.C., Bryant, C.L., Christanis, K., 2005. Lateglacial and Holocene vegetation history at Nisi Fen and the Boras mountains, northern Greece. *The Holocene* 15, 873-887.
- Litt, Th., Brauer, A., Goslar, T., Merkt, J., Balaga, K., Müller, H., Ralska-Jasiewiczowa, M., Stebich, M., Negendank, J. F. W., 2001. Correlation and synchronisation of Lateglacial continental sequences in northern central Europe based on annually laminated lacustrine sediments. *Quaternary Science Reviews* 20, 1233-1249.
- Litt, Th., Schmincke, H.-U., Kromer, B., 2003. Environmental response to climatic and volcanic events in central Europe during the Weichselian Lateglacial. *Quaternary Science Reviews* 22, 7-32.
- Liu, E., Yang, X., Shen, J., Dong, X., Zhang, E., Wang, S., 2007. Environmental response to climate and human impact during the last 400 years in Tabai Lake catchment, middle reach of Yangtze River, China. *Science of the Total Environment* 385, 196-207.
- Liu, K., Reese, C.A., Thompson, L.G., 2005. Ice-core pollen record of climatic changes in the central Andes during the last 400 yr. *Quaternary Research* 64, 272-278.
- Lowe, J.J., Walker, M.J.C., 1997. *Reconstructing quaternary environments*. Longman, Essex. 446 Seiten.
- Magny, M., Vanni re, B., de Beaulieu, J.-L., B geot, C., Heiri, O., Millet, L., Peyron, O., Walter-Simonnet, A.-V., 2007. Early-Holocene climatic oscillations recorded by lake-level fluctuations in west-central Europe and in central Italy. *Quaternary Science Reviews* 26, 1951-1964.

- Manley, G., 1974. Central England temperatures: monthly means 1659 to 1973. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 100, (425), 389-405.
- Margari, V., Pyle, D.M., Bryant, C., Gibbard, P.L., 2007. Mediterranean tephra stratigraphy revisited: Results from a long terrestrial sequence on Lesvos Island, Greece. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 163, 34-54.
- Marret, F., Zonneveld, K.A.F., 2003. Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2507, 167-200.
- Martrat, B., Grimalt, J.O., Lopez-Martinez, C., Cacho, I., Sierro, F.J., Flores, J.A., Zahn, R., Canals, M., Curtis, J.H., Hodell, D.A., 2004. Abrupt temperature change in the Western Mediterranean over the past 250,000 years. *Science* 306, 1762-1765,
- Mayewski, P.A., Twickler, M.S., Whitlow, S.I., Meeker, L.D., Yang, Q., Thomas, J., Kreutz, K., Grootes, P.M., Morse, D.L., Steig, E.J., Waddington, E.D., Saltzman, E.S., Whung, P.-Y., Taylor, K.C., 1996. Climate change during the last deglaciation in Antarctica. *Science* 272, 1636-1638.
- Mayewski, P.A., Meeker, L.D., Twickler, L.S., Whitlow, S.I., Yang, Q., Lyons, W.B., Prentice, M., 1997. Major features and forcing of high-latitude northern hemisphere atmospheric circulation using a 111,000-year long glaciochemical series. *Journal of Geophysical Research* 102, 26345-26366.
- Mayewski, P.A., Rohling, E.J., Stager, J.C., Karlén, W., Maasch, K.A., Meeker, L.D., Meyerson, E.A., Gasse, F., van Kreveland, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R., Steig, E., 2004. Holocene climate variability. *Quaternary Research* 62, 243-255.
- McManus, J.F., Oppo, D.W., Cullen, J.L., 1999. A 0.5-million-year record of millennial-scale climate variability in the North Atlantic. *Science* 283, 971-975.
- Meeker, L.D., Mayewski, P.A., 2002. A 1400-year high-resolution record of atmospheric circulation over the North Atlantic and Asia. *The Holocene* 12, 257-266.
- Meese, D.A., Grow, A.J., Alley, R.B., Zielinski, G.A., Grootes, P.M., 1997. The Greenland Ice Sheet Project 2 depth-age scale: Methods and results. *Journal of Geophysical Research* 102, 411-423.
- Milankovich, M., 1920. *Théorie mathématique des phénomènes thermiques produits par la radiation solaire*. Gauthier-Villars, Paris, 338 Seiten.
- Mix, A.C., Bard, E., Schneider, R., 2001. Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (EPILOG). *Quaternary Science Reviews* 20, 627-657.
- Mommersteg, H.J.P.M., Loutre, M.F., Young, R., Wijmstra, T.A., Hooghiemstra, H., 1995. Orbital forced frequencies in the 975000 year pollen record from Tenaghi Philippon (Greece). *Climate Dynamics* 11, 4-24.
- Monnin, E., Steig, E.J., Siegenthaler, U., Kawamura, K., Schwander, J., Stauffer, B., Morser, D.L., Stocker, T.F., Barnola, J.-M., Bellier, B., Raynaud, B., Fischer, H., 2004. Evidence for substantial accumulation rate variability in Antarctica during the Holocene through synchronization of CO<sub>2</sub> in the Taylor Dome, Dome C and DML ice cores. *Earth and Planetary Science Letters* 224, 45-54.
- Morimoto, M., Kayanne, H., Abe, O., McCulloch, M.T., 2007. Intensified mid-Holocene Asian monsoon recorded in corals from Kikai Island, subtropical northwestern Pacific. *Quaternary Research* 67, 204-214.
- Müller, U.C., Pross, J., im Druck. Lesson from the past: present insolation minimum holds potential for glacial inception. *Quaternary Science Reviews*.

- Müller, U.C., Klotz, S., Geyh, M.A., Pross, J., Bond, G.C., 2005. Cyclic climate changes during the Eemian Interglacial in Central Europe. *Geology* 33, 449-452.
- Nesje, A., Matthews, J.A., Dahl, S.O., Berrisford, M.S., Andersson, C., 2001. Holocene glacier fluctuations of Flatbreen and winter-precipitation changes in the Jostedalbreen region, western Norway, based on glaciolacustrine sediment records. *Holocene* 11, 267-280.
- North Greenland Ice Core Project members, 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* 431, 147-151.
- Oberdorfer, E., Schwabe, A., Müller, T., 2001: Pflanzensozioologische Exkursionsflora. Für Deutschland und angrenzende Gebiete. Ulmer Eugen Verlag, Ulm, 1051 S.
- Okuda, M., Yasuda, Y., Setoguchi, T., 1999. Latest Pleistocene and Holocene pollen records from Lake Kopais, Southeast Greece. *Journal of the Geological Society of Japan* 105, 450-455.
- Okuda, M., Yasuda, Y., Setoguchi, T., 2001. Middle to Late Pleistocene vegetation history and climatic changes at Lake Kopais, Southeast Greece. *Boreas* 30, 73-82.
- Peglar, S.M., Fritz, S.C., Alapieti, T., Saarnisto, M., Birks, H.J.B., 1984. The composition and formation of laminated lake sediments in Diss Mere, Norfolk, England. *Boreas* 13, 13-28.
- Peltier, W.R., 2005. On the hemispheric origins of meltwater pulse 1a. *Quaternary Science Reviews* 24, 1655-1671.
- Perissoratis, C., Conispoliatis, N., 2003. The impacts of sea level changes during the latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of Ionian and Aegean seas (SE Alpine Europe). *Marine Geology* 196, 145-156.
- Peyron, O., Guiot, J., Cheddadi, R., Tarasov, P.E., Reille, M., de Beaulieu, J.L., Bottema, S., Andrieu, V., 1998. Climatic reconstruction in Europe for 18,000 yr B.P. from pollen data. *Quaternary Research* 49, 183-196.
- Pickard, G.L., Emery, W.J., 1990. *Descriptive Physical Oceanography*. Pergamon Press, Oxford.
- Pierrehumbert, R.T., 2004. High levels of atmospheric carbon dioxide for the termination of global glaciation. *Nature* 429, 646-649.
- Poulos, S.E., Drakopoulos, P.G., Collins, M.B., 1997. Seasonal variability in sea surface oceanographic conditions in the Aegean Sea (eastern Mediterranean): an overview. *Journal of Marine Systems* 13, 225-244.
- Pross, J., Kotthoff, U., Zonneveld, K.A.F., 2004. Die Anwendung organischwandiger Dinoflagellatenzysten zur Rekonstruktion von Paläoumwelt, Paläoklima und Paläozeanographie: Möglichkeiten und Grenzen. *Paläontologische Zeitschrift* 78 (1), 5-39.
- Pross, J., Tzedakis, P., Schmiedl, G., Christanis, K., Hooghiemstra, H., Müller, U.C., Kotthoff, U., Kalaitzidis, S., Milner, A. (2007): Tenaghi Philippon Re-Visited: Drilling a Continuous Lower-Latitude Terrestrial Climate Archive of the Last 250,000 Years. *Scientific Drilling* 5, 30-32.
- Pross, J., Kotthoff, U., Müller, U.C., Schmiedl, G., Peyron, O., Tzedakis, P., Christanis, K., eingereicht. Massive perturbation in terrestrial ecosystems of the Eastern Mediterranean region associated with the 8.2 kyr climatic event. *Quaternary Research*.
- Rasmussen, S.O., Vinther, B.M., Clausen, H.B., Andersen, K.K., 2007. Early Holocene climate oscillations recorded in three Greenland ice cores. *Quaternary Science Reviews* 26, 1907-1914.
- Reille, M. 1992. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du nord*. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 524 Seiten.
- Reille, M., 1995. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du nord; Supplement 1*. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 332 Seiten.
- Reille, M., 1998. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du nord; Supplement 2*. Laboratoire de

- Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 524 Seiten.
- Renssen, H., van Geel, B., van der Plicht, J., Magny, M., 2000. Reduced solar activity as a trigger for the start of the Younger Dryas?. *Quaternary International* 68-71, 373-383
- Rohling, E.J., 1994. Review and new aspects concerning the formation of eastern Mediterranean sapropels. *Marine Geology* 122, 1-28.
- Rohling, E.J., Pälike, H., 2005. Centennial-scale climate cooling with a sudden cold event around 8,200 years ago. *Nature* 434, 975-979.
- Rohling, E.J., Jorissen, F.J., De Stigter, H.C., 1997. 200 year interruption of Holocene sapropel formation in the Adriatic Sea. *Journal of Micropaleontology* 16, 97-108.
- Rohling, E.J., Mayewski, P.A., Hayes, A., Abu-Zied, R.H., Casford, J.S.L., 2002. Holocene atmosphere-ocean interactions: records from Greenland and the Aegean Sea. *Climate Dynamics* 18, 573-592.
- Rosignol-Strick, M., 1983. African monsoons, an immediate climate response to orbital insolation. *Nature* 304, 46-49.
- Rosignol-Strick, M., 1995. Sea-land correlation of pollen records in the Eastern Mediterranean for the Glacial-Interglacial transition: biostratigraphy versus radiometric time-scale. *Quaternary Science Reviews* 14, 893-915.
- Rosignol-Strick, M., Paterne, M., Bassinot, F.C., Emeis, K.-C., de Lange, G.J., 1998. An unusual mid-Pleistocene monsoon period over Africa and Asia. *Nature* 392, 269-272.
- Ruddiman, W.F. 2001. *Earth's climate: past and future*. Freeman and Company, New York. 465 Seiten.
- Ruddiman, W.F. 2005. Cold climate during the closest Stage 11 analog to recent Millennia. *Quaternary Science Reviews* 24, 1111-1121.
- Rutten, A., de Lange, G.J., Hayes, A., Rohling, E.J., de Jong, A.F.M., van der Borg, K., 1999. Deposition of sapropel S1 sediments in oxic pelagic and anoxic brine environments in the eastern Mediterranean: differences in diagenesis and preservation. *Marine Geology* 153, 319-335.
- Sánchez Goñi, M. F., Eynaud, F., Turon, J. L., Shackleton, N. J., 1999. High resolution palynological record off the Iberian margin: direct land-sea correlation for the Last Interglacial complex. *Earth and Planetary Science Letters* 171, 123-137.
- Sánchez Goñi, M. F., Loutre, M. F., Crucifix, M., Peyron, O., Santos, L., Duprat, J., Malaize, B., Turon, J.-L., Peypouquet, J.-P., 2005. Increasing vegetation and climate gradient in Western Europe over the Last Glacial Inception (122-110 ka): model-data comparison. *Earth and Planetary Science Letters* 231, 111-130.
- Sangiorgi, F., Capotondi, L., Brinkhuis, H., 2002. A centennial scale organic-walled dinoflagellate cyst record of the last deglaciation in the South Adriatic Sea (Central Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 186, 199-216.
- Schaub, M., Kaiser, K.F., Kromer, B., Talamo, S., 2005. Extension of the Swiss Lateglacial tree-ring chronologies. *Dendrochronologia* 23, 11-18.
- Schilman, B., Almogi-Labin, A., Bar-Matthews, M., Labeyrie, L., Paterne, M., Luz, B., 2001. Long- and short-term carbon fluctuations in the eastern Mediterranean during the Holocene. *Geology* 29, 1099-1102.
- Schmiedl, G., Hemleben, C., Keller, J., Segl, M., 1998. Impact of climatic changes in the benthic foraminiferal fauna in the Ionian Sea during the last 330,000 years. *Paleoceanography* 13, 447-558.

- Schulz, H., von Rad, U., Erlenkeuser, H., 1998. Correlation between Arabian Sea and Greenland climate oscillations of the past 110,000 years. *Nature* 393, 54-57.
- Scrivner, A.E., Vance, D., Rohling, E.J., 2004. New neodymium isotope data quantify Nile involvement in Mediterranean anoxic episodes. *Geology* 32, 565-568.
- Shaw, H.F., Evans, G., 1984. The nature, distribution and origin of a sapropelic layer in sediments of the Cilicia Basin, northeastern Mediterranean. *Marine Geology* 61, 1-12.
- Siani, G., Paterne, M., Michel, E., Sulpizio, R., Sbrana, A., Arnold, M., Haddad, G., 2001. Mediterranean sea surface radiocarbon reservoir age changes since the Last Glacial Maximum. *Science* 294, 1917-1920.
- Sirocko, F., Sarnthein, M., Erlenkeuser, H., Lange, H., Arnold, M., Duplessy, J.C., 1993. Century-scale events in monsoonal climate over the past 24,000 years. *Nature* 364, 322-324.
- Shackleton, N.J., 2000. The 100,000-year ice-age cycle identified and found to lag temperature, carbon dioxide and orbital eccentricity. *Science* 289, 1897-1902.
- Shackleton, N.J., Hall, M.A., Vincent, E., 2000. Phase relationships between millennial-scale events 64,000-24,000 years ago. *Paleoceanography* 15, 565-569.
- Sperling, M., Scmiedl, G., Hemleben, Ch., Emeis, K.-C., Erlenkeuser, H., Grootes, P.M., 2003. Black Sea impact on formation of eastern Mediterranean sapropel S1? Evidence from the Marmara Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 190, 9-21.
- Slonosky, V.C., Jones, P.D., Davies, T.D., 2001. Instrumental pressure observations and atmospheric circulation from the 17th and 18th centuries: London and Paris. *International Journal of Climatology* 21, 285-298.
- Stanley, D.J., 1978. Ionian Sea sapropel distribution and Late Quarternary palaeoceanography in the Eastern Mediterranean. *Nature* 274, 149-152.
- Staubwasser, M., Weiss, H., 2006. Holocene climate and cultural evolution in late prehistoric-early historic West Asia. *Quaternary Research* 66, 372-387.
- Steig, E.J., Morse, D.L., Waddington, E.D., Stuiver, M., Grootes, P.M., Mayewski, P.A., Twickler, M.S., Whitlow, S., 2000. Wisconsinan and Holocene climate history from an ice core at Taylor Dome, western Ross Sea embayment, Antarctica. *Geografisker Annaler* 82A, 213-235.
- Stockmarr, J., 1971. Tablets with spores used in absolute pollenanalysis. *Pollen et Spores* 13, 615-621.
- Stuiver, M., Grootes, P. M., 2000. GISP2 Oxygen Isotope Ratios. *Quaternary Research* 53, 277-284.
- Svensson, A., Andersen, K.K., Bigler, M., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Davies, S.M., Johnsen, S.J., Muscheler, R., Rasmussen, S.O., Röthlisberger, R., Steffensen, J.P., Vinther, B.M., 2006. The Greenland Ice Core Chronology 2005, 15–42 ka. Part 2: comparison to other records. *Quaternary Science Reviews* 25, 3258–3267.
- Thompson, L.G., Mosley-Thompson, E., Davis, M.E., Mashiotta, T.A., Henderson, K.A., Lin, P.-N., Tanding, Y., 2006. Ice core evidence for asynchronous glaciation on the Tibetan Plateau. *Quaternary International* 154-155, 3-10.
- Tinner, W., Lotter, A.F., 2001. Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology* 29, 551-554.
- Traverse, A., 1988. *Paleopalynology*. Unwin Hyman, Boston, 600 Seiten.
- Turney, C.S.M., Brown, H., 2007. Catastrophic early Holocene sea level rise, human migration and the Neolithic transition in Europe. *Quaternary Science Reviews* 26, 2036-2041.
- Tzedakis, P.C., 1999. The last climatic cycle at Kopais, central Greece. *Journal of the Geological Society, London* 156, 425-434.



- Tzedakis, P.C., Andrieu, V., de Beaulieu, J.L., Birks, H.J.B., Crowhurst, S., Follieri, M., Hooghiemstra, H., Magri, D., Reille, M., Sadori, L., Shackleton, N.J., Wijmstra, T.A., 2001: Establishing a terrestrial chronological framework as a basis for biostratigraphical comparisons. *Quaternary Science Review* 20, 1538-1592.
- Tzedakis, P.C., Lawson, I.T., Frogley, M.R., Hewitt, G.M., Preece, R.C., 2002. Buffered Tree Population Changes in a Quaternary Refugium: Evolutionary Implications. *Science* 297, 2044-2047.
- Tzedakis, P.C., McManus, J.F., Hooghiemstra, H., Oppo, D.W., Wijmstra, T.A., 2003. Comparison of changes in vegetation in northeast Greece with records of climate variability on orbital and suborbital frequencies over the last 450 000 years. *Earth and Planetary Science letters* 212, 197-212.
- Vacco, D.A., Clark, P.U., Mix, A.C., Cheng, H., Edwards, R.L., 2005. A speleothem record of Younger Dryas cooling, Klamath Mountains, Oregon, USA. *Quaternary Research* 64, 249-256.
- van der Meer, M.T.J., Baas, M., Rijpstra, W.I.C., Marino, G., Rohling, E.J., Sinninghe Damsté, J.S., Schouten, S., 2007. Hydrogen isotopic compositions of long-chain alkenones record freshwater flooding of the Eastern Mediterranean at the onset of sapropel deposition. *Earth Planetary Science Letters* 262, 594-600.
- Versteegh, G.J.M., Zonneveld, K.A.F., 2002. Use of selective degradation to separate preservation from productivity. *Geology* 30, 615-618.
- Vidal, L., Labeyrie, L.D., Cortijo, E., Arnold, M., Duplessy, J.C., Michel, E., Becqué, S., van Weering, T.C.E., 1997. Evidence for changes in North Atlantic Deep Waters linked to meltwater surges during Heinrich events. *Earth Planetary Science Letters* 146, 13-27.
- Weninger, B., Alram-Stern, E., Bauer, E. c, Clare, L., Danzeglocke, U., Jöris, O., Kubatzki, C., Rollefson, G., Todorova, H., van Andel, T., 2006. Climate forcing due to the 8200 cal yr BP event observed at Early Neolithic sites in the eastern Mediterranean. *Quaternary Research* 66, 401-420.
- Weiss, H., Courty, M.-A., Wetterstrom, W., Guichard, F., Senior, L., Meadow, R, Curnow, A., 1993. The Genesis and Collapse of Third Millenium North MESopotamian civilization. *Science* 261, 995-1004.
- Weiss, H., Bradley, R.S., 2001. What drives Societal Collapse?. *Science* 291, 609-610.
- Wijmstra, T.A., 1969. Palynology of the first 30 meters of a 120 m deep section in northern Greece. *Acta Botanica Neerlandica* 18, 511-528.
- Wijmstra, T.A., Smit, A., 1976. Palynology of the middle part (30-78 metres) of the 120 m deep section in Northern Greece (Macedonia). *Acta Botanica Neerlandica* 25, 297-312.
- Wijmstra, T.A., Young, R., Witte, H.J.L., 1990. An evaluation of the climatic conditions during the Late Quaternary in northern Greece by means of multivariate analysis of palynological data and comparison with recent phytosociological and climatic data. *Geologie en Mijnbouw* 69, 243-252.
- Wollenburg, J.E., Mackensen, A., Kuhnt, W., 2007. Benthic foraminiferal biodiversity response to changing Arctic climate in the last 24.000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 255, 195-222.
- Wulf, S., Kraml, M., Kuhn, T., Schwarz, M., Inthorn, M., Keller, J., Kuscu, I., Halbach, P., 2002. Marine tephra from the Cape Riva eruption (22 ka) of Santorini in the Sea of Marmara. *Marine Geology* 183, 131-141.
- Wüst, G., 1960. Die Tiefenzirkulation des Mittelländischen Meeres in den Kernschichten des Zwischen- und des Tiefenwassers. *Deutsche hydrographische Zeitschrift* 13, 105-131.

- Yim, W.W.-S., Huang, G., Fontugne, M.R., Hale, R.E., Paterne, M., Pirazzoli, P.A., Ridley Thomas, W.N., 2006. Postglacial sea-level changes in the northern South China Sea continental shelf: Evidence for a post-8200 calendar yr BP meltwater pulse. *Quaternary International* 145–146, 55–67.
- Zabenskie, S., Gajewski, K., 2007. Post-Glacial climatic change on Boothia Peninsula, Nunavut, Canada. *Quaternary Research* 68, 261-270
- Zonneveld, K.A.F., Versteegh, G.J.M., de Lange, G.J., 1997. Preservation of organic-walled dinoflagellate cysts in different oxygen regimes: a 10,000 year natural experiment. *Marine Micropaleontology* 29, 393-405.
- Zonneveld, K.A.F., Versteegh, G.J.M., de Lange, G.J., 2001. Palaeoproductivity and post-depositional aerobic organic matter decay reflected by dinoflagellate cyst assemblages of the Eastern Mediterranean S1 sapropel. *Marine Geology* 172, 181-195.
- Zonneveld, K.A.F. 2003a. Chapter 5. Statistical Analysis. In: Marret, F. & Zonneveld, K.A.F., Hrsg., *Atlas of Modern Organic-Walled Dinoflagellate Cyst Distribution. Review of Palaeobotany and Palynology* 2507, 167-174.
- Zonneveld, K.A.F. 2003b. Chapter 4. Geographical distribution. In: Marret, F. & Zonneveld, K.A.F., Hrsg., *Atlas of Modern Organic-Walled Dinoflagellate Cyst Distribution. Review of Palaeobotany and Palynology* 2507, 21-167.

## 8 Anhang

### 8.1 Eingereichte Publikationen

In Publikation 1 (Kap. 8.4) wird anhand eines Pollenprofils mit mehrhundertjähriger Auflösung aus dem marinen Kern GeoTü SL152 (Berg-Athos-Becken) die Vegetations- und Klimaentwicklung im nördlichen Ägäisraum während der letzten 20 ka beschrieben. Publikation 2 (Kap. 8.5) erläutert Zusammenhänge zwischen der Vegetations- und Klimaentwicklung im nördlichen Ägäisraum und der Ablagerung des S1 im Zeitraum zwischen ~9,6 und ~7,0 ka BP. Die Auflösung wurde dabei für das S1-Intervall auf ~30 Jahre erhöht, um kurzfristige Klimaänderungen wie das 8,2-ka-Klimaereignis detailliert analysieren zu können. Erste Ergebnisse der am terrestrischen Kern Phi2 aus dem Drama-Becken vorgenommenen Untersuchungen werden in Publikation 3 (Kap. 8.6) vorgestellt. In Publikation 4 (Kap. 8.7) wird die Anatomie des 8.2-ka-Klimaereignisses an Hand hochauflösender Pollendaten aus dem obersten Abschnitt des Kerns Phi2 untersucht. Publikation 5 (Kap. 8.5) gibt einen Überblick über die Anwendung organischwandiger Dinoflagellatenzysten zur Rekonstruktion von Paläoumwelt, Paläoklima und Paläozeanographie.

### 8.2 Überblick zum eigenen Beitrag

Zu den folgenden fünf eigenständigen Publikationen hat der Autor dieser Dissertation wesentliche Beiträge als Erst- oder Koautor geleistet. Im folgenden Überblick wird der eigene Anteil an den jeweiligen Publikationen angegeben.

#### **Publikation 1:**

Kotthoff, U., Müller, U. C., Pross, J., Schmiedl, G., Lawson, I. T., van de Schootbrugge, B. und Schulz, H. (eingereicht): Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the Aegean region: An integrated view based on pollen data from marine and terrestrial archives. The Holocene.

Eigener Beitrag: Erhebung, Beschreibung und Interpretation des palynologischen Datensatzes, Hauptanteil an der Konzeption

*Daten-Generation: 100%    Daten-Evaluierung: 90%    Anteil am Manuskript: 90%*

Beitrag Koautoren: Abstimmung des Vorgehens, Rezension des Manuskripts

#### **Publikation 2:**

Kotthoff, U., Pross, J., Müller, U. C., Peyron, O., Schmiedl, G., Schulz, H. und Bordon, A. (im Druck): Climate dynamics in the borderlands of the Aegean Sea during formation of Sapropel S1 deduced from a marine pollen record. Quaternary Science Reviews.

Eigener Beitrag: Erhebung des palynologischen Datensatzes, Zentraler Anteil an der Konzeption

*Daten-Generation: 80%      Daten-Evaluierung: 70%      Anteil am Manuskript: 90%*

Beitrag Koautoren: Abstimmung des Vorgehens, Rezension des Manuskripts

**Publikation 3:**

Pross, J., Tzedakis, P., Schmiedl, G., Christanis, K., Hooghiemstra, H., Müller, U. C., Kotthoff, U., Kalaitzidis, S., Milner, A. (2007): Tenaghi Philippon Re-Visited: Drilling a Continuous Lower-Latitude Terrestrial Climate Archive of the Last 250,000 Years. *Scientific Drilling* 5, 30-32.

Eigener Beitrag: Datenerhebung, Palynologische Voruntersuchung, Abbildungen

*Daten-Generation: 40%      Daten-Evaluierung: 30%      Anteil am Manuskript: 15%*

Beitrag Erstautor und Koautoren: Abstimmung des Vorgehens, teilweise Abfassung des Manuskripts

**Publikation 4:**

Pross, J., Kotthoff, U., Müller, U. C., Schmiedl, G., Peyron, O., Tzedakis, P., Christanis, K. (eingereicht): Massive perturbation in terrestrial ecosystems of the Eastern Mediterranean region associated with the 8.2 kyr climatic event. *Quaternary Research*.

Eigener Beitrag: Wesentlicher Anteil an der Konzeption, Erhebung und Beschreibung des palynologischen Datensatzes, Altersmodellentwicklung, Textpassagen und alle Grafiken

*Daten-Generation: 90%      Daten-Evaluierung: 60%      Anteil am Manuskript: 40%*

Beitrag Erstautor und Koautoren: Konzeption, Abstimmung des Vorgehens, Hauptanteil des Manuskripts

**Publikation 5:**

Pross, J., Kotthoff, U. und Zonneveld, K. A. F. (2004): Die Anwendung organischwandiger Dinoflagellatenzysten zur Rekonstruktion von Paläoumwelt, Paläoklima und Paläozeanographie: Möglichkeiten und Grenzen. *Paläontologische Zeitschrift* 78 (1), 5-39.

Eigener Beitrag: Mitarbeit an der Konzeption, wesentliche Beiträge zum Manuskript (Grafiken und Text)

*Daten-Generation: –      Daten-Evaluierung: –      Anteil am Manuskript: 25%*

Beitrag Erstautor & 2. Koautor: Hauptanteil an der Konzeption, Hauptanteil am Manuskript

### 8.3 Deutsche Zusammenfassungen

#### Publikation 1 (Kap. 8.4)

Um die Reaktion der Vegetation in der Ägäisregion auf mittel- und kurzfristige Klimaereignisse während der letzten 20 ka zu untersuchen, wurden terrestrische Palynomorphe aus dem marinen Kern GeoTü SL152 in einer zeitlichen Auflösung von 150 bis 300 Jahren untersucht. Weiterhin wurden bereits publizierte terrestrische Pollenprofile mit dem Pollenprofil des marinen Kerns korreliert, um Unterschiede zwischen lokalen und regionalen Pollensignalen offen zu legen und außerdem die Altersmodelle der terrestrischen Kerne zu überprüfen.

Die Vegetationsdynamik in den Randbereichen der Ägäis wurde insbesondere von Niederschlagsänderungen beeinflusst. Von ~20 ka bis ~14,6 ka BP herrschte ein trockenes Klima, wovon vor allem Steppenpflanzen wie Chenopodiaceen, Asteraceen (besonders *Artemisia*) und *Ephedra* profitierten. Von ~20 ka bis ~13 ka BP wurden die damals freiliegenden Schelfbereiche der Ägäis von *Pinus*-Populationen besiedelt. Diese wurden jedoch mit dem Ansteigen des Meerwasserspiegels vernichtet bzw. zurückgedrängt. Ein besonders starker Rückgang des *Pinus*-Anteils am Pollenspektrum zwischen ~15 ka und ~13 ka BP steht wahrscheinlich in direktem Zusammenhang mit dem durch den Schmelzwasserpuls MWP-1A verursachten, besonders raschen Meeresspiegelanstieg während dieses Zeitraumes.

Während des spätglazialen Meiendorf/Bølling/Allerød-Interstadialkomplex (14,6 ka bis 12,7 ka BP) breiteten sich Laubbäume aus, allerdings geht der Anteil von Steppenpollen im Pollenrekord während dieser Phase nur leicht zurück. Besonders trockenes Klima herrschte in der anschließenden Jüngerer Dryas. Der Anteil von Steppenpflanzenpollen ist in dieser Phase höher als in allen übrigen Zeitabschnitten, und die Anzahl der Laubbaumpollen ist deutlich reduziert.

Zwischen ~11,7 und ~10,2 ka BP breiteten sich heliophile Pflanzen (vor allem Cichorioideae und *Centaurea*-Arten) aus, während ebenfalls heliophile, aber trockenheitsangepasste Taxa an Bedeutung verloren und Laubbaumpopulationen sich kaum ausdehnten. Dies deutet auf ein etwas humideres Klima im Randbereich der Ägäis als während der Jüngerer Dryas hin. Die Niederschläge reichten jedoch nicht aus, um eine dichte Bewaldung zu ermöglichen. Ein Trockenheits-Rückschlag um ~11,0 ka BP führte zu einem rapiden Rückgang der Baumvegetation und einer kurzzeitigen Wiederausbreitung von Steppenelementen. Die extreme Trockenheit der Jüngerer Dryas wurde jedoch nicht erreicht.

Die Ausbreitung von Laubbäumen, insbesondere von *Quercus*-Arten, von ~10,2 bis ~9,6 ka BP deutet auf ein Intervall rasch ansteigender Humidität hin. Diese als „holozäne Wiederbewaldung“ bezeichnete Phase setzte in Mittel- und Westeuropa deutlich früher ein, und war dort schon bei ~11,6 ka BP abgeschlossen. Im Ägäisraum war dies erst bei ~9,5 ka BP der Fall. Im Anschluss war das Klima bis heute größtenteils humid, allerdings erfuhr die Baumvegetation wiederholt kurze Rückschläge. Besonders ausgeprägte Einbrüche bei den

Laubbaumtaxa, von denen die meisten vermutlich von kurzzeitigen Klimaverschlechterungen (Kälte- und/oder Trockenheitseinbrüchen) verursacht wurden, ereigneten sich ~9,3 ka, ~8,7 ka, ~8,3 ka, ~7,6 ka, ~6,7 ka, ~5,6 ka und ~4,3 ka BP.

Die auf  $^{14}\text{C}$ -Altern basierenden Altersmodelle früher veröffentlichter terrestrischer Pollenprofile deuteten ursprünglich auf Diskrepanzen in der Vegetationsentwicklung der Ägäisregion hin. Nachdem jedoch mit Hilfe des konsistenten Altersmodells des Kerns SL152 die Chronologien dieser Profile neu bewertet werden konnten, bietet sich nun ein fast einheitliches, in sich konsistentes Bild der Vegetationsentwicklung in den Randbereichen der Ägäis.

### **Publikation 2 (Kap. 8.5)**

Dieses Kapitel fokussiert auf die Umwelt- und Klimaentwicklung in den Randbereichen der Ägäis während des frühen und mittleren Holozäns (~10,4 bis ~4,4 ka BP). In diesen Zeitraum fällt die Ablagerung der Sedimente des Sapropels S1 (S1; ~9,6 bis ~7,0 ka BP). Um Zusammenhänge zwischen der Ablagerung des S1 und der Vegetationsentwicklung an Land untersuchen zu können, wurden Proben aus dem marinen Kern SL152 in besonders hoher zeitlicher Auflösung (bis zu 30 Jahren) palynologisch untersucht. Zusätzlich zu den qualitativen palynologischen Untersuchungen (einschließlich der Interpretation des neu eingeführten *Quercus*-basierten Indices  $I_Q$ ) wurden in Zusammenarbeit mit dem Laboratoire de Chrono-Ecologie in Besançon quantitative, pollen-basierte Klimarekonstruktionen durchgeführt. Ein Vergleich der Pollendaten mit Sedimenthelligkeitsmessungen und mit bereits publizierten Daten benthischer Foraminiferen aus dem Nachbarkern GeoTü SL148 ermöglichte eine direkte Land-Meer-Korrelation.

Die Entwicklung von einer offenen Vegetation zu *Quercus*-dominierten Waldgebieten in den Randbereichen der Ägäis zwischen ~10,4 und ~9,5 ka BP wurde offenbar durch einen sukzessiven Anstieg der Winterniederschläge ermöglicht. Die Wintertemperaturen hingegen änderten sich in diesem Zeitraum nicht signifikant.

Die während der Ablagerung von S1 bestehenden milden Klimabedingungen (feuchte und relativ warme Winter) wurden von kurzzeitigen Klimarückschläge unterbrochen. Diese verursachten kurzzeitige Rückgänge der Bewaldung in den Randbereichen der Ägäis, allerdings erholten sich die Laubbaumbestände innerhalb von 200 Jahren wieder. Die an Hand von Kern SL152 ermittelten Daten zeigen eine besonders starke Verschlechterung des Klimas (mit einem Rückgang der Wintertemperaturen um  $\sim 2^\circ\text{C}$ ) zwischen ~8,4 und ~8,0 ka BP (Fig. 4). In demselben Intervall wurde auch die Ablagerung des S1 für etwa 400 Jahre unterbrochen. Dieses Klimaereignis ist in vielen Klimaarchiven der nördlichen Hemisphäre überliefert und als „8.2 kyr cold event“ bekannt. Zwischen 7,5 und 7,2 ka BP ereignete sich eine ähnliche, etwas weniger ausgeprägte Klimaverschlechterung (Fig. 4).

Für das frühe und mittlere Holozän ergibt sich eine deutliche Korrelation der Wintertemperaturkurve mit der geglätteten Kurve des Kaliumionengehalts im GISP2-Eiskern.

Letztere gilt als Indikator für die Intensität des Sibirischen Hochs. Die Korrelation mit der Wintertemperaturkurve bestätigt insofern den bereits von anderen Autoren an marinen Daten aufgezeigten starken Einfluss des Sibirischen Hochs auf das Winterklima in der Ägäisregion. Allerdings sind die Kaliumionenwerte während der Ablagerung des S1 von den Wintertemperaturen entkoppelt. Vermutlich war während dieses Zeitraums der Einfluss der Klimasysteme der niedrigeren Breiten größer als der des Sibirischen Hochs.

Von geringen Winterniederschlägen und zum Teil auch niedrigen Wintertemperaturen geprägte Phasen in den Randbereichen der Ägäischen See korrelieren mit Phasen verstärkter Sauerstoffanreicherung des Bodenwassers in der Nordägäis. Die am Kern SL152 gewonnenen Daten deuten darauf hin, dass Phasen verstärkten Einflusses des Sibirischen Hochs während des Winters und Frühlings geringeren Süßwassereintrag in die Nordägäis und/oder verstärkter Oberflächenwasserabkühlung mit sich brachten. Ein häufigeres Auftreten solcher Phasen und/oder eine Intensivierung des Einflusses des Sibirischen Hochs können eine örtliche Umwälzung der Wassermassen der nördlichen Ägäis verursacht und damit zu einer Anreicherung des Tiefenwassers mit Sauerstoff und der Unterbrechung der S1-Formation geführt haben.

### **Publikation 3 (Kap. 8.6)**

Tenaghi Philippon gilt als längstes terrestrisches Klimaarchiv in Europa. Durch seine Lage im östlichen Ägäisraum ist es bestens geeignet, Signale sowohl der höheren Breiten (z.B. des nordatlantischen Klimasystems) als auch der niederen Breiten (z.B. Signale des afrikanischen Monsunsystems) zu dokumentieren. Es umfasst das Zeitintervall von 1,35 Ma BP bis zur Gegenwart vollständig und enthält damit die letzten 19 Glazial-Interglazial-Zyklen. Außerdem liegt es in direkter Nachbarschaft der glazialen Refugien thermophiler Pflanzentaxa in Südosteuropa. Daher reagiert die Vegetation dort selbst während glazialer Abschnitte sehr rasch auf Klimaänderungen.

Frühere Untersuchungen des Tenaghi-Philippon-Klimaarchivs hatten eine nur geringe zeitliche Auflösung, und das Kernmaterial ist inzwischen für ergänzende Analysen zu stark alteriert. Um das große Potential des Klimaarchivs von Tenaghi Philippon für die Klimaforschung zu nutzen, wurde daher eine neue Bohrkampagne initiiert. Diese wird von der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der Wilhelm-Schuler-Stiftung und der Royal Society (U.K.) finanziert. Das Ziel des Projekts ist die interdisziplinäre Analyse der kurzfristigen Klimavariabilität unter interglazialen, semiglazialen und glazialen Bedingungen. Außerdem sollen Zusammenhänge kurzfristiger Klimaereignisse im terrestrischen Raum und der Ablagerung der Sapropelle im östlichen Mittelmeer analysiert werden. Derzeit werden palynologische, sedimentologische, geochemische, petrologische, photogrammetrische, magnetostratigraphische und radiometrische Analysen vorgenommen.

Im Mai 2005 wurde ein 60 m langer Kern im Drama-Becken erbohrt. Im Rahmen erster Untersuchungen konnte auf der Basis niedrig-auflösender Pollenanalysen ein vorläufiges Altersmodell erstellt werden. Das vorläufige Pollenprofil indiziert häufige Wechsel

von Steppen und mediterranen Wäldern, die mit der SPECMAP-Chronologie verglichen werden können. Mit optischen Methoden und über Messungen der magnetischen Suszeptibilität ermittelte Tephralagen ermöglichten eine zusätzliche Alterskontrolle und die zeitliche Korrelation mit anderen Klimaarchiven. Die derzeit laufenden Multi-Proxy-Analysen werden neue Erkenntnisse zu abrupten Klimaänderungen und deren Auswirkungen auf die terrestrische Ökosysteme im Mittelmeer-Raum erlauben.

#### **Publikation 4 (Kap. 8.7)**

Der in großen Teilen der Nordhemisphäre überlieferte Klimaeinbruch bei ~8,2 ka BP wird einer durch Schmelzwassereinfluss verursachten Verlangsamung der thermohalinen Zirkulation des Nordatlantiks zugeschrieben. Er stellt die deutlichste kurzfristige Klima-Anomalie natürlichen Ursprungs während des Holozäns dar. Klimamodellen und Proxydaten zufolge ist der Temperaturabfall während des 8,2-ka-Ereignisses in den hohen bis mittleren Breiten im Bereich des Nordatlantiks am stärksten.

An Hand eines hochauflösenden palynologischen Datensatzes von Tenaghi Philippon (Mazedonien) wird in dieser Arbeit eine massive, zweihundert Jahre andauernde Vegetationsänderung nachgewiesen, die mit dem 8,2-ka-Ereignis assoziiert ist. Die mittleren Winter- und Sommertemperaturen sanken um  $>3^{\circ}\text{C}$ , die jährlichen Niederschläge um bis zu 150 mm/a. Die Temperaturanomalien sind deutlich höher als die Abweichungen, die an Hand von Modell-Simulationen und Proxydaten für nördlichere Breiten Europas ermittelt wurden, obwohl letztere direkte Reaktionen auf eine Verlangsamung der thermohalinen Zirkulation im Nordatlantik aufzeichnen. Dieser scheinbare Widerspruch wird durch mesoklimatische Effekte erklärt. Die in den Daten von Tenaghi Philippon sichtbare starke Abkühlung wurde demnach durch Fallwinde von den Bergketten in der direkten Umgebung verursacht. Ein größerer Einfluss des Sibirischen Hochs während des 8,2-ka-Ereignisses verstärkte diese Abkühlung durch eine stärkere und länger anhaltende Schneebedeckung.

Die deutliche Temperaturanomalie in Tenaghi Philippon weist darauf hin, dass mit dem 8,2-ka-Ereignis verbundene Klimaänderungen mit hoher Amplitude auch in den niedrigeren mittleren Breiten auftreten können. Dies ist weit südlicher als bisher angenommen. Die neu gewonnenen Erkenntnisse haben Relevanz für die Untersuchung der Tiefenwasserbildung im östlichen Mittelmeer und können dazu beitragen, die Neolithisierung SE-Europas zu erklären.

#### **Publikation 5 (Kap. 8.8)**

Organischwandige Dinoflagellatenzysten aus marinen Sedimenten werden in den vergangenen zwei Jahrzehnten zunehmend als Indikatoren der Paläoumweltbedingungen, des Paläoklimas und der Paläozeanographie des jüngeren Mesozoikums und Känozoikums genutzt. Da Dinozysten lösungsresistent sind und in fast allen aquatischen Lebensräumen vorkommen, liefern die aus ihnen abgeleiteten Signale eine wertvolle Ergänzung zu den



Signalen kalkiger und kieseliger Mikrofossilgruppen wie Foraminiferen, kalkigem Nannoplankton, Diatomeen und Radiolarien. Zum Teil geht die Aussagekraft von Dinozysten zur Paläoumwelt-Rekonstruktion sogar über diejenige kalkiger und kieseliger Mikrofossilien hinaus.

Der vorliegende Beitrag gibt einen Überblick über den gegenwärtigen Wissensstand zur Paläoökologie von Dinozysten. Er diskutiert das Potenzial von Dinozysten zur Rekonstruktion von Produktivität, Temperatur und Salzgehalt in der oberen Wassersäule, zur Verwendung in der Sequenzstratigraphie sowie zur Rekonstruktion der Sauerstoffversorgung im Boden- und Porenwasser mariner Lebensräume und in der Wassersäule epikontinentaler Flachmeere.

#### **8.4 Publikation 1**

**Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the Aegean region:  
An integrated view based on pollen data from marine and terrestrial archives**

submitted to  
**The Holocene**

**Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the Aegean region: An integrated view based on pollen data from marine and terrestrial archives**

Ulrich Kotthoff<sup>a,\*</sup>, Ulrich C. Müller<sup>a</sup>, Jörg Pross<sup>a</sup>, Gerhard Schmiedl<sup>b</sup>, Ian T. Lawson<sup>c</sup>, Bas van de Schootbrugge<sup>a</sup>, Hartmut Schulz<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Institute of Geosciences, University of Frankfurt, Altenhöferallee 1, D-60438 Frankfurt, Germany

<sup>b</sup> Geological-Palaeontological Institute, University of Hamburg, Bundesstrasse 55, D-20146 Hamburg, Germany

<sup>c</sup> School of Geography, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, United Kingdom

<sup>d</sup> Institute of Geosciences, University of Tübingen, Sigwartstrasse 10, D-72076 Tübingen, Germany

**Abstract**

To elucidate the vegetation dynamics in the Aegean region during the last 20 kyr, we have studied terrestrial palynomorphs in marine core GeoTü SL152 (Mount Athos Basin, northern Aegean Sea) at centennial-scale (150 to 300 yr) resolution. The robust chronology of the core allows us to reliably date signals of short-term vegetation change in the Aegean region. For the Pleniglacial interval until ~14.6 kyr BP, our data document steppe vegetation, suggesting dry climatic conditions in the borderlands of the Aegean Sea. Subaerially exposed parts of the shelf were colonized by *Pinus*-dominated vegetation until shelf areas were flooded during Late Glacial sea-level rise. The final, rapid decrease of *Pinus* pollen percentages between ~14 and ~13 kyr BP appears to be connected to meltwater pulse MWP-1A. The Late Glacial interstadial complex (i.e. Meiendorf, Bølling and Allerød) is characterized by the spread of oak trees, but also the continuous presence of steppe elements indicates only slightly increased humidity. The Younger Dryas chronozone was the driest interval of the past 20 kyr. Insufficient humidity was probably also responsible for the ~2.0 kyr delay in Holocene reforestation in the Aegean region relative to western Greece. During the Holocene, the vegetation was repeatedly affected by centennial-scale episodes of reduced moisture availability.

Radiocarbon-based age models of previously published pollen records imply strong discrepancies in vegetation development in the Aegean region, but there are reasons to doubt the accuracy of these age models. Here we use the well-dated pollen record from marine core SL152 and biostratigraphic correlation to propose revised chronologies for several published terrestrial pollen records. This re-assessment yields a spatiotemporally consistent pattern of vegetation dynamics in the borderlands of the Aegean Sea.

**Keywords:** marine pollen record; land-sea correlation; eastern Mediterranean; Last Glacial Maximum; Late Glacial; Holocene

### Introduction

Located in a strategic position between the higher-latitude (i.e., North Atlantic Oscillation-influenced) and lower-latitude (i.e., monsoonally-influenced) climate systems, the Aegean region is particularly sensitive in recording climate change and its imprint on terrestrial ecosystems (eg Tzedakis, 1999; Rohling et al., 2002).

During the last 20 kyr, climate conditions in the borderlands of the Aegean Sea changed from extremely dry during the Last Glacial Maximum (LGM) to more humid during the Holocene (eg Cheddadi and Rossignol-Strick, 1995a; Lawson et al., 2004). The influence of these extreme changes in moisture availability on the vegetation in the Aegean region has been repeatedly investigated through palynological analyses of peat and lake sediments (eg Wilmstra, 1969; Bottema, 1979; Tzedakis, 1999; Digerfeldt et al., 2000; Lawson et al., 2005). Palaeoclimatic interpretations of terrestrial pollen records can, however, suffer from specific limitations. The composition of terrestrial pollen spectra is influenced by local-scale vegetation dynamics, which are a function of local biotic and abiotic factors. With regard to abiotic factors, the effects of the local topography have repeatedly been shown to strongly influence palaeoclimatic reconstructions, yielding a local rather than a regional climate signal (eg Cheddadi et al., 1998; Müller, 2000; Tzedakis et al., 2004; Ortu et al., 2006). Moreover, many terrestrial records have insufficient or even inconsistent age models. Radiocarbon dating of pollen records in the Eastern Mediterranean region has proven notoriously difficult due to a lack of material suitable for high-quality radiocarbon dating and/or considerable hard-water effects (eg Rossignol-Strick, 1995; Jahns, 2002; Schwab et al., 2004).

These limitations can be overcome by the analysis of pollen assemblages from marine settings. Marine sediments tend to yield age models that are more consistent than those of terrestrial records (Rossignol-Strick, 1995). Because the pollen assemblages deposited in marine settings are derived from large a catchment area, their palaeoclimatic evaluation yields a regional integration rather than a local signal (Cheddadi and Rossignol-Strick, 1995b; Desprat et al., 2006). On the other hand, the signal of marine pollen assemblages with regard to reflecting terrestrial vegetation communities can be obscured by transport-induced taphonomic bias, which has to be kept in mind for palaeoclimatic interpretations (eg Traverse, 1994).

In the light of the above, we have carried out a centennial-scale-resolution study of pollen assemblages from the marine core GeoTü SL152 (Mount Athos Basin, Northern Aegean Sea), which represents a continuous sedimentary archive comprising the last ~20 kyr. Here, high sedimentation rates allow the detailed analysis of short-term terrestrial ecosystem change in the borderlands of the Aegean Sea. Furthermore, they have reduced the effects of oxidation on palynomorphs, which severely hampers the analysis of organic material in most regions of the Mediterranean Sea (Cheddadi and Rossignol-Strick, 1995a, b; Rossignol-Strick, 1999; Rossignol-Strick and Paterne, 1999). The centennial-scale-resolution pollen data generated from core SL152 were used to make a detailed, stratigraphically well constrained reconstruction of vegetation and climate dynamics in the

borderlands of the Aegean Sea. In a second step, we compared the pollen data from core SL152 with previously published terrestrial pollen records in the borderlands of the Aegean Sea such as Kopais (Turner and Greig, 1975), Xiniias (Digerfeldt et al., 2000), Nisi Fen (Lawson et al., 2005), and Tenaghi Philippon (Wijmstra, 1969; Fig. 1), in an effort to re-assess the chronologies of these records.

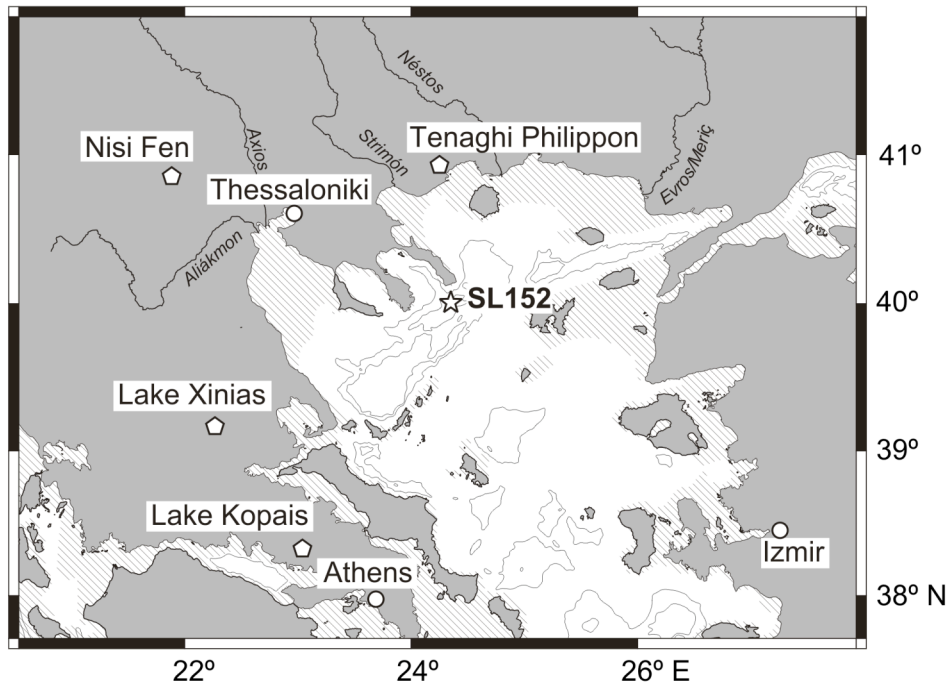


Fig. 1. Map of the Aegean region. White star marks the location of core GeoTü SL152. Pentagons mark the positions of previously published pollen records from the Aegean region referred to in the text. Hatched area indicates shelf exposed until ~15 kyr BP (after Cramp et al. 1988, Aksu et al. 1995, Perossoratis and Conispoliatis 2003), isolines show water depths of 600 and 1000 m.

### Regional setting

Piston core GeoTü SL152 (40°05.19'N, 24°36.65'E, water depth 978 m) was recovered in 2001 during R.V. Meteor cruise M51/3 from the Mount Athos Basin, 200 km SE of Thessaloniki (Fig. 1). The 6.7 m long core comprises the last ~20 kyr.

The fluvial and aerial input of terrestrial sedimentary components into the Mount Athos Basin during the last 20 kyr was largely derived from the northern borderlands of the Aegean Sea, with subordinate contributions originating from western Asia Minor and, after 8.5 kyr, from surface-water outflow of the Black Sea (Sperling et al., 2003; Ehrmann et al., in press). Hence, it can be expected that terrestrial palynomorphs transported into the Mount Athos Basin yield an integrated view of the vegetation dynamics in the northern borderlands of the Aegean Sea.

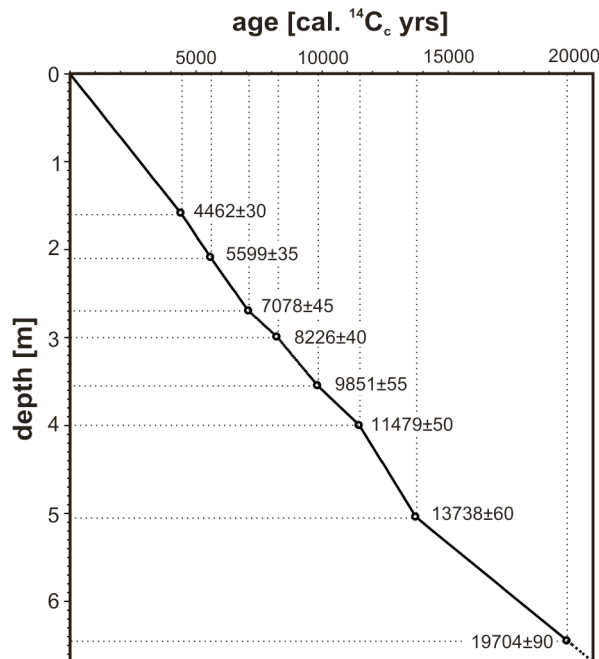


Fig. 2. Age-depth curve for core SL152.

## Material and methods

### Age model

The age model for core SL152 is based on eight accelerator mass spectrometry <sup>14</sup>C dates generated at the Leibniz Laboratory for Radiometric Dating and Stable Isotope Research, Kiel, Germany, with a precision of ±30 to ±90 yr standard deviation (Tab. 1). The conversion of <sup>14</sup>C ages into calendar years was carried out using the Fairbanks 0805 calendar age conversion software (Fairbanks et al., 2005). Reservoir effects were calculated after Siani et al. (2001) and are between 400 and 600 yr. The age-depth curve developed for core SL152 shows that all eight <sup>14</sup>C dates yield highly consistent ages and implied changes in sedimentation rates were only minor (Fig. 2). Thus, a linear interpolation between the age control points appears justified.

### Sampling, pollen analysis and identification of sapropelic sediments

Terrestrial palynomorph samples were taken with a spacing of 5 cm (sample thickness: 1 cm) in the core section from 5.50 to 2.30 m (representing the interval from the Bølling/Allerød to the end of the Early Holocene). Sample spacing for the core sections from 6.70 to 5.50 m (representing the late Pleniglacial and the Meiendorf) and from 2.30 to 0.0 m (Middle to Late Holocene) was 10 cm. Based on the above age model, this yields an average temporal resolution of ~150 yr (5 cm) or ~300 yr (10 cm). For each sample, 1 to 6 g of sediment was processed using standard palynological techniques following Pross (2001), including HCl and

HF treatment and sieving through a 6 µm nylon mesh. *Lycopodium* spore tablets were added in order to calculate pollen concentrations (Stockmarr, 1971).

Whenever possible, at least 300 pollen grains (excluding bisaccates) were analyzed per sample. Bisaccates were excluded from the counting sums used in the percentage calculations, because they are overrepresented in marine sediments owing to their good transport properties and particularly high resistance to oxidation as compared to non-saccate pollen (eg Traverse, 1988; Rossignol-Strick and Paterne 1999). Pollen grains of all *Ephedra* species and Rosaceae were treated as herb pollen despite the presence of woody taxa within these groups; pollen of Cichorioideae, *Centaurea* and *Artemisia* were excluded from the Asteraceae family and are discussed separately.

Sediment lightness was measured using a Pausch Messtechnik hand colorimeter to differentiate between sapropelic and non-sapropelic sediments. A lightness value of 46% was selected to delimit darker sapropelic from lighter non-sapropelic sediments (Kotthoff et al. *in press*).

Tab. 1. Chronology of core SL152 based on AMS radiocarbon measurements. The calibration was performed with the Fairbanks 0805 calendar age conversion software (Fairbanks et al., 2005), corrections for reservoir effects are after Siani et al. (2001).

	Depth (cm)	<sup>14</sup> C yr BP	Material/Taxa	Grain size (µm)	Reservoir Correction/yr	Calendar Years BP
KIA 28410	161	4400±30	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	4462±37
KIA 28411	210	5265±35	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	5599±26
KIA 28412	270	6570±45	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	7078±78
KIA 28413	300	7805±40	<i>G. ruber</i> and <i>G. bulloides</i>	>200	400	8226±56
KIA 28414	356	9205±55	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	9851±143
KIA 28415	400	10410±50	pteropods	>315	400	11479±136
KIA 28408	505	12430±60	mixed planktic foraminifera	200-400	600	13738±114
KIA 28409	645	16990±90	mixed planktic foraminifera	>200	400	19704±124

### Results and interpretation: Preservation, vegetation signals and climatic implications

All 103 palynological samples studied have yielded rich, diverse pollen assemblages with good preservation. The interval of sapropel S1 (S1) formation (from ~9.6 to ~7.0 kyr BP, Fig. 3, Fig. 4) is marked by especially high pollen concentrations. Furthermore, percentages of particularly oxygenation-resistant Cichorioideae pollen (Cheddadi and Rossignol-Strick, 1995b) are relatively high in the pollen record from core SL152 compared to terrestrial pollen records from the Aegean region. This could indicate that differential preservation may have affected the original pollen assemblages. However, bisaccate pollen percentages do not

exhibit significant changes at the boundary between non-sapropelic and sapropelic sediments (i.e., at ~9.6 kyr BP; Fig. 3). If differential preservation had affected the pollen assemblages, a strong decrease in bisaccate pollen should have been expected at the boundary due to the high oxidation resistance of this pollen type (Cheddadi and Rossignol-Strick, 1995b). Furthermore, bisaccate pollen and Cichorioideae pollen show almost the same rate of increased concentration within S1 as less oxidation-resistant pollen such as *Quercus* (Fig. 4). A further argument against an alteration of the original pollen assemblages due to differential preservation is the increase of *Quercus* pollen from 10.3 until 9.4 kyr BP (Fig. 3) that remains constant across the boundary between non-sapropelic and sapropelic sediments. Non-saccate arboreal pollen (AP) such as *Quercus* shows less resistance against oxidation than non-saccate Compositae pollen like Cichorioideae (eg Cheddadi and Rossignol-Strick, 1995b).

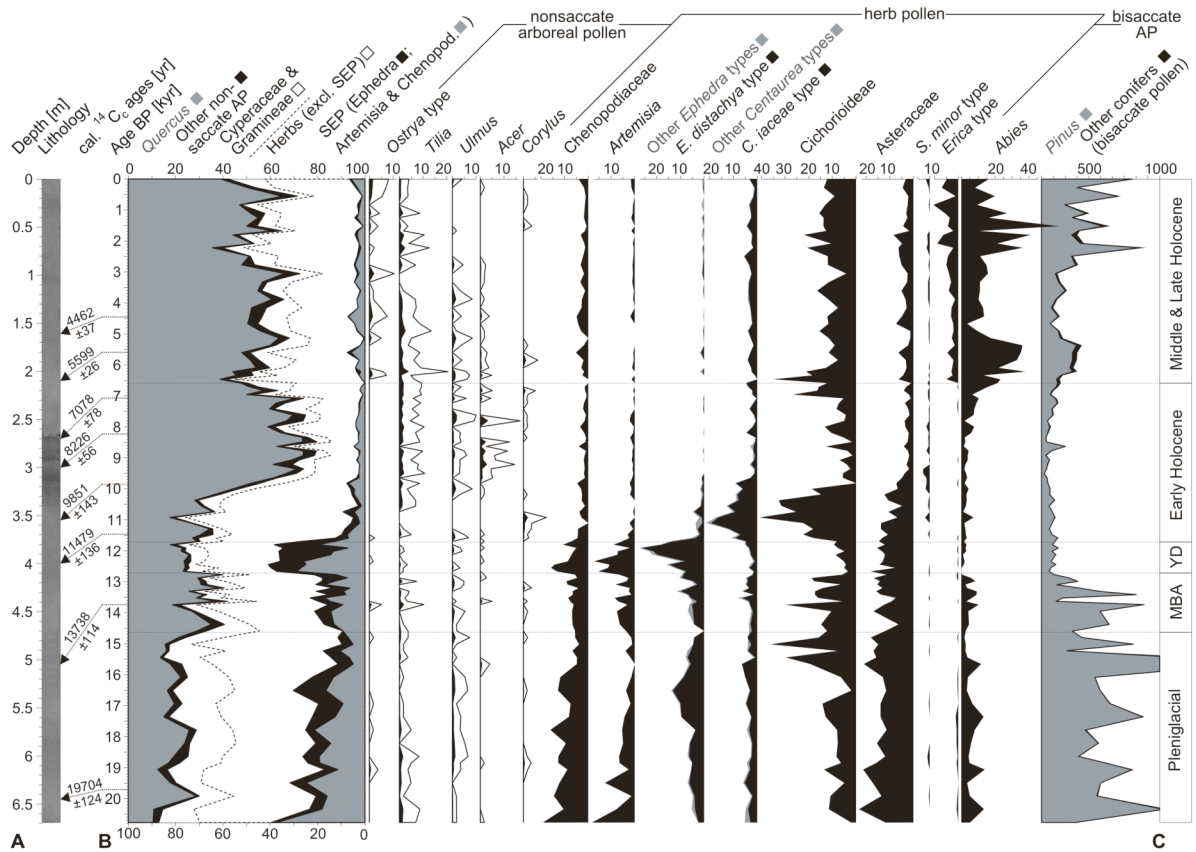


Fig. 3. Palynological results from core SL152. A: Digital core photo plotted versus depth. B: Percentages of selected pollen types plotted versus age. The percentages are based on total terrestrial pollen excluding bisaccate pollen. Grasses comprise Cyperaceae and Gramineae. Steppe elements comprise *Ephedra*, *Artemisia* and Chenopodiaceae. *Artemisia*, Cichorioideae and *Centaurea* are excluded from Asteraceae. Dashed arrows mark reservoir-corrected <sup>14</sup>C-based calendar ages, arrowheads indicate positions of <sup>14</sup>C samples in the core. MBA = Meiendorf/Bølling/Allerød complex, YD = Younger Dryas, PB = Preboreal, HCO = Holocene Climatic Optimum.



Thus a severe affection of the original pollen assemblages by differential preservation should have caused an abrupt increase of *Quercus* pollen at around ~9.6 kyr due to the low oxygen content of the sapropelic sediments, which is not the case. We conclude that the high sedimentation rates in the Mount Athos basin have significantly reduced the effects of oxidation on palynomorphs in the non-sapropelic sediments. Therefore differential preservation can be considered to be of minor relevance. The high Cichorioideae pollen percentages in core SL152 can mainly be ascribed to a strong lowland signal revealed in this record.

The palynological signals are described and discussed below in four stratigraphic intervals of the late Pleniglacial (20.8 to 14.6 kyr BP), Meiendorf/Bølling/Allerød complex (14.6 to 12.7 kyr BP), Younger Dryas (12.7 to 11.7 kyr BP), Early Holocene (11.7 to 6.6 kyr BP), and Middle and Late Holocene (6.6 kyr BP until today).

### **Late Pleniglacial (20.8 kyr to 14.6 kyr BP)**

Steppe elements dominate the pollen assemblages during the Pleniglacial interval of core SL152 (Fig. 3). This suggests that the borderlands of the Aegean Sea were covered by a predominantly steppe vegetation thriving under dry climatic conditions. While *Artemisia* and, to a lesser degree, Chenopodiaceae pollen percentages show a slight overall decrease during that time, pollen percentages of the semi-desert indicator *Ephedra* increase nearly constantly, reaching a maximum at ~16.5 kyr BP. This *Ephedra* peak may mark the driest point of the late Pleniglacial in the borderlands of the Aegean Sea. The interval from ~16.5 kyr BP to the end of the Pleniglacial is characterized by a decrease in steppe element pollen (SEP) percentages, whereas pollen from non-steppe herbs (especially Cichorioideae) became more abundant. This points to a slight increase in available moisture.

Throughout the Pleniglacial interval of core SL152, percentages of non-saccate AP vary between 12 and 30%. They are predominantly represented by *Quercus*, *Tilia* and *Ulmus* are almost consistently present, while other non-saccate AP (eg *Ostrya* and *Corylus*) occur only sporadically (Fig. 3). Given the overall dry conditions in the borderlands of the Aegean Sea (as evidenced by consistently high percentages of SEP), populations of broad-leaved tree taxa may have persisted in micro-climatically and edaphically favourable niches. It was not until the end of the Pleniglacial that the percentages of non-saccate AP increased significantly. This increase, in conjunction with a strong decline in *Ephedra* pollen percentages, signals the onset of markedly improved growth conditions for broad-leaved trees in the borderlands of the Aegean Sea.

The Pleniglacial interval of core SL152 is characterized by extremely high abundances of bisaccate pollen (mainly *Pinus*), with maximum percentages exceeding 1000% (Fig. 3) and pollen concentrations of between 5000 to 10 000 *Pinus* pollen grains per gram of sediment. Such extreme values are not known from terrestrial records in the Aegean region. They cannot solely be explained by the overrepresentation of bisaccate pollen in

marine sediments, because the pollen concentration of *Pinus* pollen grains per gram sediment decreases to less than 1000 grains during the Younger Dryas, although the lithology and lightness values suggest no significant change in the character of the sediment (Fig. 4). Therefore another explanation is required. The Pleniglacial sea level was more than 100 m lower than today, causing the subaerial exposure of extensive shelf areas in the Aegean Sea (Cramp et al., 1988; Aksu et al., 1995; Perissoratis and Conispoliatis, 2003; Fig. 1). *Pinus* is well adapted to growing on poor, sandy soils (Oberdorfer et al., 2001). It has indeed been shown to have been the dominant arboreal taxon on the exposed continental shelf in western Canada during the late Wisconsinian (Lacourse et al., 2003). Therefore we propose that the shelf adjacent to the Mount Athos Basin was populated by *Pinus* stands which caused an immense amount of *Pinus* pollen to be carried into the basin. This scenario would also explain why such extreme percentages of *Pinus* pollen are not reflected in coeval terrestrial archives. At the same time, the vegetation cover of the shelf during sea-level lowstands could also account for the high *Ephedra* pollen abundances in core SL152 during the Pleniglacial. These are significantly higher than in terrestrial records from the borderlands of the Aegean Sea such as Tenaghi Philippon (Wijmstra, 1969) and Lake Kopais (Turner and Greig, 1975). Thus, it appears likely that large populations of *Ephedra* inhabited the exposed shelf areas.

The substantial decrease of *Pinus* pollen percentages and concentrations between ~15 kyr and ~13 kyr BP, coincides with an interval of pronounced sea-level rise including meltwater pulse MWP-1A. At ~14 kyr BP, MWP-1A alone provided a sea-level rise of at least 25 m (Lambeck et al., 2002), causing the flooding of large parts of the formerly exposed shelf. In the scenario we propose for the Aegean region, this flooding caused the extirpation of the *Pinus* populations that had previously inhabited the exposed shelf.

Extremely high percentages of *Pinus* pollen during periods of large global ice-volume contrasting with low percentages during periods of low ice-volume have been identified in several other marine pollen records of the Quaternary (eg Sánchez Goñi et al., 1999, 2005; Desprat et al. 2005, 2006). In the light of our scenario proposed for the Aegean shelf, these changes in *Pinus* percentages may not only have to be seen as the result of climatic forcing and/or taphonomic effects, but may also be interpreted in terms of sea-level change.

### **Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex (14.6 to 12.7 kyr BP)**

During the Late Glacial Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex, non-saccate AP percentages show increased values (up to 40%) compared to the preceding Pleniglacial (Fig. 3). The first major peak of non-saccate AP percentages centred at ~14.4 kyr BP is coeval with Greenland interstadial (GI) 1e on the GISP2 time scale (Stuiver and Grootes, 2000) and the Meiendorf interstadial in Central Europe at around 14.4 k varve years BP (Litt et al., 2003). The first non-saccate AP peak in core SL152 is therefore proposed to be the biostratigraphic equivalent of the Meiendorf interstadial.

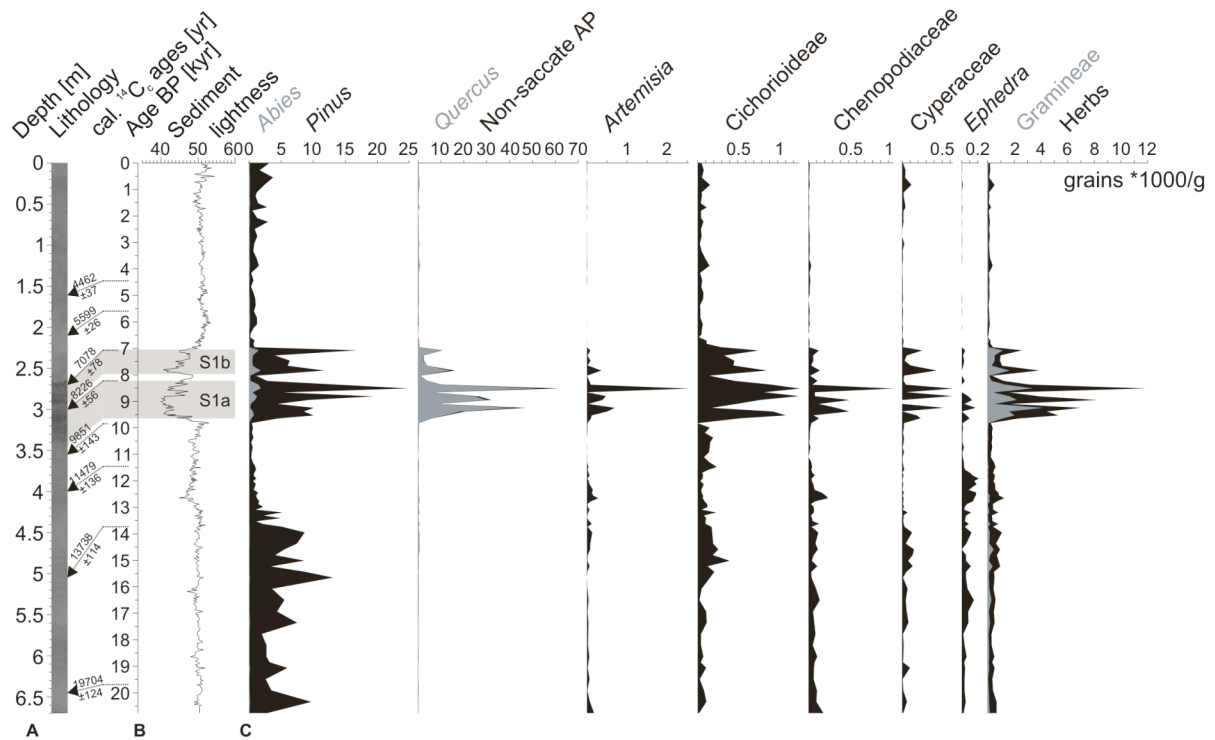


Fig. 4. Sediment lightness and pollen and spore content in core SL152. A: Digital core photo plotted versus depth. B: lightness values of sediments. Dashed arrows mark reservoir-corrected  $^{14}\text{C}$ -based calendar ages, arrowheads indicate positions of  $^{14}\text{C}$  samples. Shaded areas = sapropelic sediments, S1a = sapropel S1a, S1b = sapropel S1b. C: Number of grains of selected pollen and spore taxa per gram sediment.

Subsequently, a ~200 yr long stadial, centred at ~13.8 kyr BP and characterized by increased Asteraceae, Cichorioideae and SEP percentages as well as a minimum of non-saccate AP percentages, is recorded in core SL152. This stadial appears to be the regional equivalent of the Oldest Dryas in Central Europe (eg Litt et al., 2003) and episode GI-1d in the GRIP ice core record (Björck et al., 1998). The fact that previously studied terrestrial archives from the Aegean region have not revealed the impact of the Oldest Dryas is probably due the low temporal resolution and chronological uncertainty of the existing records.

The Oldest Dryas separates the Meiendorf interstadial from an interstadial complex lasting from ~13.7 to ~12.7 kyr BP (Fig. 3). This interstadial complex, characterized by three non-saccate AP peaks with values up to 40%, is probably correlative with the tri-partite Bølling/Allerød interval and the GRIP ice core episodes 1c3 (lower part), 1c1 (upper part), and 1a (Björck et al., 1998), respectively. Interim declines in non-saccate AP percentages associated with increased SEP percentages indicate transient climatic deteriorations in the borderlands of the Aegean Sea. The deteriorations centred at ~13.4 kyr BP and from 13.2 to 12.8 kyr BP are coeval with the Older Dryas and Gerzensee oscillations in Central Europe (eg Lotter et al., 1992; Ammann et al., 2000; Litt et al., 2003), and with Greenland GRIP episodes GI-1c and GI-1b in the GRIP ice core (Björck et al., 1998).

### **Younger Dryas (12.7 kyr to 11.7 kyr BP)**

The Younger Dryas is characterized by high SEP percentages, which remain nearly constant (~38%) between 12.7 and 11.7 kyr BP (Fig. 3). Significant fluctuations occur, however, in the percentages of the three steppe element taxa. A rapid expansion of *Artemisia* is followed immediately by an expansion of Chenopodiaceae. Shortly afterwards, pollen of the semi-desert plant *Ephedra* (mainly *Ephedra distachya*-type) becomes markedly more abundant, reaching a maximum of 25% at ~11.9 kyr BP. Climatically, this succession indicates that the Younger Dryas started with a rapid and strong decrease in moisture availability and continued with a further drying that culminated at ~11.9 kyr BP. The prominence of the SEP and particularly the *Ephedra* peak suggest that climate conditions in the borderlands of the Aegean Sea during the Younger Dryas were even dryer than during the Pleniglacial (Fig. 3). Towards the end of the Younger Dryas, the decrease of *Ephedra* percentages associated with a short re-expansion of *Artemisia* and Chenopodiaceae (at 11.8 kyr BP) marks the return to less arid conditions. Within the next 0.2 kyr (until ~11.6 kyr BP), the general decrease of SEP percentages and the steady increase of pollen percentages of non-steppe herbs such as Centaureaceae and Cichorioideae suggests a further improved moisture availability that marks the end of the Younger Dryas in the Aegean region at 11.7 kyr BP. Based on the pollen data from core SL152, the duration of the Younger Dryas in the borderlands of the Aegean Sea was 1.0 kyr and therefore comparable with its duration in more western settings of southern Europe (eg Monticchio/Italy – Allen et al., 1999; Serra da Estrela/Portugal – van der Knaap and van Leeuwen, 1997) and Central Europe (eg Brauer et al., 1999).

### **Early Holocene (11.7 to 9.7 kyr BP)**

The onset of the Early Holocene is marked by a major increase of non-steppe herb pollen and only a minor increase of non-saccate tree pollen (Fig. 3). It is also characterized by the first consistent occurrence of *Sanguisorba minor*-type pollen after ~0.7 kyr and highest pollen percentages of this taxon in the pollen record. The presence of pollen from this heliophilous pioneer plant and the dominance of Cichorioideae and *Centaurea* pollen, combined with low SEP percentages, point to an increase of precipitation in the Aegean borderlands. However, precipitation was insufficient to support the Holocene reforestation until ~10.2 kyr BP, as indicated by the relatively low non-saccate AP percentages (20 to 36%) prior to that time. These findings from the Aegean region are in contrast to pollen data from near-coastal settings in western Greece and Central Europe. In those regions, reforestation was already completed at ~11.5 kyr BP (Lawson et al., 2004; Jahns, 2005; Litt et al., 2001). The discrepancy between western Greece and the Aegean borderlands may be explained by higher precipitation in the former region, resulting from evaporation over the Tyrrhenian and Adriatic Seas.

The general increase in moisture availability at the beginning of the Holocene was interrupted by a short-term, centennial-scale setback centred at ~11.0 kyr BP (Fig. 3). Here, non-saccate AP percentages show a short, but significant decline, whereas the percentages of Cichorioideae pollen reach a maximum. This suggests a short-term return to drier climate conditions.

The steady increase of non-saccate AP percentages after 10.3 kyr BP culminated at ~9.4 kyr BP when ~70% was reached (Fig. 3). This marks the completion of Holocene reforestation in the borderlands of the Aegean Sea. Throughout the time interval from ~9.7 to ~6.6 kyr BP, pollen from broad-leaved trees (mainly *Quercus*) dominates the palynological assemblages. However, several short-term, centennial-scale climatic deteriorations occur during this interval. They are documented by abrupt decreases of *Quercus* percentages centred at ~9.3, ~8.6, ~8.1, ~7.4, and ~6.5 kyr BP (Fig. 3). The minima in *Quercus* pollen percentages are associated with maxima in Cichorioideae pollen percentages. The climatic deterioration at ~8.1 kyr BP is contemporary with an interruption of S1 deposition, indicated by high lightness values (Fig. 4), and can probably be connected to the 8.2 kyr cold event widely known from the northern hemisphere (eg Sperling et al., 2003; Kotthoff et al., subm.). At the end of the Early Holocene, the strong decline in *Quercus* and coeval increase in Cichorioideae, Centaureaceae and Ericaceae pollen percentages between 7 and 6.5 kyr BP point to a partial opening of forests in the borderlands of the Aegean Sea. This decrease in arboreal vegetation was most probably caused by a reduction in precipitation. Climatic conditions were, however, not dry enough to support a major spread of steppe vegetation.

### **Middle and Late Holocene (6.6 kyr BP to present)**

The Middle and Late Holocene interval of core SL152 is marked by the consistent occurrence of *Erica*-type pollen, which first appears at ~6.6 kyr BP (Fig. 3), and the occurrence of *Ostrya*-type pollen. Percentages of non-saccate AP, still mainly contributed by *Quercus*, are mostly lower and show stronger fluctuations than during the second part (~9.7 to ~6.6 kyr BP) of the Early Holocene. This indicates that the forest cover in the borderlands of the Aegean Sea was not as dense as during the moist conditions of the earlier Holocene. Besides overall decreased moisture availability, however, human forest clearance increasingly contributed to the opening of forests since at least 5.5 kyr BP (eg Jahns, 1993) in the Aegean region.

Short-term minima of non-saccate AP percentages occur at ~5.6, ~4.7-~4.1, and ~2.2 kyr BP as well as in the present. The minima centred at ~5.6 and ~4.3 kyr BP are accompanied by increased percentages of Chenopodiaceae pollen, while the pollen percentages of the heliophilous taxa *Sanguisorba minor* and *Artemisia* and furthermore Cichorioideae and Centaureaceae do not increase significantly. This suggests that these changes in the composition of pollen assemblages represent drought events that affected the vegetation in the Aegean region during the Middle and Late Holocene. The centennial-scale

drought event centred at ~5.6 kyr is coeval with the end of the African Humid Period, evidenced by the rapid lowering of lake levels across subtropical Africa (eg Gasse and Van Campo, 1994; deMenocal et al., 2000). The multi-century drought event between ~4.7 and ~4.1 kyr BP is coeval with a major dry phase registered in northern Africa and the Near East. In northern Africa, a widespread lake-level minimum suggests a regional weakening of monsoonal rainfall between ~4.5 and 4.0 kyr BP that caused the fall of the Egyptian Old Kingdom (Gasse and Van Campo, 1994; Gasse, 2000; Krom et al., 2002). Similar signals are registered in the Levant region, where lake levels strongly declined during that time (Enzel et al., 2003), and in Mesopotamia, where an aridification peak at ~4.2 kyr BP may have been a key factor in the collapse of the Akkadian empire (Weiss et al., 1993).

In contrast to these drought events, the sharp decrease of non-saccate AP percentages that culminated at ~2.2 kyr BP is not associated with increasing SEP percentages. Hence, it appears unlikely that this vegetation setback was climatically induced, but resulted instead from anthropogenic influence on vegetation that became increasingly prominent during the last few millennia in the Aegean region (eg Jahns, 1993).

### **Comparison of the core SL152 data with terrestrial pollen records**

In the following, we compare the marine pollen record from core SL152 in the Mount Athos basin with signals from terrestrial pollen archives in the northern and north-western borderlands of the Aegean Sea. In conjunction with the centennial-scale-resolution pollen data, the robust age model of core SL152 allows us to critically re-evaluate the age models of terrestrial pollen archives. This facilitates the identification of differences and similarities between the marine and the terrestrial pollen signals, which can help to provide insights into the spatiotemporal patterns in the vegetation development in the borderlands of the Aegean Sea. Because the Late Glacial to early Holocene exhibit particularly strong vegetation dynamics, we have focussed our comparison on this interval.

To increase the comparability of marine and terrestrial pollen records, we have re-calibrated all terrestrial radiocarbon dates using the Fairbanks 0805 calendar age conversion software (Fairbanks et al., 2005). The re-calibration was also carried out when the authors had calibrated their radiocarbon dates using other methods. Moreover, bisaccate pollen grains were excluded from the counting sums of all records. Such a procedure is unusual for terrestrial pollen records, but is necessary to make them comparable with the marine pollen data. The criteria for the selection of terrestrial pollen records used for comparison were that they (1) comprise at least the time interval from the YD to the present, (2) provide at least a centennial-scale resolution, (3) are based on reasonably high counting sums, and (4) originate from sites that lie within a maximum distance of 250 km from core SL152.

### Terrestrial pollen records used for comparison

#### Kopais:

The pollen archive from Lake Kopais is situated at 38.5°N, 23.1°E, 95 m a.s.l. in central Greece, ~230 km SSW from core SL152 (Fig. 1). From the various pollen records from Lake Kopais generated over the last decades (Turner and Greig, 1975; Allen, 1986, 1990; Tzedakis, 1999; Okuda et al., 1999; Okuda et al., 2001), we have selected the record of Turner and Greig (1975) for our comparison. This is because the records of Allen (1986, 1990) and of Okuda et al. (1999) have a significantly lower temporal resolution, and the records of Tzedakis (1999) and Okuda et al. (2001) focus on the Pleistocene interval. For the record presented by Tzedakis (1999), two AMS-<sup>14</sup>C datings were provided by Lawson (2001). Allen (1990) provided two AMS-<sup>14</sup>C datings, and Okuda (1999) provided six AMS-<sup>14</sup>C datings performed on charcoal, which with one exception contributed to an apparently consistent age model. No radiocarbon dates are available for the record of Turner and Greig (1975).

#### Lake Xinias:

The pollen archive from Lake Xinias is located at 39°04'N, 22°13'E, 480 m a.s.l. in central Greece, ~230 km SW from core SL152 (Fig. 1). We have assessed the pollen record of Digerfeldt et al. (2000), because it yields a higher average temporal resolution than the record of Bottema (core Xinias I, 1979). The record of Digerfeldt et al. (2000) includes four radiocarbon ages between 15.15 and 18.65 m depth, however, the age model is not consistent (Fig. 5).

#### Nisi Fen:

Nisi Fen is located at 21°55'E, 40°49'N, 475 m a.s.l. in northern Greece, ~245 km NW from core SL152 (Fig. 1). Lawson et al. (2005) provided a composite pollen record of Nisi Fen with AMS-<sup>14</sup>C dating performed on seeds of *Cladium mariscus* and charcoal. The authors had to exclude four of their seven <sup>14</sup>C dates in order to achieve a consistent age model. A previously published pollen record from the Nisi basin (Bottema, 1974) does not extend into the Pleistocene.

#### Tenaghi Philippon:

Tenaghi Philippon is situated at 40°58'N, 24°15'E, 40 m a.s.l. in north-eastern Greece, ~150 km N of core SL152 (Fig. 1). The pollen record of Wijmstra (1969) yields a temporal resolution of approximate 220 yr and comprises four <sup>14</sup>C dates within the interval of interest. However, in order to achieve a consistent age model, Wijmstra (1969) decided to ignore a <sup>14</sup>C date (8.63 kyr BP, 7.85 uncalibrated kyr BP) at a depth of 4.3 m. The age model for the Pleniglacial and the Holocene interval of the Tenaghi Philippon record has previously been questioned by Rossignol-Strick (1995) because it implied strong temporal offsets of its climatic signals to those from other records nearby.

**Comparison of marine and terrestrial pollen signals**

According to the views of Rossignol-Strick (1995), but *contra* those of, for example, Bottema (1995), the Younger Dryas can be unequivocally identified in Eastern Mediterranean vegetation records by an abundance peak of plants indicating strongly arid conditions, particularly *Artemisia* and Chenopodiaceae (Rossignol-Strick, 1995). In marine core SL152 and all four terrestrial pollen records from the borderlands of the Aegean Sea discussed here in detail, the Younger Dryas is marked by a prominent double peak of Chenopodiaceae and *Artemisia* pollen prior to the onset of Holocene reforestation (Fig. 5).

The age model for the pollen record from core SL152 implies a timing of the Younger Dryas (12.7-11.7 kyr BP) that is in perfect match with the robust chronologies based on counts of annual layers in Central European lake sediments (Brauer et al., 1999) and Greenland ice cores (Stuiver and Grootes, 2000). In the light of the above, the Younger Dryas interval is an ideal climatostratigraphic anchor point for the comparison with the four terrestrial pollen records (cf. light blue bar in Fig. 5).

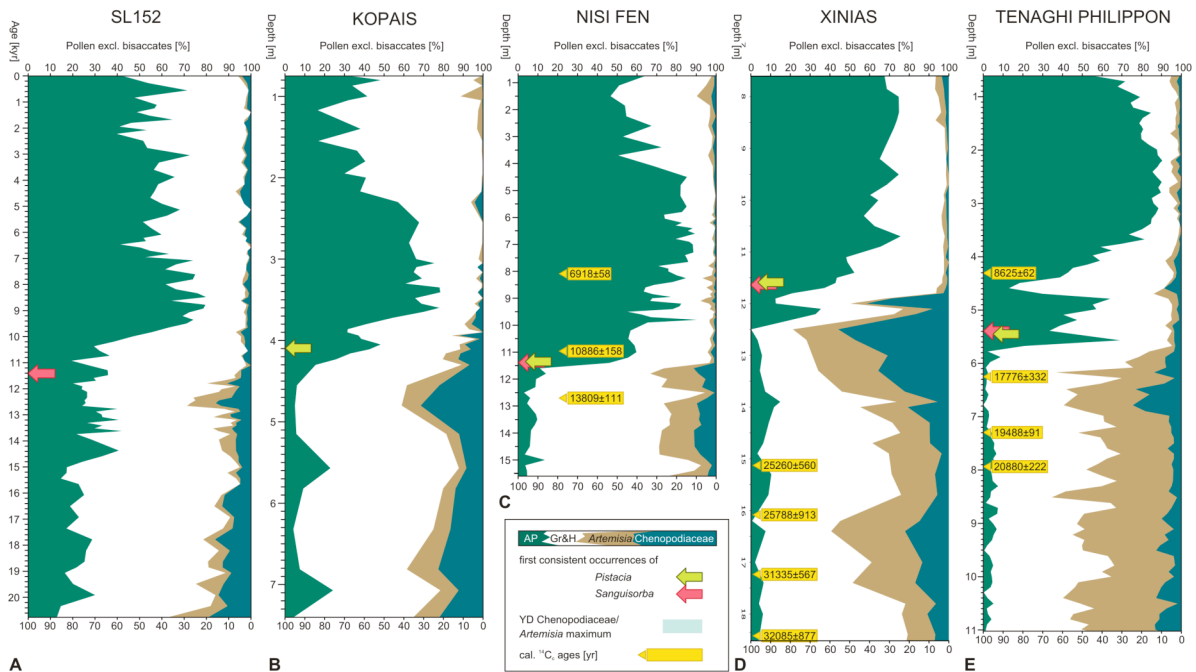


Fig. 5. Pollen diagrams of selected taxa (non-saccate arboreal pollen, Chenopodiaceae pollen and *Artemisia* pollen) from marine and terrestrial pollen archives. A: Pollen diagram from core GeoTü SL152 plotted against age. B: Lake Kopais pollen diagram modified from Turner and Greig (1975). C: Nisi Fen pollen diagram modified from Lawson et al. (2005). D: Lake Xiniias pollen diagram modified from Digerfeldt (2000). E: Tenaghi Philippon pollen diagram modified from Wijmstra (1969). B, C, D and E plotted against depth. For all pollen archives, the percentages are based on total pollen excluding bisaccate and Cyperaceae pollen grains and pollen grains of aquatic taxa. AP = nonsaccate arboreal pollen, Gr&H = grasses (Gramineae) and non-steppe herb pollen, YD = Younger Dryas.



The *Chenopodiaceae/Artemisia* double peak of the Younger Dryas interval occurs at Kopais between 5.05 and 4.15 m (major peak at 4.8 m, minor peak at 4.2 m), at Xiniás between 13.7 and 12.3 m, at Nisi Fen between 12.5 and 11.5 m, and at Tenaghi Philippon between 7.0 and 5.75 m (Fig. 5). However, the radiocarbon dates originally provided for the latter two records (Fig. 5 C, E) suggest very different values for the age and length of the Younger Dryas. This is best explained by errors in the  $^{14}\text{C}$ -based age assignments. The validity of the radiocarbon-based age models can be tested by a comparison of the pollen signals with those from marine core SL152.

At Tenaghi Philippon, a  $^{14}\text{C}$ -based calendar age of 17.78 kyr BP at a depth of ~6.25 m (Fig. 5 E), almost in the center of the characteristic *Chenopodiaceae/Artemisia* double peak of the Younger Dryas, led Wijmstra (1969) to a doubtful interpretation of this record. He interpreted the strong decline of AP percentages between 4.75 and 4.2 m depth as the vegetation response to the Younger Dryas and opted to ignore the 8.6 kyr  $^{14}\text{C}$  age he had obtained from 4.3 m depth. This decision has major bearings on further stratigraphic subdivisions of the Tenaghi Philippon record. It would imply that the interval between 5.75 and 4.75 m, which exhibits AP percentages of up to 68%, represents the ~1-kyr-long Bølling/Allerød interval. Besides requiring extremely high sedimentation rates, this correlation appears also unrealistic in the light of the pollen data from core SL152. If compared with the respective interval from core SL152, the AP percentages at Tenaghi Philippon are extremely high (Fig. 5 A, E). Moreover, this correlation would imply that *Pistacia* and consistent high percentages of *Sanguisorba minor* appeared at Tenaghi Philippon already during the early Bølling/Allerød interval, which is in contrast to all other pollen records in the Aegean region where these taxa first occur in the early Holocene (cf. red and light green lines in Fig. 5). Based on the comparison shown in Fig. 5, we propose an alternative chronology for the Late Glacial and Holocene interval in the record of Wijmstra (1969). We suggest that the *Chenopodiaceae/Artemisia* double peak between 7.0 and 5.75 m marks the Younger Dryas, the subsequent main increase of non-saccate AP percentages the Holocene reforestation, and the decline of AP percentages between 4.75 and 4.2 m the vegetation response to the 8.2 kyr cold event widely known from the northern hemisphere (eg Alley and Ágústsdóttir, 2005). This interpretation is strongly supported by the pollen data from core SL152. It implies that the age estimates obtained through radiocarbon dating of organic remains in the Tenaghi Philippon core of Wijmstra (1969) are considerably too old, thus supporting the findings of Rossignol-Strick (1995).

After the YD, the pollen record from Tenaghi Philippon shows a very rapid increase of non-saccate AP percentages between ~5.6 and ~5.5 m depth, followed by a strong decline directly afterwards (between ~5.5 and 5.4 m depth). This decline can probably be connected to the short-term vegetation setback centred at ~11.0 kyr BP in core SL152 (Fig. 5). This assumption is supported by the consistent high percentages of *Sanguisorba minor* at ~11.2 kyr BP in the marine pollen record and at a depth of ~5.4 m at Tenaghi Philippon.

At Nisi Fen, the Younger Dryas directly precedes the Holocene reforestation. Although the minor decrease in non-saccate AP and increase in steppe elements at a depth

of 10.5 m might be connectable with the vegetation setback at ~11.0 kyr BP in core SL152 (which is also indicated by the radiocarbon age of ~10.9 kyr at 10.9 m depth at Nisi Fen), the pollen record from Nisi Fen does not reveal significant signals indicating a delayed reforestation. Under the assumption that the onset of the Younger Dryas is revealed at a depth of 12.5 m at Nisi Fen, we conclude that the age estimate obtained through radiocarbon dating of charcoal at ~12.75 m depth (13.8 kyr BP) is a few hundred years too old.

At Lake Xinias (Digerfeldt et al., 2000), the double peak of Chenopodiaceae representing the Younger Dryas interval is much more pronounced than in the other four records (with up to 55% Chenopodiaceae pollen; Fig.5 D). The Lake Xinias record presented by Bottema (1979) shows even higher percentages (up to ~90%). The large difference in Chenopodiaceae pollen percentages between these two records implies that there is a strong local Chenopodiaceae signal present at Lake Xinias. Probably members of this family were growing in marshy areas around the lake and are thus overrepresented during the Younger Dryas, probably according to lake-level changes (Bottema, 1979). The Lake Xinias record presented by Digerfeldt et al. (2000) shows a delayed reforestation after the Younger Dryas (between ~12.4 and ~11.8 m depth). The vegetation setback centred at ~11.0 kyr BP in core SL152 is also revealed at Lake Xinias at ~11.9 m depth, although the increase in Chenopodiaceae is far bigger in the terrestrial pollen profile (Fig.5). However, this can also be explained by the strong local signal of Chenopodiaceae at Lake Xinias.

In the pollen record from Lake Kopais presented by Turner & Greig (1975), the Younger Dryas (reflected by the characteristic double peak of steppe elements) is followed by a rapid spread of trees with a peak in non-saccate AP centred at ~4.0 m depth. However, there is a rapid decrease of non-saccate AP between 3.9 and 3.8 m depth, which is most probably connected to the vegetation setback visible at ~11.0 kyr BP in core SL152. Thus, the Lake Kopais pollen record also indicates a delayed Holocene reforestation in the Aegean region, although it is not as clearly revealed as at Lake Xinias and in the pollen record from core SL152 (Fig. 5).

The Lake Kopais pollen record presented by Allen (1990) also shows a peak of steppe elements that might represent the Younger Dryas, but the age model of this record contradicts that interpretation. A similar peak of Chenopodiaceae and *Artemisia* is not visible in the Lake Kopais record presented by Okuda et al. (1999). However, as mentioned above, the temporal resolution of both records is low, thus an interpretation of vegetation signals is very difficult.

The strong vegetation signals for the Younger Dryas yielded by all five inspected pollen records from the Aegean region are in contrast to pollen records from western Greece where the impact of the Younger Dryas on vegetation is less clearly expressed (eg at Ioannina; Lawson et al., 2004). This difference can be explained by regionally different climatic regimes. In mountainous regions of western Greece, westerly winds provided precipitation derived from evaporation over the Adriatic Sea (Lawson et al., 2004), whereas the mountainous regions and lowlands situated in the rain shadow further east received markedly less moisture.

The delayed reforestation in the Aegean region (revealed in the pollen record from core SI152 and probably also at Lake Xiniás and Lake Kopais) is also in contrast to the vegetation development at near-coastal areas in western Greece (eg Lake Ioannina), where reforestation was already completed at ~11.5 kyr BP (Lawson et al. 2004). The vegetation development in the Aegean region thus is intermediate between the rapid reforestation directly after the Younger Dryas in Western Greece and the vegetation development revealed in records from the Turkey, where reforestation started even later, in case of the pollen record from Lake Van at around 7.2 k varve yr BP (eg Van Zeist and Woldring, 1978; Landmann et al., 1996).

The Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex is not clearly expressed in all terrestrial records inspected. None of them reveals an increase in percentages of thermophilous broad-leaved tree pollen that could reflect the Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex. The record from the lowland site Kopais shows a peak in non-saccate AP percentages (depth: 5.55 m; Fig. 5 B), however, this signal mainly consists of high percentages of *Juniperus*, not of broad-leaved taxa (Turner and Greig, 1975).

An increase in bisaccate pollen (mainly *Pinus*) percentages preceding the Younger Dryas is documented at Tenaghi Philippon (Wijmstra, 1969), Lake Kopais (Turner and Greig, 1975) and Lake Xiniás (Bottema, 1979; Digerfeldt et al., 2000), and might be a response to the climatic amelioration during the Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex. A similar increase is also visible in the high-altitude records from Lake Sedmo Rilsko (Bulgaria; Bozilova and Tonkov, 2000) and Yeniçaga Gölü (Turkey; Bottema et al., 1993). The end of this bisaccate pollen signal is almost temporally equivalent to the onset of the YD in all four terrestrial records inspected and thus occurred at ~12.7 kyr BP as implied by the comparison with the marine record from core SL152. However, the temporal designation both of the onset of this phase of increased bisaccate pollen, and of particular pollen signals inside, is not possible due to the insufficient age models of the inspected records and the lack of further biostratigraphic anchoring points preceding the YD.

At Nisi Fen, the percentages of *Pinus* pollen during the preceding time interval are only slightly higher than during the Younger Dryas itself. This low grade of *Pinus* expansion can probably be explained by the higher latitude of the Nisi Fen records with probably lower average temperatures especially during the Late Glacial (Lawson et al., 2005). It has been suggested by Tzedakis et al. (2004) for the last glacial period that the expression of climate variability in pollen records significantly depends on local factors.

In the light of the above, it is proposed that at higher-elevation sites in the Aegean region, the Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex is expressed in a spread of conifer taxa (mainly *Pinus*). However, in case of the low-land sites Kopais and Tenaghi Philippon, signals of broad-leaved arboreal vegetation comparable to the strong expression of the interstadial complex in marine core SL152 should have been expected. We suggest that other topographic factors, such as rain shadow position or dominating pollen signals from the surrounding mountains, might have altered the terrestrial pollen signals and thus prevented the expression of the Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex in broad-leaved

vegetation at Lake Kopais and Tenaghi Philippon. In case of Lake Kopais, the low temporal resolution of the pollen record compared to the marine record from core SL152 for the time period preceding the Younger Dryas might also preclude the unequivocal identification of the Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex.

Based on the above, we suggest that the Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex and its particular climate signals can only be recognized in records with sufficiently high resolution. Furthermore, the Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex is not reflected by a clear pollen signal that can be unequivocally detected across the whole Aegean region. It is rather expressed by mixed pollen signals of both bisaccate and non-saccate arboreal pollen, largely depending on regional distinctions.

### Conclusions

To elucidate the vegetation response to short-term climate change in the Aegean region during the last 20 kyr, we have performed a centennial-scale-resolution (150 to 300 yr) study of terrestrial palynomorphs in marine core SL 152 from the Mount Athos Basin, northern Aegean Sea. The highly robust, radiocarbon-based chronology of our marine record in combination with its high temporal resolution allowed the identification of short-term vegetation and climate signals that were previously undetected in terrestrial environments of the Aegean region.

Changes in moisture availability appear to have been a prime factor controlling vegetation dynamics in the Aegean region during the last 20 kyr. Until ~14.6 kyr BP, the borderlands of the Aegean Sea were dominated by steppe vegetation indicative of dry conditions. The Late Glacial Meiendorf/Bølling/Allerød interstadial complex exhibits a spread of broad-leaved arboreal vegetation, but is also characterized by the persistence of steppe elements. This indicates that moisture availability was slightly higher than during the preceding Pleniglacial interval. The Younger Dryas was the driest interval within the last 20 kyr, with a peak in aridity (as indicated by steppe-element pollen percentages) occurring at ~11.9 kyr BP. In the wake of the Younger Dryas, humidity remained insufficient to support Holocene reforestation until ~10.2 kyr. The pollen records from marine core SL152 and from Lakes Kopais and Xinias even indicate a centennial-scale vegetation setback at ~10.9 kyr BP.

During the Holocene, the vegetation experienced repeated, centennial-scale setbacks centred at ~9.3, ~8.7, ~8.3, ~7.6, ~6.7, ~5.6, and ~4.3 kyr BP. These setbacks are marked by decreases in arboreal pollen and in some cases increases in steppe-element pollen percentages, and probably also resulted from reduced moisture availability.

During the Pleniglacial, subaerially exposed shelfal areas of the Aegean Sea were covered by a *Pinus*-dominated vegetation until flooding during the Late Glacial sea-level rise. We ascribe the very strong decrease of *Pinus* pollen percentages between ~15 and ~13 kyr BP to the particularly strong sea-level rise connected to meltwater pulse MWP-1A.

The radiocarbon-based age models of previously published pollen records had implied strong discrepancies in vegetation development in the northern borderlands of the Aegean Sea, particularly for the Late Glacial to Early Holocene. The well-dated pollen data from marine core SL152 allow a re-assessment of the chronologies of these records. The prominent abundance peaks of Chenopodiaceae and *Artemisia* during the Younger Dryas (12.7 to 11.7 kyr BP) are particularly well suited as a tie-point for the integration of terrestrial and marine records. The resulting synthesis yields a spatially and temporally consistent pattern of vegetation dynamics in the northern borderlands of the Aegean Sea.

### Acknowledgements

Stimulating discussions with Kay Emeis, Yvonne Hamann and Tanja Kuhnt are gratefully acknowledged. We thank the crew of R.V. Meteor cruise M51/3 for continuing support. This study was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG; grant Pr 651/6-1).

### References

- Aksu, A. E., Yasar, D., Mudie, P.J. and Gillespie, H. 1995. Late glacial-Holocene paleoclimatic and paleoceanographic evolution of the Aegean Sea: micropaleontological and stable isotopic evidence. *Marine Micropaleontology* 25, 1-28.
- Allen, H. D. 1986. *Late Quaternary of the Kopais Basin, Greece: Sedimentary and Environmental History*. Unpublished Ph.D. thesis, University of Cambridge.
- Allen, H. D. 1990. A postglacial record from the Kopais Basin, Greece. In Bottema, S., Entjes-Nieborg, G. and Van Zeist, W. editors, *Man's Role in the Shaping of the Eastern Mediterranean Landscape*, Balkema, Rotterdam, 299-310.
- Allen, J. R. M., Brandt, U., Brauer, A., Hubberten, H.-W., Huntley, B., Keller, J., Kraml, M., Mackensen, A., Mingram, J., Negendank, J. F. W., Nowaczyk, N. R., Oberhänsli, H., Watts, W. A., Wulf, S. and Zolitschka, B. 1999. Rapid environmental changes in southern Europe during the last glacial period. *Nature* 400, 740-743.
- Alley, R. B. and Ágústsdóttir, A. M. 2005. The 8k event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews* 24, 1123-1149.
- Ammann, B., Birks, H. J. B., Brooks, S. J., Eicher, U., von Grafenstein, U., Hofmann, W., Lemdahl, G., Schwander, J., Tobolski, K. and Wick, L. 2000. Quantification of biotic responses to rapid climatic changes around the Younger Dryas - a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159, 313-347.
- Björck, S., Walker, M. J. C., Cwynar, L. C., Johnsen, S., Knudsen, K. L., Lowe, J. J. and Wohlfarth, B., INTIMATE Members 1998. An event stratigraphy for the Last Termination in the north Atlantic region based on the Greenland ice-core record: a proposal by the INTIMATE group. *Journal of Quaternary Science* 13, 283-292.
- Bottema, S. 1974. *Late Quaternary vegetation history of Northwestern Greece*. Unpublished Ph.D.

thesis, University of Groningen

- Bottema, S. 1979. Pollen analytical investigations in Theassaly (Greece). *Palaeohistoria* 21, 19-40.
- Bottema, S., Woldring, H. and Aytuğ, B. 1993. Late Quaternary vegetation history of Northern Turkey. *Palaeohistoria* 35/36, 13-72.
- Bottema, S. 1995. The Younger Dryas in the Eastern Mediterranean. *Quaternary Science Reviews* 14, 883-891.
- Bozilova, E. D. and Tonkov, S. B. 2000. Pollen from Lake Sedmo Rilsko reveals southeast European postglacial vegetation in the highest mountain are of the Balkan. *New Phytologist* 148, 315-325.
- Brauer, A., Endres, C., Günter, C., Litt, T., Stebich, M. and Negendank, J. F. W. 1999. High resolution sediment and vegetation responses to Younger Dryas climate change in varved lake sediments from Meerfelder Maar, Germany. *Quaternary Science Reviews* 18, 321-329
- Cheddadi, R. and Rossignol-Strick, M. 1995a. Eastern Mediterranean Quaternary paleoclimates from pollen and isotope records of marine cores in the Nile cone area. *Paleoceanography* 10, 291-300.
- Cheddadi, R. and Rossignol-Strick, M. 1995b. Improved preservation of organic matter and pollen in Eastern Mediterranean sapropels. *Paleoceanography* 10, 301-309.
- Cheddadi, R., Lamb, H. F., Guiot, J. and van der Kaars, S. 1998. Holocene climatic change in Morocco: a quantitative reconstruction from pollen data. *Climate Dynamics* 14, 883-890.
- Cramp, A., Collins, M. and West, R. 1988. Late Pleistocene-Holocene sedimentation in the NW Aegean Sea: A palaeoclimatic palaeoceanographic reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 68, 61-71.
- deMenocal, P. B., Ortiz, J., Guilderson, T., Adkins, J., Sarnthein, M., Baker, L. and Yarusinsky, M. 2000. Abrupt onset and termination of the African Humid Period: Rapid climate responses to gradual insolation forcing. *Quaternary Science Reviews* 19, 347-361.
- Desprat, S., Sánchez Goñi, M. F., Turon, J.-L., McManus, J. F., Loutre, M. F., Duprat, J., Malaizé, B., Peyron, O. and Peypouquet J.-P. 2005. Is vegetation responsible for glacial inception during periods of muted insolation changes?. *Quaternary Science Reviews* 24, 1361-1374.
- Desprat, S., Sánchez Goñi, M. F., Turon, J.-L., Duprat, J., Malaizé, B. and Peypouquet J.-P. 2006. Climatic variability of Marine Isotope Stage 7: direct land-sea-ice correlation from a multiproxy analysis of a north-western Iberian margin deep-sea core. *Quaternary Science Reviews* 25, 1010-1026.
- Digerfeldt, G., Olsson, S. and Sandgren, P. 2000. Reconstruction of lake-level changes in Lake Xinias, central Greece, during the last 40 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158, 65-82.
- Ehrmann, W., Schmiedl, G., Hamann, Y., Kuhnt, T., Hemleben, C., Siebel, W. in press. Clay minerals in late glacial and Holocene sediments of the northern and southern Aegean Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (2007), DOI 10.1016/j.palaeo.2007.01.004
- Enzel, Y., Bookman, R., Sharon, D., Gvirtzman, H., Dayan, U., Ziv, B. and Stein, M. 2003. Late Holocene climates of the Near East documented from Dead Sea level variations and regional winter rainfall. *Quaternary Research* 60, 263-273.
- Fairbanks, R. G., Mortlock, R. A., Chiu, T.-C., Cao, L., Kaplan, A., Guilderson, T. P., Fairbanks, T. W.,

- Bloom, A. L., Grootes, P. M. and Nadeau, M.-J. 2005. Radiocarbon calibration curve spanning 0 to 50,000 years BP based on paired  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$  and  $^{14}\text{C}$  dates on pristine corals. *Quaternary Science Reviews* 24, 1781-1796.
- Gasse, F. 2000. Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 19, 189-211.
- Gasse, F. and Van Campo, E., 1994. Abrupt post-glacial events in West Asia and North Africa monsoon domains. *Earth and Planetary Science Letters* 126, 435-456.
- Jahns, S. 1993. On the Holocene vegetation history of the Argive Plains (Peloponnese, southern Greece). *Vegetation History and Archaeobotany* 2, 187-203.
- Jahns, S. 2002. Improved time scale for the Holocene history of vegetation and environment on the South Dalmatian Island of Mljet. *Vegetation History and Archaeobotany* 11, 315–316.
- Jahns, S. 2005. The Holocene history of vegetation and settlement at the coastal site of Lake Voukaria in Acarnia, western Greece. *Vegetation History and Archaeobotany* 14, 55-66.
- Kotthoff, U., Pross, J., Müller, U. C., Peyron, O., Schmiedl, G., Schulz, H., Bordon, A. and Hemleben, C. (submitted): Timing and characteristics of terrestrial vegetation change in the NE Mediterranean region associated with the formation of marine Sapropel S1: A land-sea correlation. *Quaternary Science Reviews*.
- Krom, M. D., Stanley, J. D., Cliff, R. A. and Woodward, J. C. 2002. Nile River sediment fluctuations over the past 7000 yr and their key role in sapropel development. *Geology* 30, 71-74.
- Lacourse, T., Mathewes, R. W. and Fedje, D. W. 2003. Paleoecology of late-glacial terrestrial deposits with in situ conifers from the submerged continental shelf of western Canada. *Quaternary Research* 60, 180-188.
- Lambeck, K., Esat, T. M. and Potter, E.-K. 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature* 419, 199-204.
- Landmann, G., Reimer, A. and Kempe, S. 1996. Climatically induced lake level changes at Lake Van, Turkey, during the Pleistocene/Holocene transition. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 797-808.
- Lawson, I. T. 2001. *The Late Glacial and Holocene environmental history of Greece*. Unpublished Ph.D. thesis, University of Cambridge
- Lawson, I. T., Frogley, M., Bryant, C., Preece, R. and Tzedakis, P. C. 2004. The Lateglacial and Holocene environmental history of the Ioannina basin, north-west Greece. *Quaternary Science Reviews* 23, 1599-1625.
- Lawson, I. T., Al-Omari, S., Tzedakis, P. C., Bryant, C. L. and Christanis, K. 2005. Lateglacial and Holocene vegetation history at Nisi Fen and the Boras mountains, northern Greece. *The Holocene* 15, 873-887.
- Litt, Th., Brauer, A., Goslar, T., Merkt, J., Balaga, K., Müller, H., Ralska-Jasiewiczowa, M., Stebich, M. and Negendank, J. F. W. 2001. Correlation and synchronisation of Lateglacial continental sequences in northern central Europe based on annually laminated lacustrine sediments. *Quaternary Science Reviews* 20, 1233-1249.
- Litt, Th., Schmincke, H.-U. and Kromer, B. 2003. Environmental response to climatic and volcanic events in central Europe during the Weichselien Lateglacial. *Quaternary Science Reviews* 22, 7-32.

- Müller, U. C. 2000. A late Pleistocene pollen sequence from the Jammertal, SW Germany with particular reference to location and altitude as factors determining Eemian forest composition. *Vegetation History and Archaeobotany* 9/2, 125-131.
- Oberdorfer, E., Schwabe, A. and Müller, T. 2001: *Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Für Deutschland und angrenzende Gebiete*. Ulmer Eugen Verlag, Ulm, 1051pp.
- Okuda, M., Yasuda, Y. and Setoguchi, T. 1999. Latest Pleistocene and Holocene pollen records from Lake Kopais, Southeast Greece. *Journal of the Geological Society of Japan* 105, 450-455.
- Okuda, M., Yasuda, Y. and Setoguchi, T. 2001. Middle to Late Pleistocene vegetation history and climatic changes at Lake Kopais, Southeast Greece. *Boreas* 30, 73-82.
- Ortu, E., Brewer, S. and Peyron, O. 2006. Pollen-inferred palaeoclimate reconstructions in mountain areas: problems and perspectives. *Journal of Quaternary Science* 21, 615-627.
- Perissoratis, C. and Conispoliatis, N. 2003. The impacts of sea level changes during the latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of Ionian and Aegean seas (SE Alpine Europe). *Marine Geology* 196, 145-156.
- Pross, J., Bruch, A. A., Mosbrugger, V. and Kvacek, Z. 2001: Paleogene pollen and spores as a tool for quantitative paleoclimate reconstructions: the Oligocene of Central Europe. In Goodman, D. K. and Clarke, R. T., editors, *Proceedings of the IX International Palynological Congress, Houston, Texas, 1996*, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 299-310.
- Rohling, E. J., Mayewski, P. A., Abu-Zied, R. H., Casford, J. S. L. and Hayes, A. 2002. Holocene atmosphere-ocean interactions: records from Greenland and the Aegean Sea. *Climate Dynamics* 18, 587-593.
- Rosignol-Strick, M. 1995. Sea-land correlation of pollen records in the Eastern Mediterranean for the Glacial-Interglacial transition: Biostratigraphy versus radiometric time-scale. *Quaternary Science Reviews* 14, 893-915.
- Rosignol-Strick, M. 1999. The Holocene climatic optimum and pollen records of sapropel 1 in the eastern Mediterranean, 9000-6000 BP. *Quaternary Science Reviews* 18, 515-530.
- Rosignol-Strick, M. and Paterne, M. 1999. A synthetic pollen record of the eastern Mediterranean sapropels of the last 1 Ma: implications for the time-scale and formation of sapropels. *Marine Geology* 153, 221-237.
- Sánchez Goñi, M. F., Eynaud, F., Turon, J. L. and Shackleton, N. J. 1999. High resolution palynological record off the Iberian margin: direct land-sea correlation for the Last Interglacial complex. *Earth and Planetary Science Letters* 171, 123-137.
- Sánchez Goñi, M. F., Loutre, M. F., Crucifix, M., Peyron, O., Santos, L., Duprat, J., Malaize, B., Turon, J.-L. and Peyrouquet, J.-P. 2005. Increasing vegetation and climate gradient in Western Europe over the Last Glacial Inception (122–110 ka): model-data comparison. *Earth and Planetary Science Letters* 231, 111–130.
- Schwab, M. J., Neumann, F., Litt, T., Negendank, J. F. W. and Stein, M. 2004. Paleoecological investigations based on Holocene lacustrine sediments from the crater lake Birkat Ram, Golan Heights (Near East). *Quaternary Science Reviews* 23, 1723-1731.
- Siani, G., Paterne, M., Michel, E., Sulpizio, R., Sbrana, A., Arnold, M. and Haddad, G. 2001. Mediterranean sea surface radiocarbon reservoir age changes since the Last Glacial Maximum. *Science* 294, 1917-1920.



- Sperling, M., Schmiedl, G., Hemleben, C., Emeis, K. C., Erlenkeuser, H. and Grootes, P.M. 2003. Black Sea impact on the formation of eastern Mediterranean sapropel S1? Evidence from the Marmara Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 190, 9-21.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13, 615-621.
- Stuiver, M. and Grootes, P. M. 2000. GISP2 Oxygen Isotope Ratios. *Quaternary Research* 53, 277-284.
- Traverse, A. 1988. *Paleopalynology*. Unwin Hyman, Boston.
- Traverse, A. 1994. Sedimentation of palynomorphs and palynodebris: an introduction. In: Traverse, A., editor, *Sedimentation of organic particles*, Cambridge University Press, Cambridge, 1-8.
- Turner, J., Greig and James R. A. 1975. Some Holocene pollen diagrams from Greece. *Review of Palaeobotany and Palynology* 20, 171-204.
- Tzedakis, P.C. 1999. The last climatic cycle at Kopais, central Greece. *Journal of the Geological Society, London* 156, 425-434.
- Tzedakis, P. C., Frogley, M. R., Lawson, I. T., Preece, R. C., Cacho, I. and de Abreu, L. 2004. Ecological thresholds and patterns of millennial-scale climate variability: The response of vegetation in Greece during the last glacial period. *Geology* 32, 109-112.
- Van Zeist, W. and Woldring, H. 1978. A postglacial pollen diagram from Lake Van in East Anatolia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 26, 249-276.
- van der Knaap, W. O. and van Leeuwen, J. F. N. 1997. Late Glacial and early Holocene vegetation succession, altitudinal vegetation zonation, and climatic change in the Serra da Estrela, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 97, 239-285.
- Weiss, H., Courty, M. A., Wetterstrom, W., Guichard, F., Senior, L., Meadow, R. and Curnow, A. 1993. The genesis and collapse of third millennium North Mesopotamian civilization. *Science* 261, 995-1004.
- Wijmstra, T.A. 1969. Palynology of the first 30 meters of a 120 m deep section in northern Greece. *Acta Botanica Neerlandica* 18, 511-528.

## **8.5 Publikation 2**

**Timing and characteristics of terrestrial vegetation change in the NE  
Mediterranean region associated with the formation of marine Sapropel S1:  
A land-sea correlation**

**Quaternary Science Reviews**  
(in press)

**Timing and characteristics of terrestrial vegetation change in the NE Mediterranean region associated with the formation of marine Sapropel S1: A land-sea correlation**

Ulrich Kotthoff<sup>a</sup>, Jörg Pross<sup>a,\*</sup>, Ulrich C. Müller<sup>a</sup>, Odile Peyron<sup>b</sup>, Gerhard Schmiedl<sup>c</sup>, Hartmut Schulz<sup>d</sup>, Amandine Bordon<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Institute of Geosciences, University of Frankfurt, Altenhöferallee 1, D-60438 Frankfurt, Germany

<sup>b</sup>Laboratoire de Chrono-Ecologie, UMR-CNRS 6565, University of Franche-Comté, 16 Route de Gray, F-25030 Besançon, France

<sup>c</sup>Geological-Palaeontological Institute, University of Hamburg, Bundesstraße 55, D-20146 Hamburg, Germany

<sup>d</sup>Institute of Geosciences, University of Tübingen, Sigwartstraße 10, D-72076 Tübingen, Germany

**Abstract**

To unravel the climatic and environmental dynamics in the borderlands of the Aegean Sea during the early and middle Holocene, and notably for the interval of sapropel S1 (S1) formation, we have analyzed terrestrial palynomorphs from a marine core in the northern Aegean Sea. The qualitative results were complemented by quantitative pollen-based climate reconstructions. A land-sea correlation was established based on pollen data and sediment lightness measurements from the same core, and previously published benthic foraminifer data from a nearby core.

The borderlands of the Aegean Sea underwent a transition from an open vegetation to oak-dominated woodlands between ~10.4 and ~9.5 kyr BP. A coeval increase in winter precipitation suggests that moisture availability was the main factor controlling Holocene reforestation. The ~50 % higher winter precipitation during S1 formation relative to “pre-sapropelic” conditions suggests a strong contribution from the borderlands of the Aegean Sea to the freshwater surplus during S1 formation. The humid and mild winter conditions during S1 formation were repeatedly punctuated by short-term climatic events that caused a partial deforestation and a reorganisation within the broad-leaved broad-leaved arboreal vegetation. In the marine realm, these events are documented by improved benthic oxygenation. The strongest event represents the regional expression of the 8.2 kyr cold event and led to an interruption in S1 formation. Except for the interval of S1 formation, the pollen-derived winter temperatures correlate with the smoothed GISP2 K<sup>+</sup> series. They support the previously published, marine-based concept that the intensity of the Siberian High strongly controlled the winter climate in the Aegean region. During S1 formation in the

Aegean Sea, however, climate conditions in the borderlands were more strongly affected by the monsoonally-influenced climate system of the lower latitudes.

*Keywords:* land-sea correlation; pollen; vegetation change; Sapropel S1; Holocene; Eastern Mediterranean; climate change; Siberian High

### 1. Introduction

Numerous layers of dark-coloured, organic-rich sediments, termed 'sapropels', have been deposited in the eastern Mediterranean Sea since the late Miocene in a periodicity that correlates with precession-related maxima in Northern Hemisphere summer insolation (e.g., Rossignol-Strick et al., 1982; Rohling, 1994). Sapropel deposition is explained by a number of processes that ultimately lead to deep-water stagnation. Increased riverine runoff caused a reduction of surface-water salinities, thus weakening deep-water formation. At the same time, it may have provided enhanced nutrient supply (see Rohling, 1994, and Cramp and O'Sullivan, 1999, for reviews).

The understanding of sapropel formation is strongly based on the most recent sapropel S1 (S1), which was deposited between ~9 and ~6 kyr BP. The exact timing of S1 formation within the Mediterranean Sea depends on water depth, sediment accumulation rates, organic matter flux, and the position relative to intermediate- and deep-water sources (e.g., Mercone et al., 2000; Casford et al., 2003; Sperling et al., 2003). Mechanisms invoked for S1 formation mainly rely on increased fluvial discharge from the southern borderlands of the Mediterranean Sea, notably via the Nile river, resulting from enhanced monsoonal activity over equatorial Africa during the Holocene insolation maximum (e.g., Rossignol-Strick et al., 1982). Neodymium isotope data indicate, however, that the Nile river outflow fails to fully account for the freshwater excess during S1 formation. Prior to and after the peak in Nile river discharge, other freshwater sources appear to have rivalled the Nile runoff in magnitude (Scrivner et al., 2004). These observations are in line with earlier marine-based studies suggesting that increased precipitation in the Mediterranean region (including its northern borderlands) may also have contributed to S1 formation (Kallel et al., 1997; Emeis et al., 2000). Clearly, more data on the climate dynamics in the northern borderlands are needed in order to obtain a comprehensive view of S1 formation. Such data are particularly important since the sources of deep-water formation in the Mediterranean Sea (i.e., the Adriatic and Aegean Seas) are close to the northern borderlands and react sensitively to climatic changes in that region. This sensitivity is documented in a shift of deep-water sources from the Adriatic Sea to the Aegean Sea in the early 1990s following a series of cold winters in the latter region (Roether et al., 1996; Theocharis et al., 1999).

The Holocene climate dynamics in the borderlands of the Mediterranean Sea have repeatedly been studied based on abiotic and biotic proxies. Abiotic proxies include lake levels (Damnati, 2000), limnic (Hazan et al., 2004) and aeolian sediments (Giraudi, 2005),

clay minerals (Gvirtsman and Wieder, 2001), and stable isotopes from speleothems (Bar-Matthews et al., 1999), land snail shells and palaeosols (Goodfriend, 1999). Among the biotic proxies used, pollen are of special significance. Particularly for the borderlands of the Eastern Mediterranean Sea, age control of Lateglacial and Holocene terrestrial pollen archives has proven notoriously difficult. The often unclear origin of radiocarbon-dated material and dating inconsistencies emerging from hard-water effects have long hampered the development of a spatiotemporally consistent framework for terrestrial environmental change (Rossignol-Strick, 1995; see also review of Robinson et al., 2006, and references therein).

In light of the above, we have studied pollen as terrestrial climate proxies in a marine core from the Mount Athos Basin (Northern Aegean Sea). The goals of our study are (1) to elucidate the terrestrial environmental dynamics in the borderlands of the NE Mediterranean Sea across the entire interval of S1 formation within a marine-based age framework and (2) to identify the roles of temperature and runoff changes in that region in S1 formation. In the Mount Athos Basin, high sedimentation rates and enhanced organic input from the nearby hinterland warrant good palynomorph preservation not only within, but also in sediments pre- and post-dating S1. A land-sea correlation was achieved through the combination of pollen analysis and sediment lightness measurements on the same samples and further augmented by a comparison to previously published benthic foraminifer data from a nearby core. Temperature and precipitation changes were qualitatively and quantitatively reconstructed based on palynological parameters and numerical pollen-based climate estimates, respectively. In accordance with observations on recent oceanographic changes in the eastern Mediterranean Sea (Theocharis et al., 1999), winter-sensitive proxy data appear particularly important for deciphering the characteristics of Holocene short-term climate variability (Rohling and Pälike, 2005). Therefore, we have focused our numerical estimates on winter climate parameters.

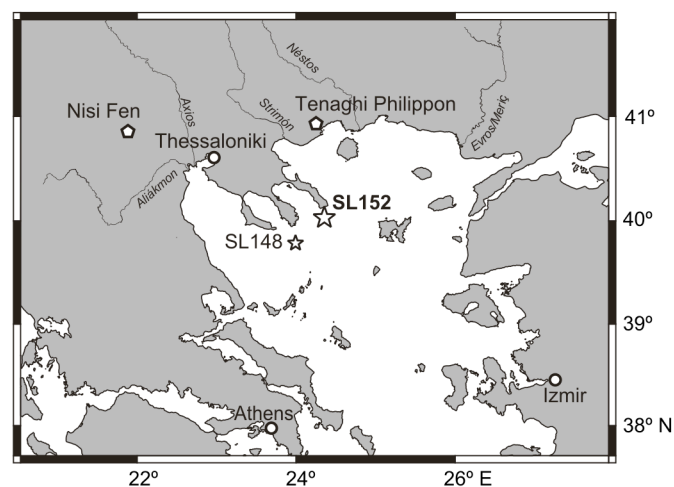


Fig. 1. Map of the Aegean region with locations of cores GeoTÜ SL152 (large white star), GeoTÜ SL148 (small white star) and other climate archives mentioned in the text (pentagons).

## 2. Regional setting

Core GeoTü SL152 (40°05.19'N, 24°36.65'E, water depth 978 m) has been retrieved in 2001 during R.V. *Meteor* cruise M51/3 from the Mount Athos Basin, northern Aegean Sea, ca. 200 km SE of Thessaloniki (Fig. 1).

The present-day wind field in the Mount Athos Basin is dominated by northerly directions, with cold and dry Arctic/polar outbreaks during the winter and spring months (Poulos et al., 1997). Terrigenous sediment components are transported into the Mount Athos Basin predominantly (in the order of their individual sediment contributions) through the Evros/Meric, Axios, Strimon, and Nestos rivers draining the northern hinterland of the Aegean Sea (Fig. 1; Ehrmann et al., 2007). A subordinate input of terrigenous material (including pollen) into the Mount Athos Basin is also possible from western Asia Minor. This is due the surface-water circulation in the Eastern Mediterranean Sea, where a counter-clockwise current delivers surface waters from the Levantine Basin into the Aegean Sea along the western coast of Turkey (Pickard and Emery, 1990). A further potential source for terrigenous material in the Aegean Sea is the outflow of Black Sea surface waters (e.g., Aksu et al., 1995; Lane-Serff et al., 1997; Catagay et al., 2000). This process was, however, only fully established around 6.5 kyr BP (Sperling et al., 2003), and present-day surface waters entering the Aegean Sea from the Sea of Marmara contain very little suspended material (Aksu et al., 1995; Ehrmann et al., 2007). Black Sea outflow can therefore not have affected the pollen input into the Mount Athos Basin during deposition of S1. In summary, terrestrial palynomorphs carried into the Mount Athos Basin both via aerial and fluvial transport can be expected to closely reflect the vegetation in the northern borderlands of the Aegean Sea (NBAS).

## 3. Material and methods

In total, core GeoTü SL152 is 6.7 m long and comprises the last 20 kyr. Lithologically, it consists of gray to dark gray mud with traces of nannofossils, pteropods and foraminifers. A high-resolution study of the interval from 3.71 to 1.60 m (Fig. 2) comprising S1 is presented here.

### 3.1 Age model

The chronology of core SL152 is based on eight accelerator mass spectrometry  $^{14}\text{C}$  dates. Most dates were obtained from tests of *Globigerinoides ruber* (Tab. 1). The  $^{14}\text{C}$  analyses were performed at the Leibniz Laboratory for Radiometric Dating and Stable Isotope Research, Kiel, with a precision of  $\pm 30$  to  $\pm 90$  years standard deviation (Tab. 1). All  $^{14}\text{C}$  dates were converted into calendar years using the Fairbanks 0805 calendar age conversion

software (Fairbanks et al., 2005). Reservoir effects were calculated following Siani et al. (2001) and range between 400 and 600 years. The developed age-depth curve shows that the eight  $^{14}\text{C}$  dates yield highly consistent ages (Fig. 2). Differences in sedimentation rates across the interval presented here are only minor, thus justifying linear interpolation between the  $^{14}\text{C}$  dates.

Tab. 1. Chronology of core SL152 based on AMS radiocarbon measurements. The calibration was performed with the Fairbanks 0805 calendar age conversion software (Fairbanks et al., 2005), corrections for reservoir effects are after Siani et al. (2001).

	Depth (cm)	$^{14}\text{C}$ yr BP	Material/Taxa	Grain size ( $\mu\text{m}$ )	Reservoir Correction/yr	Calendar Years BP
KIA 28410	161	4400 $\pm$ 30	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	4462 $\pm$ 37
KIA 28411	210	5265 $\pm$ 35	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	5599 $\pm$ 26
KIA 28412	270	6570 $\pm$ 45	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	7078 $\pm$ 78
KIA 28413	300	7805 $\pm$ 40	<i>G. ruber</i> and <i>G. bulloides</i>	>200	400	8226 $\pm$ 56
KIA 28414	356	9205 $\pm$ 55	<i>Globigerinoides ruber</i>	>200	400	9851 $\pm$ 143
KIA 28415	400	10410 $\pm$ 50	pteropods	>315	400	11479 $\pm$ 136
KIA 28408	505	12430 $\pm$ 60	mixed planktic foraminifera	200-400	600	13738 $\pm$ 114
KIA 28409	645	16990 $\pm$ 90	mixed planktic foraminifera	>200	400	19704 $\pm$ 124

### 3.2 Identification of sapropelic sediments, sampling strategy and pollen analysis

To differentiate between sapropelic and non-sapropelic sediments in core SL152, sediment lightness was measured using a Pausch Messtechnik hand colourimeter. Such grey-scale measurements have repeatedly been shown to be a reliable proxy for the Total Organic Carbon content of marine sediments (e.g., Schulz et al., 1998). In accordance with the visual core description, a lightness value of 46% was selected to delimit darker sapropelic from lighter non-sapropelic sediments. To validate the lightness-based occurrence of sapropelic depositional conditions in core SL152, we compared the results to the distribution pattern of low-oxygen indicators within benthic foraminifera in the neighbouring core GeoTü SL148 (39°45.20'N, 24°05.75'E, water depth 1094 m; Fig. 1; Kuhnt et al., 2007). This approach also accounts for potential bias by post-depositional oxidation of organic matter (Higgs et al., 1994; Van Sandvoort et al., 1996).

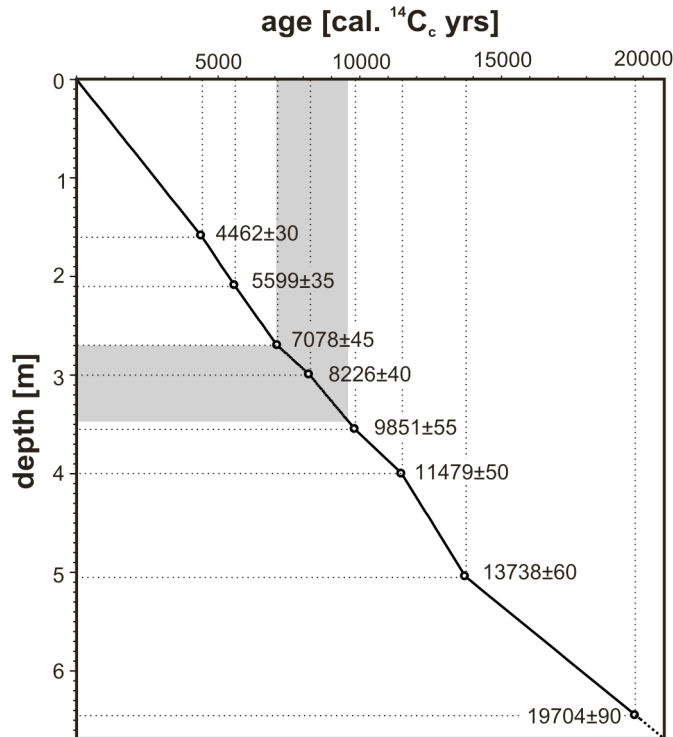


Fig. 2. Age-depth curve for core GeoTÜ SL152. Ages are in reservoir-corrected calendar years. Grey bars mark sapropelic sediments.

Palynological samples were taken from the interval corresponding to S1 with a sample spacing of 1 cm (sample thickness: 0.5 cm). Non-sapropelic sediments adjacent to S1 were sampled with a resolution of 5 cm (sample thickness: 1 cm). Based on the age model presented above, an average temporal resolution of ~30 yr for the S1 interval and ~140 yr below and above was achieved. The samples were treated with HCl and HF, and sieved through a 6  $\mu\text{m}$  nylon mesh. Spiking with *Lycopodium* marker spores was used for the determination of palynomorph concentrations. Whenever possible, at least 300 terrestrial palynomorphs (excluding bisaccate pollen and spores) were analysed per sample. For the calculation of pollen percentages, bisaccate pollen was excluded from the counting sums; it is generally overrepresented in marine pollen assemblages due to its particularly good transport properties and high resistivity to oxidation (e.g., Traverse, 1988; Rossignol-Strick and Paterne, 1999). All lightness and pollen data generated in this study are stored in the Pangaea database ([www.pangaea.de](http://www.pangaea.de)).

### 3.3 Pollen-based climate reconstructions

#### 3.3.1 Qualitative reconstructions

Several palynological parameters were used as climatic indicators, including measures of forestation and Mediterranean climate conditions. Forestation was measured using the



percentage of broad-leaved tree pollen relative to the sum of all pollen excluding bisaccates. The extent of Mediterranean climate conditions, which are characterized by pronounced summer droughts and wet, cool winters, was described by the index:

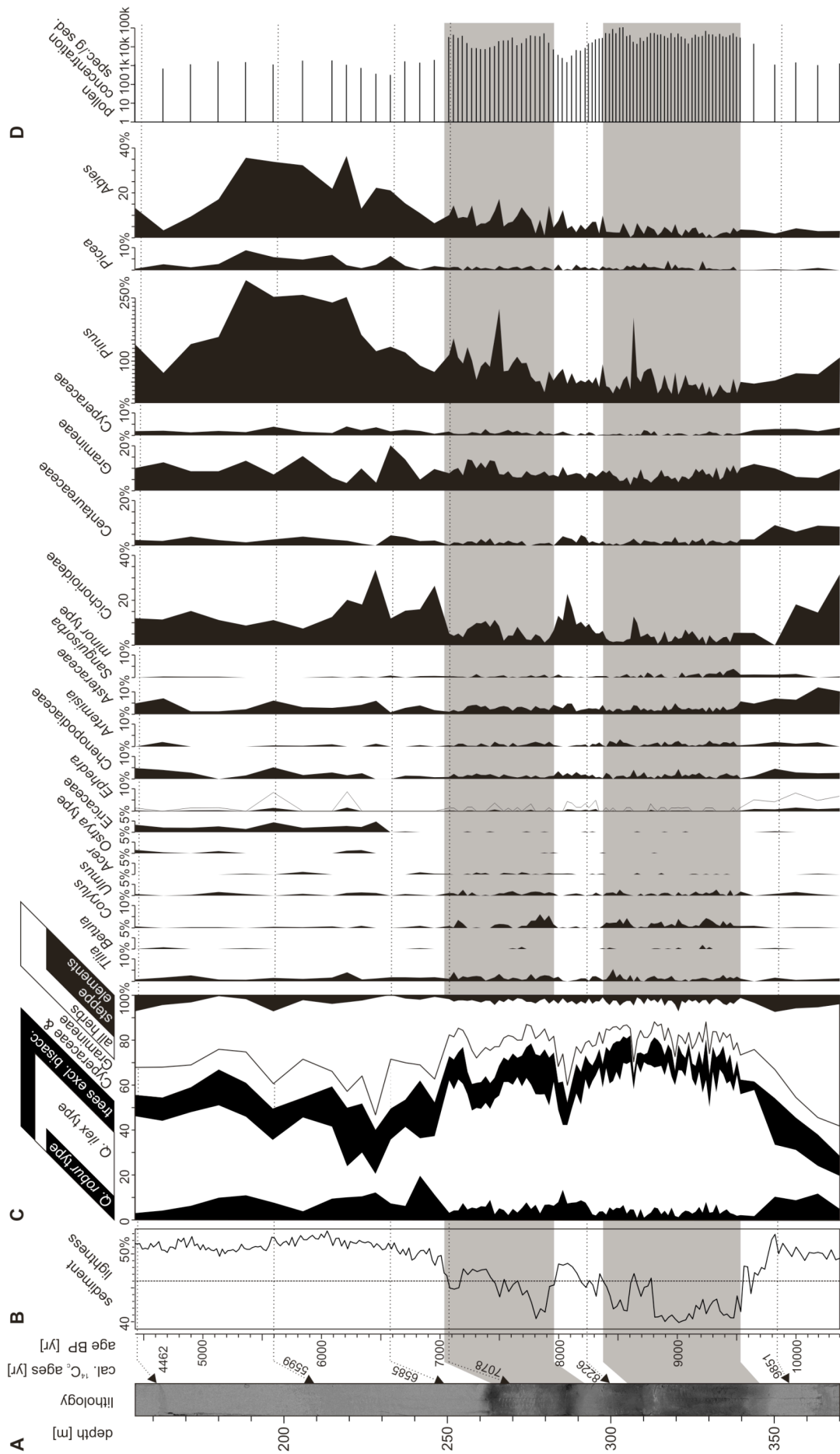
$$I_Q = Q_{IT}/(Q_{IT} + Q_{OQ}),$$

where  $Q_{IT}$  is the number of *Quercus-ilex*-type pollen grains and  $Q_{OQ}$  is the number of *Quercus* pollen grains other than *Q.-ilex* type. This index is based on the notion that *Q.-ilex*-type pollen in the Mediterranean region is mainly derived from evergreen, sclerophyllous *Quercus* taxa, whereas the remaining *Quercus* pollen is largely from deciduous taxa within the genus. Based on the climatic requirements of *Quercus* taxa outlined below, high  $I_Q$  values (i.e., the dominance of pollen from evergreen over that from deciduous *Quercus*) delineate a climate characterised by summer drought in combination with relatively mild and humid winters. In contrast, low  $I_Q$  values represent less severe summer drought in combination with relatively cold and/or dry winters.

*Quercus-ilex*-type pollen in the Mediterranean region predominantly comprises that of *Q. ilex* and *Q. coccifera*. These taxa can tolerate summer drought stress, but require substantial winter precipitation and react sensitively to low winter temperatures. *Quercus ilex*, which is more robust to harsh winters than *Q. coccifera*, cannot endure a mean temperature of  $<3^{\circ}\text{C}$  during the coldest month (Barbero et al., 1992; Leonardi et al., 1992). Near-fatal damage occurs in adult *Q. coccifera* and *Q. ilex* stands once temperatures drop to  $-12^{\circ}\text{C}$  and  $-15^{\circ}\text{C}$ , respectively (Larcher, 2000; Cavender-Bares et al., 2005). Deciduous *Quercus* taxa in the Mediterranean region mainly comprise *Q. pubescens* and *Q. robur*. They require higher soil water availability (particularly in summer) than their evergreen counterparts, but can endure cold, dry winters (Damesin and Rambal, 1995).

The morphological similarity of pollen from deciduous and evergreen *Quercus* taxa renders their differentiation in palynological slides difficult, and some authors take the view that such a differentiation is impossible (Cheddadi and Rossignol-Strick, 1995). However, morphological studies show that *Q.-ilex*- or *coccifera*-type pollen is clearly distinguishable from other *Quercus* pollen (Colombo et al., 1983), and many workers routinely separate evergreen from deciduous *Quercus*-type pollen (e.g., Follieri et al., 1988; Cheddadi et al., 1998; Reille et al., 1999; Tzedakis et al., 2002). In our study, we have employed size and shape criteria for the discrimination between *Q.-ilex*-type and *Q.-robur*-type pollen. The *Q.-ilex* type is slightly smaller in diameter ( $<22\ \mu\text{m}$ ) and exhibits a more rhombic shape in equatorial view, whereas the *Q.-robur* type is slightly larger ( $>22\ \mu\text{m}$ ) and has a more elliptical or rectangular shape (cf. Reille, 1992; Beug, 2004). Because  $I_Q$  is based on morphologically very similar pollen from taxonomically closely related plants, it is not affected by transportation- and preservation-induced bias, which can arise from differences in aero- and hydrodynamic properties as well as degradational resistivity. Hence, it can be expected to yield a robust climatic signal.

## 8.5 Timing & characteristics of vegetation change in the NE Mediterranean region



### 3.3.2 Quantitative reconstructions

To support the qualitative pollen-derived climate information, the mean winter temperature ( $MT_{DJF}$ ) and mean winter precipitation ( $MP_{DJF}$ ) were calculated using the Modern Analogue Technique (MAT; Guiot, 1990; Peyron et al., 1998). Originally developed for continental records, the MAT has been successfully applied to marine pollen assemblages (e.g., Desprat et al., 2005; Sánchez Goñi et al., 2005). Its underlying principle is to compare modern pollen assemblages with a fossil assemblage using a dissimilarity index. This dissimilarity index is evaluated by a chord distance calculated as the sum of differences between log-transformed taxa percentages. The climate parameters of the best analogues are then averaged by a weighting inverse to the chord distance to provide climatic estimates for the fossil assemblage.

Here, the ten modern assemblages with smallest chord distances were considered the best modern analogues of the evaluated assemblage and used for the reconstructions. The variability among the climates represented by the modern analogues is given by the most extreme positive and negative deviations among the analogues used in comparison to the mean value. The MAT reconstructions are based on a database with 3530 modern pollen spectra from Europe, Asia and northern Africa (Bordon and Peyron, unpubl. data). Because of its overrepresentation in marine pollen assemblages, bisaccate pollen was removed from the evaluated samples and the database. To further improve the reconstructions, the MAT results were constrained by a standardized biomisation procedure (Guiot et al., 1993a), where the final climate estimates are based on the modern analogues assigned to the same biome as the fossil assemblage.

## 4. Results

### 4.1 Overall character and fidelity of palynological signals

All 96 palynological samples studied have yielded rich, diverse pollen assemblages in good preservation. The pollen concentrations vary between 320 and  $1.09 \times 10^5$  specimens per g sediment. Highest concentrations occur in the S1 interval (Fig. 3).

Fig. 3. Results from the analysis of marine and terrestrial proxies in core SL152. A: Digital core photo plotted versus depth. B: Sediment lightness plotted versus age (in reservoir-corrected calendar years). In accordance with the visual core description, lightness percentages <46 % were considered to reflect sapropelic sediments. Dashed arrows mark reservoir-corrected  $^{14}\text{C}$ -based calendar ages, arrowheads indicate positions of  $^{14}\text{C}$  samples in the core. C: Percentages of selected pollen types plotted versus age. The percentages are based on total pollen excluding bisaccates. Steppe elements comprise *Ephedra*, *Artemisia* and *Chenopodiaceae*. *Artemisia*, *Cichorioideae* and *Centaureaceae* are excluded from the *Asteraceae* curve. D: Pollen concentration (specimens per g sediment) of individual samples.

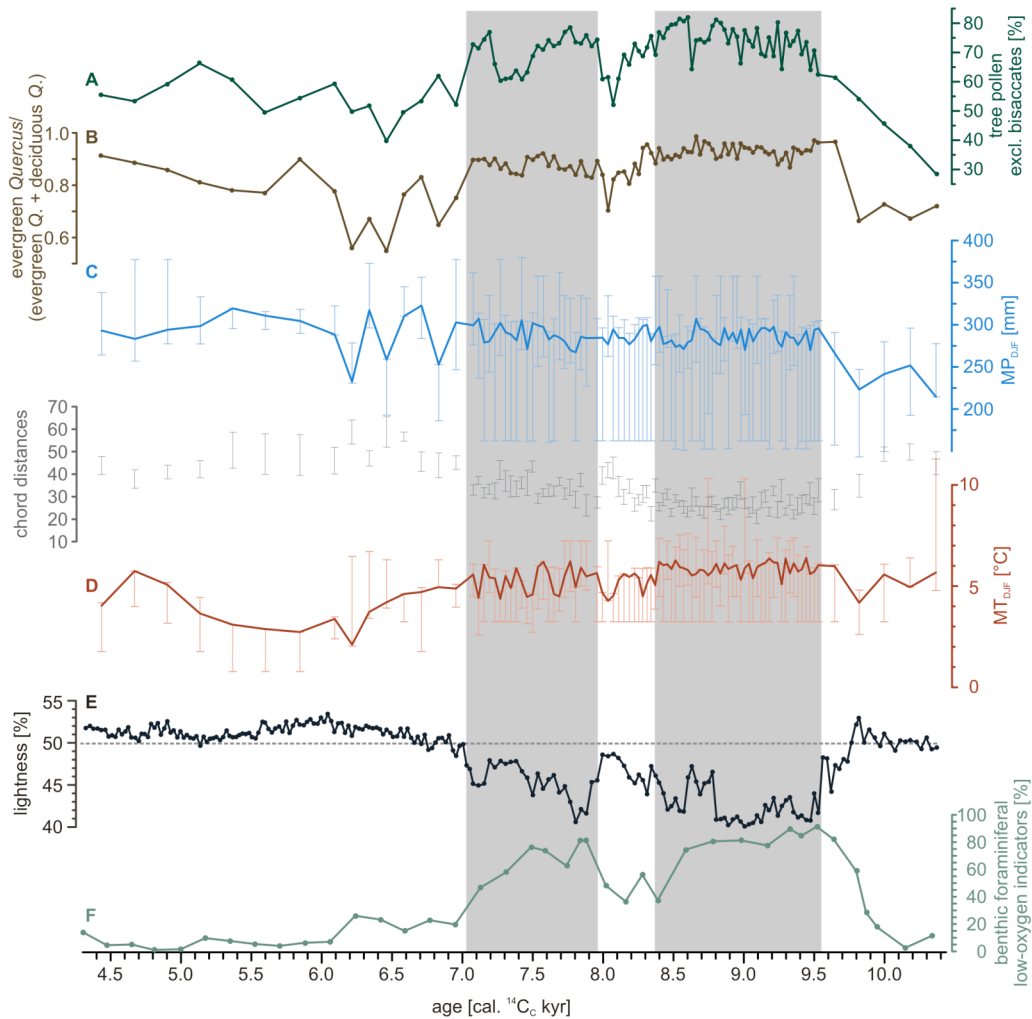


Fig. 4. Broad-leaved tree pollen percentages, index  $I_Q$ , pollen-based quantitative climate reconstructions, and sediment lightness from core SL152 as well as percentages of low-oxygen indicators within benthic foraminifera from core SL148 plotted versus age (in reservoir-corrected calendar years). A: Broad-leaved tree pollen percentages. B: Index  $I_Q$ . C and D: Reconstructed winter precipitation ( $MP_{DJF}$ ) and temperature ( $MT_{DJF}$ ). Vertical bars in C and D indicate variability among the climates represented by the modern-analogue dataset, with upper and lower limits delineating the most extreme positive and negative deviations among the analogues used in comparison to the mean value. Vertical bars between C and D delineate chord distances as measure for the quality of the modern analogues used. E: Sediment lightness, with values  $<46\%$  indicating sapropelic sediments. F: Percentages of low-oxygen indicators within benthic foraminifera from core SL148 (data from Kuhnt et al., 2007). Grey bars mark sapropelic sediments (sediment lightness  $<46\%$ ).

Several lines of evidence suggest that differential preservation cannot have severely affected the originally deposited assemblages. The pollen assemblages from core SL152 closely resemble those from coeval terrestrial archives in the northern borderlands of the Aegean Sea (Kotthoff et al., *subm.*, and references therein). Moreover, the fact that foraminiferal test linings, which are the most oxidation-sensitive elements of palynomorph assemblages (G. Versteegh, 2006, *pers. comm.*), are abundant and well preserved in all samples indicate that

the assemblages were little affected by oxidation bias. Additional evidence against strong differential preservation emerges from the comparison of broad-leaved tree and bisaccate pollen percentages with sediment lightness (Fig. 3): The lowermost 0.4 and uppermost 1.0 m of core SL152 exhibit the highest sediment lightness (i.e., lowest organic content) measured. Broad-leaved tree pollen percentages fluctuate strongly over these intervals although lightness values remain high. In the case of significant differential preservation, an inverse correlation between broad-leaved tree pollen percentages and sediment lightness would be expected. Moreover, bisaccate pollen percentages are also decoupled from sediment lightness values. They do not exhibit significant changes across the boundaries between sapropelic and non-sapropelic sediments, and their pronounced rise starting at ~2.40 m also does not correlate with changes in sediment lightness (Fig. 3). The close correspondence between the  $I_Q$ , which is robust to transportation- and preservation-induced bias (see above), and the percentages of broad-leaved tree pollen (Fig. 4) further corroborates the view that strong differential preservation can be excluded.

#### 4.2 Environmental and climatic signals

The presented record starts at ~10.4 kyr BP and thus ~0.8 kyr before the onset of S1 formation (Figs. 3, 4). Palynologically, the oldest samples are dominated by herb pollen (notably from Cichorioideae and Centaureaceae). Pollen from broad-leaved trees, which mainly comprise *Quercus ilex* and *Q. robur* types, and from steppe elements (notably Chenopodiaceae, *Artemisia* and *Ephedra*) play only a subordinate role. The marine proxy data show high (>49%) sediment lightness and relatively low (<20 %) percentages of low-oxygen indicators within benthic foraminifera in core SL148. Until the onset of S1 formation at ~9.5 kyr BP, broad-leaved tree pollen percentages steadily rise from 30 to 64 %, whereas herb pollen percentages decline (Fig. 3). The  $I_Q$  index rises steeply between ~9.8 and ~9.7 kyr BP (Fig. 4B). The  $MP_{DJF}$  and  $MT_{DJF}$  both strongly increase after ~9.8 kyr BP. This increase is paralleled by a decline in sediment lightness and a rise in the percentages of low-oxygen indicators within benthic foraminifera (Fig. 4E, F).

Throughout the interval of S1 formation (i.e., from ~9.5 to ~7.0 kyr BP), pollen assemblages are characterized by high (>50%) percentages of broad-leaved tree pollen and high  $I_Q$  values (Figs. 3, 4A-B). *Tilia*, *Corylus*, *Ulmus*, and *Acer* pollen, which occur only sporadically in the “pre-S1” interval, are consistently present and together account for up to 15 % of all pollen excluding bisaccates. Asteraceae, Cichorioideae and Centaureaceae pollen percentages are markedly lower than during the pre-S1 interval. *Ephedra* pollen, which is found throughout the “pre-S1” interval, occurs only sporadically and in low numbers. The quantitative climate reconstructions reveal higher  $MT_{DJF}$  and particularly  $MP_{DJF}$  values than during the pre-S1 interval (Fig. 4C, D). The  $MT_{DJF}$  rose until ~9.7 kyr BP. Subsequently, it fluctuated between 4 and 6°C, with a slight overall cooling trend being superimposed on this signal. The  $MP_{DJF}$  continued to rise until ~9.5 kyr BP, which marks the onset of S1 formation (Fig. 4C, D), and was >270 mm throughout the S1 interval. For the marine realm,

our data show generally reduced sediment lightness values and increased percentages of low-oxygen indicators within benthic foraminifera from ~9.5 to ~7.0 kyr BP, with a pronounced, closely coupled variability in both datasets during that interval (Fig. 4E, F).

Perturbations of different magnitudes are recorded in the terrestrial and marine proxy data during S1 formation (Figs 3, 4). The most pronounced perturbation started at ~8.4 kyr BP and peaked at ~8.1 kyr BP. It is documented in a decrease of broad-leaved tree pollen percentages to 52 % and a slightly delayed  $I_Q$  reduction (Fig. 4 A, B). Percentages of *Tilia* and particularly of *Corylus* pollen also decrease (Fig. 3). Herb pollen percentages, in contrast, rise to up to 40 %, and *Ephedra* is consistently present from ~8.3 to ~8.0 kyr BP (Fig. 3). Whereas the  $MT_{DJF}$  shows a reduction of 2°C at ~8.1 kyr as compared to values before the onset of the perturbation (Fig. 4C), no  $MP_{DJF}$  change is recorded during that time (Fig. 4D). In the marine proxy data, the perturbation is documented by increased sediment lightness and reduced percentages of low-oxygen indicators within benthic foraminifera (Fig. 4 E, F). Based on the threshold value of 46 % to discern sapropelic from non-sapropelic sediments, the sediment lightness indicates a S1 interruption from ~8.4 to ~8.0 kyr BP.

Lower-magnitude perturbations during S1 formation are documented in the pollen percentage and partially also in the  $I_Q$ , sediment lightness and  $MT_{DJF}$  data (Figs. 3, 4). Between ~7.5 and ~7.2 kyr BP, the broad-leaved tree pollen and  $I_Q$  records consistently show reduced values. During the peak of this perturbation, *Corylus* and *Ulmus* pollen nearly disappear from the assemblages, whereas Cichorioideae and Gramineae pollen percentages increase (Fig. 3). In the sediment lightness record, the perturbation is documented by a transient return to higher values. A similar, albeit weaker perturbation is documented from ~8.8 to ~8.6 kyr BP. There, broad-leaved tree pollen percentages, the  $I_Q$  index and the percentages of *Corylus* pollen show a transient decline, whereas the percentages of herb pollen (notably Cichorioideae) increase. In the sediment lightness data, this perturbation is documented by higher values.

The termination of S1 formation at ~7.0 kyr BP is connected to the first of a series of perturbations that are recorded in terrestrial and marine proxies between ~7.1 and ~5.5 kyr BP. The broad-leaved pollen percentages and  $I_Q$  index exhibit pronounced minima at ~7.0 and ~6.9 kyr BP, respectively (Fig. 4A, B). The latter minimum is coeval with a disappearance of *Corylus* pollen and peaks in Cichorioideae and Gramineae pollen percentages (Fig. 3). The  $MP_{DJF}$  drops to 250 mm, a value previously only attained during the “pre-S1” interval (Fig. 4C). The  $MT_{DJF}$  decreases slightly, but steadily during that time (Fig. 4D). The marine data show a rise in lightness values and a decline in the percentages of low-oxygen indicators within benthic foraminifera to nearly “pre-S1” values around 7.0 kyr BP.

After a transient recovery, broad-leaved pollen percentages and  $I_Q$  values decrease again. This perturbation is documented in a  $MP_{DJF}$  decline at ~6.5 kyr BP followed by a simultaneous  $MP_{DJF}$  and  $MT_{DJF}$  decline at ~6.2 kyr BP (Fig. 4A-D).

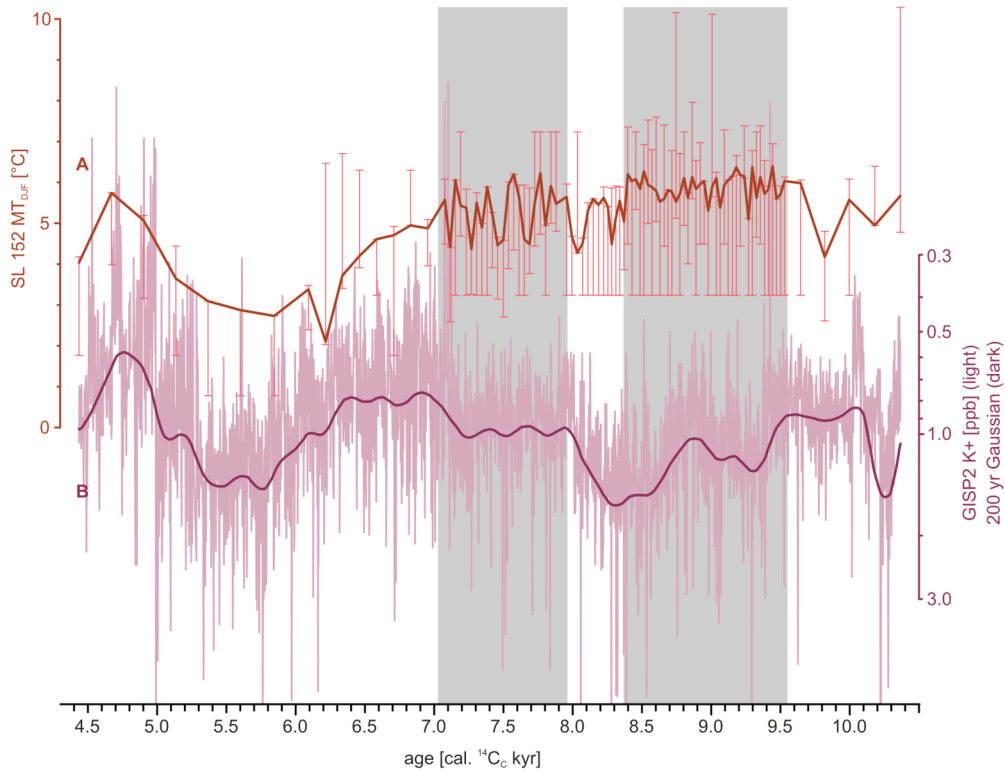


Fig. 5. Correlation of the pollen-based mean temperature during the winter months ( $\text{MT}_{\text{DJF}}$ ; top) with the smoothed (200-year moving Gaussian)  $\text{K}^+$  record from the GISP2 ice core (bottom). Grey bars mark sapropelic sediments (sediment lightness <46 %).  $\text{K}^+$  data are from the National Snow and Ice Data Center (<http://nsidc.org>).

In the marine data, the latter decline is reflected by a final decrease of low-oxygen benthic foraminifera to percentages typical of “pre-S1” conditions (Fig. 4F). Subsequently, broad-leaved pollen percentages and  $I_Q$  values increase, but fail to reach the levels attained during S1 formation. Whereas the  $\text{MP}_{\text{DJF}}$  recovered to a level typical of the S1 interval at  $\sim 6.1$  kyr BP, the  $\text{MT}_{\text{DJF}}$  only returned to respective values at  $\sim 4.7$  kyr BP (Fig. 4 A-D).

## 5. Discussion

### 5.1 Terrestrial climate and ecosystem dynamics in the northern borderlands of the Aegean Sea

The qualitative and quantitative terrestrial data from core SL152, comprising the general distribution patterns of pollen taxa, percentages of broad-leaved tree pollen, index  $I_Q$ , and reconstructions for the  $\text{MP}_{\text{DJF}}$  and  $\text{MT}_{\text{DJF}}$ , yield an internally consistent picture of terrestrial climate and ecosystem dynamics in the NBAS.

### 5.1.1 Pre-Sapropel S1 interval (~10.4 to ~9.5 kyr BP)

The combined pollen-based data from core SL152 indicate that the NBAS underwent a transition from a steppic, herb-dominated vegetation to broad-leaved forests between ~10.4 and ~9.5 kyr BP (Figs. 3, 4). The vegetation and climate signals prior to reforestation are reminiscent of environmental conditions as they prevailed in the Eastern Mediterranean region during the Younger Dryas (~12.5-11.0 kyr BP; see Rossignol-Strick, 1995, for an in-depth review). Palynologically, the Younger Dryas is characterized by high percentages of Chenopodiaceae pollen both in marine (e.g., Rossignol-Strick, 1995; Geraga et al., 2005) and terrestrial (e.g., Wijmstra, 1969; Lawson et al., 2005) records. The Younger Dryas interval in core SL152 also exhibits a peak in Chenopodiaceae pollen, with percentages as high as 15 % (Kotthoff et al., subm.). In contrast, Chenopodiaceae pollen percentages are consistently below 5 % in the pre-sapropel S1 interval presented here (Fig. 3). This implies that climate conditions during that time had considerably improved as compared to those of the Younger Dryas.

However, significant reforestation by broad-leaved trees only developed after ~10.4 kyr BP. This cannot have been the result of thermal constraints. Firstly, our quantitative climate reconstructions demonstrate that the reforestation was not paralleled by a  $MT_{DJF}$  increase. In fact, during the early stage of the reforestation the  $MT_{DJF}$  was already as high as (and partially even higher than) during the later Holocene (Fig. 4C, D). Secondly, higher-latitude and more continental settings in Central Europe were already densely forested at that time (Lang, 1994). These observations imply that the available humidity was yet insufficient for the development of closed broad-leaved forests. The low  $MP_{DJF}$  values at ~10.4 and ~9.8 kyr BP (Fig. 4C) suggest that during these times the NBAS were little influenced by the rain-bearing westerlies, which provide winter precipitation via cyclones generated in the North Atlantic (e.g., Cullen et al., 2002).

Further insights into the winter climate conditions during the reforestation are provided through the  $I_Q$  index. It exhibits a strong shift between ~9.8 and ~9.6 kyr BP towards a dominance of evergreen *Quercus* pollen (Fig. 4B). Our data demonstrate that the role of the  $MT_{DJF}$  in this process must have been minor: For ~10.4 kyr BP, the  $I_Q$  testifies to a very low proportion of evergreen *Quercus* within the *Quercus* population. Because the  $MT_{DJF}$  was virtually identical to that at ~9.6 kyr BP, the spread of evergreen *Quercus* must have been inhibited by other factors controlling winter climate conditions. Indeed, the  $MP_{DJF}$  was markedly lower than at ~9.6 kyr BP (Fig. 4C), suggesting that the available humidity during wintertime was insufficient to support the proliferation of evergreen *Quercus*. These considerations highlight the critical role of winter precipitation in controlling vegetation dynamics in the eastern Mediterranean region. However, ecological factors are also to be considered when explaining the late increase of evergreen *Quercus* within the arboreal vegetation. Based on recent field studies, *Q. ilex* is underrepresented during the early stages of vegetation successions and only becomes dominant once the vegetation is structurally more developed (Barberis et al., 1992).



### 5.1.2 Sapropel S1 interval (~9.5 to ~7.0 kyr BP)

The establishment of broad-leaved forests was essentially completed at ~9.5 kyr BP when broad-leaved tree pollen percentages stabilized for the first time following their previous strong increase (Fig. 4A). As demonstrated above, this process was primarily connected to increasing winter precipitation and only secondarily to rising winter temperature.

The reforestation by broad-leaved trees as documented in core SL152 shows substantial age discrepancies to terrestrial pollen records from the NBAS (see Fig. 1 for locations). Based on broad-leaved tree pollen percentages of  $\geq 60\%$  to delineate fully developed woodlands (Wijmstra, 1969), available data suggest that reforestation was completed at ~17 kyr BP at Tenaghi Philippon (altitude: 40 m; Wijmstra, 1969) and at ~11.5 kyr BP at Nisi Fen (475 m; Lawson et al., 2005). Besides being internally highly inconsistent, both ages significantly pre-date the reforestation signal in core SL152. The differences are too high to result from local climatic and/or topographic differentiations. In accordance with studies on the vegetation dynamics in the Eastern Mediterranean region during the Younger Dryas (Rossignol-Strick, 1995), they are best explained by offsets in the terrestrial radiocarbon chronologies through the contamination by older carbon.

The combined qualitative and quantitative pollen-based parameters document a strong variability even after reforestation was completed, pointing to recurring short-term climate perturbations that influenced the vegetation. The most pronounced of these perturbations occurred from ~8.4 to ~8.0 kyr BP, ~7.5 to ~7.2 kyr BP and ~7.1 to ~5.5 kyr BP (Figs. 3, 4).

During the perturbation from ~8.4 to ~8.0 kyr BP, broad-leaved tree populations were strongly reduced. Whereas deciduous *Quercus* populations remained unaffected, evergreen *Quercus*, and, to a lesser extent, *Corylus* and *Ulmus* suffered heavy losses. Herb elements, in contrast, strongly increased. The decline in evergreen *Quercus* populations, which are particularly sensitive to reduced winter precipitation and/or temperatures (compare Section 3.3.1), suggests that the deterioration must have been strongly expressed in winter climate conditions. The  $I_Q$  minimum, however, slightly lags the minimum in broad-leaved tree pollen percentages. This seemingly contradicts a link between vegetation change and deteriorating winter conditions because the latter should decimate evergreen *Quercus* populations before affecting the general broad-leaved arboreal vegetation. An explanation for this apparent contradiction is provided through the ecological characteristics of *Q. ilex* within modern Mediterranean-type forests. As an element of the forest understorey, *Q. ilex* initially benefits from an elimination of overstorey foliage. This results in a transient competitive advantage such that the advantage of location temporarily overcompensates for the effects of increasingly adverse climate conditions (Floret et al., 1992).

Increased drought stress during the peak of the perturbation is indicated by the consistent *Ephedra* occurrence. The fact that deciduous *Quercus* populations, which are primarily sensitive to summer drought (compare Section 3.3.1), remained stable suggests that this aridity increase was primarily felt in winter. These considerations are only partially

corroborated by the quantitative climate reconstructions: The  $MT_{DJF}$  shows a  $2^{\circ}\text{C}$  decrease at  $\sim 8.1$  kyr BP relative to the values immediately preceding the perturbation. The  $MP_{DJF}$  curve, however, remains nearly stable during that time (Fig. 4C, D). We attribute this inconsistency to the lower resolution of the  $MP_{DJF}$  reconstruction as compared to that of the  $MT_{DJF}$ . Support for this view comes from numerous quantitative pollen-based climate reconstructions that have identified higher error margins for precipitation-related than for temperature-related parameters (e.g., Guiot et al., 1993b; Peyron et al., 2005; Magny et al., 2006). At the same time, the unequivocal expression of drought stress during the perturbation testifies to the high climatic sensitivity of our qualitative pollen data. The scenario of deteriorated winter climate conditions in the NBAS between  $\sim 8.4$  and  $\sim 8.0$  kyr BP is further supported by marine data from the Aegean Sea. There, planktonic foraminiferal assemblage data suggest a coeval winter cooling of the surface waters (Rohling et al., 2002).

The climate-induced vegetation change between  $\sim 8.4$  and  $\sim 8.0$  kyr BP strongly resembles vegetation signals in coeval records from Central Europe. There, deciduous trees exhibit an abrupt setback at  $\sim 8.15$  kyr BP (e.g., Tinner and Lotter, 2001) and reduced tree-ring widths suggest reduced temperatures and increased drought stress centered around 8.1 kyr BP (Spurk et al., 2002). In continental archives from the Eastern Mediterranean region, a vegetation setback between  $\sim 8.4$  and  $\sim 8.0$  kyr BP has previously not been unequivocally identified. Its strong expression in the pollen data from core SL152 suggests, however, that this is due to the low temporal resolution of available records rather than the lack of such a signal in that region. The timing and character of the vegetation setback suggests a connection to the centennial-scale climate deterioration with a sudden cold event around 8.2 kyr BP as widely known from marine and terrestrial archives in the northern hemisphere (see Alley and Ágústsdóttir, 2005; Rohling and Pälike, 2005, for reviews). This climate deterioration is generally attributed to a surface-water freshening in the North Atlantic Ocean. Ultimately, the catastrophic drainage of ice-dammed lakes in North America caused a slowdown of North Atlantic deep-water formation (Alley et al., 1997; Barber et al., 1999).

The similar, but weaker setbacks in the broad-leaved arboreal vegetation from  $\sim 7.5$  to  $\sim 7.2$  and  $\sim 8.8$  to  $\sim 8.6$  kyr BP are unequivocally documented in declines of broad-leaved tree pollen percentages,  $I_Q$  values and *Corylus* percentages (Figs. 3, 4). The fact that they are not expressed in the  $MP_{DJF}$  and  $MT_{DJF}$  curves is best explained through the limited resolution of the quantitative climate reconstructions. Independent support for a climatic signature of these perturbations comes from the sediment lightness data (Fig. 4D). Higher lightness values in the respective intervals suggest slightly enhanced deep-water ventilation, indicating that the perturbations were also felt in the marine realm. This excludes non-climatic causations for the declines of broad-leaved trees such as pathogen outbreaks as they have been described for the middle Holocene of western Europe and North America (e.g., Birks, 1986).

### 5.1.3 Post-Sapropel S1 interval (~7.1 to ~4.4 kyr BP)

The NBAS underwent a series of pronounced climatic and vegetational oscillations shortly after ~7.1 until ~5.5 kyr BP. Throughout this interval, the degree of forestation by broad-leaved trees was lower than during S1 formation. The evergreen *Quercus* population experienced repeated setbacks, indicating a degradation in winter climate conditions. This is supported by concurrent  $MP_{DJF}$  and  $MT_{DJF}$  drops (Fig. 4). The lag in the  $I_Q$  curve relative to the curve of broad-leaved tree pollen is again explained by ecological factors, i.e. the temporary benefit of *Q. ilex* subsequent to an elimination of overstorey foliage (Floret et al., 1992) respectively its underrepresentation during the early stages of vegetation successions (Barberis et al., 1992). Hence, the qualitative and quantitative data consistently imply that terrestrial ecosystems in the NBAS underwent a stage of reduced winter moisture availability and/or temperature shortly after ~7.1 until ~5.5 kyr BP.

### 5.2 Comparison with supraregional climate signals

Based on the correlation of sea-surface temperatures (SST) from the Aegean Sea with the  $K^+$  record from Greenland ice, Rohling et al. (2002) suggested that the intensity of the Siberian High controlled winter climate conditions in that region during the Holocene. Their rationale was that the  $K^+$  concentration in Greenland ice is a measure for the winter and spring intensity of the Siberian High, with strong  $K^+$  deposition indicating a strong Siberian High and vice versa. For the Aegean Sea, a strengthening of the Siberian High resulted in increased intensity, duration, and/or frequency of northerly air outbreaks that lead to episodes of enhanced winter SST decreases. The lack of high-resolution data has yet precluded an analysis of how this winter cooling is expressed in terrestrial environments of the Aegean region. To obtain a more comprehensive view of Holocene climate variability in that region, we have compared the terrestrial  $MT_{DJF}$  record from core SL152 with the smoothed  $K^+$  series from the GISP2 ice core.

This comparison yields an in-phase, inverse behaviour of both records for the middle Holocene (~7.0 and ~4.5 kyr BP) and, to a lesser degree, for the early Holocene prior to ~9.5 kyr BP (Fig. 5). No correlation emerges for the interval corresponding to S1 formation in the Aegean Sea, suggesting that the terrestrial climate dynamics in the NBAS were largely decoupled from the influence of the Siberian High between ~9.5 and ~7.0 kyr BP. We speculate that winter climate conditions during that time were more strongly affected by the monsoonally-influenced climate system of the lower latitudes. The influence of the lower-latitude climate system was, however, punctuated by the effects of the 8.2 kyr cold event. This North Atlantic climate signal was obviously strong enough to affect the  $MT_{DJF}$  even when the NBAS were under the influence of low-latitude climate forcing. The decoupling of the  $MT_{DJF}$  in the NBAS from the influence of the Siberian High during S1 formation is also reflected in SST data from the Aegean Sea (Rohling et al., 2002). There, the winter SST

remained on a near-stable level throughout the interval of S1 formation and only declined during the 8.2 kyr cold event. We therefore conclude that the  $MT_{DJF}$  record from the NBAS and the winter SST record from the Aegean Sea (Rohling et al., 2002) reveal a consistent picture.

The Holocene  $MT_{DJF}$  variability in the NBAS is on the order of 4° C (Fig. 5A) and thus compares favourably with the Aegean Sea winter SST variability of 2 to 4° C as qualitatively inferred by Rohling et al. (2002). We interpret the somewhat higher amplitudes in the  $MT_{DJF}$  signals to reflect the lower thermal inertia of terrestrial settings as compared to the marine realm. It appears that the amplitudes of this variability were high enough to affect early cultures in the Eastern Mediterranean region (compare, e.g., Weiss and Bradley, 2001; Robinson et al., 2006; Weninger et al., 2006). The pronounced Holocene  $MT_{DJF}$  variability in the NBAS testifies to the high sensitivity of the Aegean region to short-term climate change. Our findings further support earlier observations of teleconnections between the lower and high latitudes during the early and middle part of the Holocene (deMenocal et al., 2000; Mayewski et al., 2004).

### **5.3 Terrestrial constraints on benthic oxygenation during S1 formation in the northern Aegean Sea**

As described in Section 4.2, the records of benthic oxygen availability in cores SL 152 and 148 reveal a close temporal correlation with climatic changes in the NBAS, suggesting causal relationships between the environmental dynamics in the marine and terrestrial realms. The lightness and foraminiferal data show that benthic oxygen depletion connected to the onset of S1 formation began to decrease shortly after winter climate conditions in the NBAS had started to ameliorate (Fig. 4). Based on the temporal resolution of our data, the lag appears to be in the order of 100 to 200 years.

The climatic perturbations in the NBAS during S1 formation (i.e., from 8.4 to 8.0 and 7.5 to 7.2 kyr BP; compare Section 5.1.2) are also reflected in the benthic oxygenation records from the northern Aegean Sea, with phases of partial deforestation corresponding to intervals of increased benthic oxygen availability (Fig. 4). As demonstrated in Section 5.1, the partial deforestations result from climatic perturbations. Again, the benthic oxygenation signal lags the climatic change in the NBAS. The high temporal resolution of our data allows to narrowly constrain this lag. According to our age model, signals in the lightness curve lag respective signals in the broad-leaved pollen curve by ~30 to ~60 years. The interval post-dating S1 formation also exhibits a general correspondence of benthic oxygenation with climate-induced vegetation dynamics in the NBAS. However, the temporal resolution of the pollen and foraminiferal datasets in that interval does not allow to decipher the exact phase relationships between these signals, and the low variability within the high-resolution lightness data does not provide reliable tie points for a correlation with terrestrial signals (Fig. 4).

Summarizing the above, there is a strong link between the climatic perturbations in the NBAS to S1 formation, with intervals of lower forestation corresponding to intervals of improved benthic oxygenation. This link is explained through the oceanographic boundary conditions of the Aegean Sea. Observational and theoretical studies have increasingly identified the role of the Aegean Sea in the formation of dense waters in the Eastern Mediterranean Sea (e.g., Roether et al., 1996; Wu et al., 2000). According to Zervakis et al. (2000), deep-water formation in the North Aegean Sea results from a buoyancy loss due to the influence of very cold and dry winter winds; freshwater input modulates this process, with lower freshwater input increasing the heat loss to the atmosphere during extreme cold events. Hence, phases of reduced winter precipitation and/or temperature can ultimately lead to local, intensified deep-water formation in the northern Aegean Sea, resulting in higher deep-water ventilation and therefore in a weakening or even interruption in S1 formation. In light of our data, the onset of deep-water formation occurred with a lag of 30 to 200 years relative to terrestrially registered signals of climate change. This testifies to the lower response time to climatic forcing in terrestrial environments as compared to even relatively small marine basins that lack the inertia of larger water masses.

Our data support the concept of Rohling et al. (2002) that northerly outbreaks from the Siberian High in winter and spring led to repeated surface-water cooling in the northern Aegean Sea during the generally warm and humid conditions of the early and middle Holocene. On decadal to centennial time scales, an increased frequency and/or intensity of such events may have caused local convection, thus supplying oxygen to northern Aegean deep-sea basins. According to our climate reconstructions from the NBAS, reductions in winter precipitation and temperature both played a role in causing transient bottom-water re-ventilation in the northern Aegean Sea. The role of precipitation in this process is further supported by observations on short-term changes in the thermohaline circulation in the Eastern Mediterranean Sea: A recently noted, massive outflow of dense water from the Aegean into the deep layers of the Eastern Mediterranean Sea was triggered by a salinity increase due to a precipitation decrease in the Aegean region. It was only later that consecutively following cold winters (with air temperatures 2° C lower than average values) added to this process (Tselepidaki et al., 1992; Theocharis et al., 1999).

### **5.4 Role of freshwater flux from the northern borderlands in S1 formation in the Eastern Mediterranean Sea**

Freshwater flux from the Nile river has long been considered the main source for surface-water freshening in the Eastern Mediterranean Sea during S1 formation (e.g. Rossignol-Strick et al., 1982). However, the homogeneity of surface-water salinity in the Eastern Mediterranean Sea during S1 formation is consistent with multiple freshwater sources, suggesting that the enhanced freshwater flux did not solely result from the catchment area of the Nile river (Kallel et al., 1997; Emeis et al., 2000). The pollen-based data from core SL152

allow to assess the role of riverine input from the NBAS. They indicate a strong increase in winter precipitation during S1 formation relative to “pre-sapropelic” and “post-sapropelic” values (Fig. 4C). These observations suggest a prominent role of winter runoff from the northern borderlands in S1 formation. They are in line with neodymium and oxygen isotope data from the Levantine Basin (Scrivner et al., 2004). These data show that Nile discharge contributed strongest to the freshwater surplus in the Eastern Mediterranean Sea during the early and middle part of S1 formation. Nile discharge declined to typical “post-sapropelic” values in the late part of S1 formation, considerably before the termination of S1 (Scrivner et al., 2004). Hence, other freshwater sources must have outlasted the contribution of Nile discharge to the freshwater excess in the Eastern Mediterranean Sea. Their exact origin has, however, remained somewhat elusive. The terrestrial data from core SL152 suggest that runoff from the NBAS was a significant source for the freshwater surplus in the Eastern Mediterranean Sea during the late phase of S1 formation.

## 6. Conclusions

The analysis of pollen from marine core SL152 (Mount Athos Basin, northern Aegean Sea) has yielded information on the palaeoenvironmental dynamics in the northern borderlands of the Aegean Sea (NBAS) during the early and middle Holocene, and notably for the interval of Sapropel S1 formation. The direct land-sea correlation of our dataset allowed to elucidate the relationships between short-term atmospheric change and sapropel formation in the marine realm. The most salient features of our study are the following:

- As a measure of Mediterranean-type climate conditions, the index  $I_Q$  was established based on the ratio of deciduous and evergreen *Quercus* pollen. It is particularly well suited for the climatic evaluation of marine pollen records because of its robustness to transportation- and preservation-induced bias.
- The NBAS witnessed a transition from an open vegetation to oak-dominated woodlands between ~10.4 and ~9.5 kyr BP. This reforestation was due to a successive increase in winter precipitation, whereas the mean winter temperature remained nearly stable. Hence, moisture availability was the dominant factor controlling Holocene reforestation in the NBAS.
- The relatively humid and mild winter conditions during S1 formation were punctuated by short-term climatic events that caused a partial deforestation and a reorganisation within the broad-leaved arboreal vegetation. The strongest event (from ~8.4 to ~8.0 kyr BP) represents the regional expression of the 8.2 kyr cold event widely known from the northern hemisphere. In the marine data, it is intimately connected to an interruption in S1 formation. Similar, but weaker events occurred from ~7.5 to ~7.2 and ~8.8 to ~8.6 kyr BP.
- For most of the early and middle Holocene, the winter temperatures in the NBAS correlate with the smoothed  $K^+$  series from the GISP2 ice core, thus supporting the marine-based concept of Rohling et al. (2002) that the intensity of the Siberian High exerted strong control

on winter climate in the Aegean region. During S1 formation in the Aegean Sea (i.e., from ~9.5 kyr to ~7.0 kyr BP), the terrestrial climate dynamics in the NBAS were largely decoupled from the high-latitude climate system and more strongly affected by the monsoonally-influenced climate system of the lower latitudes.

- Phases of decreased winter precipitation and/or temperature in the NBAS correlate with intervals of improved benthic oxygenation in the northern Aegean Sea. Our data support a scenario that northerly outbreaks from the Siberian High in the winter and spring repeatedly led to a decrease in runoff into the northern Aegean Sea and/or enhanced surface-water cooling. An increase in the frequency and/or intensity of such events caused local overturn in the northern Aegean Sea, thus improving the oxygenation of the deeper water column and leading to a cease in S1 formation.
- The reconstructed ~50 % increase in winter precipitation during S1 formation relative to “pre-sapropelic” conditions and its ~25 % decrease with the termination of S1 suggest a strong contribution from the NBAS to the freshwater surplus during S1 formation in the Eastern Mediterranean Sea.

### Acknowledgements

Discussions with K.-C. Emeis, I.T. Lawson, D.J. Shillington, and P.C. Tzedakis are gratefully acknowledged. A. Bertini and R. Cheddadi reviewed an earlier version of the manuscript. Tanja Kuhnt provided benthic foraminiferal data from core SL148. We thank the crew and scientific party of R.V. *Meteor* cruise M51/3 for continuing support. The Greek authorities are thanked for permitting research to be carried out in their territorial waters. This study was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (grant Pr 651/6-1).

### References

- Aksu, A.E., Yasar, D., Mudie, P.J., 1995. Paleoclimatic and paleoceanographic conditions leading to development of sapropel layer S1 in the Aegean Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 116, 71-101.
- Alley, R.B., Mayewski, P.A., Sowers, T., Stuiver, M., Taylor, K.C., Clark, P.U., 1997. Holocene climatic instability: a prominent, widespread event 8200 years ago. *Geology* 25, 483-486.
- Alley, R.B., Ágústsdóttir, A.M., 2005. The 8k event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews* 24, 1123-1149.
- Barber, D.C., Dyke, A., Hillaire-Marcel, C., Jennings, A.E., Andrews, J.T., Kerwin, M.W., Bilodeau, G., McNeely, R., Southon, J., Morehead, M.D., Gagnon, J.M., 1999. Forcing of the cold event of 8,200 years ago by catastrophic drainage of Laurentide lakes. *Nature* 400, 344-348.
- Barbero, M., Loisel, R., Quézel, P., 1992. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-100, 19-34.
- Barberis, G., Peccenini, S., Paola, G., 1992. Notes on *Quercus ilex* L. in Liguria (NW Italy). *Vegetatio* 99-100, 35-50.

- Bar-Matthews, M., Ayalon, A., Kaufman, A., Wasserburg, G.J., 1999. The Eastern Mediterranean paleoclimate as a reflection of regional events: Soreq cave, Israel. *Earth and Planetary Science Letters* 166, 85–95.
- Beug, H.-J., 2004. *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. Verlag Friedrich Pfeil, Munich.
- Birks, H.J.B., 1986. Late Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe. In: Berglund, B.E. (Ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley, Chichester, pp. 3-65.
- Casford, J.S.L., Rohling, E.J., Abu-Zied, R.H., Fontanier, C., Jorissen, F.J., Leng, M.J., Schmiedl, G., Thomson, J., 2003. A dynamic concept for eastern Mediterranean circulation and oxygenation during sapropel formation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 190, 103-119.
- Catagay, M.N., Gorur, N., Algan, O., Eastoe, C., Tchapylyga, A., Ongan, D., Kuhn, T., Kuscü, L., 2000. Late glacial-Holocene palaeoceanography of the Sea of Marmara; timing of connections with the Mediterranean and the Black seas. *Marine Geology* 167, 191-206.
- Cavender-Bares, J., Cortes, P., Rambal, S., Joffre, R., Miles, B., Rocheteau, A., 2005. Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: a comparison of co-occurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan. *New Phytologist* 168, 597-612.
- Cheddadi, R., Lamb, H.F., Guiot, J., van der Kaars, S., 1998. Holocene climatic change in Morocco: a quantitative reconstruction from pollen data. *Climate Dynamics* 14, 883-890.
- Cheddadi, R., Rossignol-Strick, M., 1995. Eastern Mediterranean Quaternary paleoclimates from pollen and isotope records of marine cores in the Nile cone area. *Paleoceanography* 10, 291-300.
- Colombo, P.M., Lorenzoni, F.C., Grigoletto, F., 1983. Pollen grain morphology supports the taxonomical discrimination of Mediterranean oaks (*Quercus*, Fagaceae). *Plant Systematics and Evolution* 141, 273-284.
- Cramp, A., O'Sullivan, G., 1999. Neogene sapropels in the Mediterranean: a review. *Marine Geology* 153, 11-28.
- Cullen, H.M., Kaplan, A., Arkin, P.A., deMenocal, P.B., 2002. Impact of the North Atlantic Oscillation on Middle Eastern climate and streamflow. *Climatic Change* 55, 315-338.
- Damesin, C., Rambal, S., 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131, 159-167.
- Damnati, B., 2000. Holocene lake records in the northern hemisphere of Africa. *Journal of African Earth Sciences* 31, 253-262.
- deMenocal, P., Ortiz, J., Guilderson, T., Sarnthein, M., 2000. Coherent high- and low-latitude climate variability during the Holocene warm period. *Science* 288, 2198-2202.
- Desprat, S., Sánchez Goñi, M.F., Turon, J.-L., McManus, J.F., Loutre, M.F., Duprat, J., Malaizé, B., Peyron, O., Peypouquet J.-P., 2005. Is vegetation responsible for glacial inception during periods of muted insolation changes? *Quaternary Science Reviews* 24, 1361-1374.
- Ehrmann, W., Schmiedl, G., Hamann, Y., Kuhnt, T., 2007. Distribution of clay minerals in surface sediments of the Aegean Sea: A compilation. *International Journal of Earth Sciences* 96, 769-780.
- Emeis, K.-C., Struck, U., Schulz, H.-M., Rosenberg, R., Bernasconi, S., Erlenkeuser, H., Sakamoto, T., Martinez-Ruiz, F., 2000. Temperature and salinity variations of Mediterranean Sea surface waters over the last 16,000 years from records of planktonic stable oxygen isotopes and alkenone unsaturation ratios. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158, 259-



280.

- Fairbanks, R.G., Mortlock, R.A., Chiu, T.-C., Cao, L., Kaplan, A., Guilderson, T.P., Fairbanks, T.W., Bloom, A.L., Grootes, P.M., Nadeau, M.-J., 2005. Radiocarbon calibration curve spanning 0 to 50,000 years BP based on paired  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$  and  $^{14}\text{C}$  dates on pristine corals. *Quaternary Science Reviews* 24, 1781-1796.
- Floret, C., Galan, M.J., Le Floc'h, E., Romane, F., 1992. Dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) coppices after clearcutting in southern France. *Vegetatio* 99-100, 97-100.
- Follieri, M., Magri, D., Sadori, L., 1988. 250,000-year pollen record from Valle di Castiglione (Rome). *Pollen et Spores* 3-4, 329-356.
- Geraga, M., Tsaila-Monopolis, S., Ioakim, C., Papatheodorou, G., Ferentinos, G., 2005. Short-term climate changes in the southern Aegean Sea over the last 48,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 220, 311-332.
- Giraudi, C., 2005. Eolian sand in peridesert northwestern Libya and implications for Late Pleistocene and Holocene Sahara expansions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 218, 159-171.
- Goodfriend, G.A., 1999. Terrestrial stable isotope records of Late Quaternary paleoclimates in the eastern Mediterranean region. *Quaternary Science Reviews* 18, 501-513.
- Guiot, J., 1990. Methodology of palaeoclimatic reconstruction from pollen in France: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80, 49-69.
- Guiot, J., de Beaulieu, J.L., Cheddadi, R., David, F., Ponel, P., Reille, M., 1993a. The climate in Western Europe during the last Glacial/Interglacial cycle derived from pollen and insect remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 103, 73-93.
- Guiot, J., Harrison, S.P., Prentice, I.C., 1993b. Reconstruction of Holocene precipitation patterns in Europe using pollen and lake-level data. *Quaternary Research* 40, 139-149.
- Gvirtzman, G., Wieder, M., 2001. Climate of the last 53,000 years in the eastern Mediterranean, based on soil-sequence stratigraphy in the coastal plain of Israel. *Quaternary Science Reviews* 20, 1827-1849.
- Hazan, N., Stein, M., Agnon, A., Marco, S., Nadel, D., Negendank, J.F.W., Schwab, M.J., Neev, D., 2004. The late Quaternary limnological history of Lake Kinneret (Sea of Galilee), Israel. *Quaternary Research* 63, 59-67.
- Higgs, N.C., Thomson, J., Wilson, T.R.S., Croudace, I.W., 1994. Modification and complete removal of eastern Mediterranean sapropels by postdepositional oxidation. *Geology* 22, 423-426.
- Kallel, N., Paterne, M., Duplessy, J.C., Vergnaud-Grazzini, C., Pujol, C., Labeyrie, L., Arnold, M., Fontugne, M., Pierre, C., 1997. Enhanced rainfall in the Mediterranean region during the last sapropel event. *Oceanologica Acta* 20, 697-712.
- Kotthoff, U., Müller, U.C., Pross, J., Schmiedl, G., Lawson, I.T., van de Schootbrugge, B., Schulz, H., submitted. Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the Aegean region: An integrated view based on pollen data from marine and terrestrial archives. *The Holocene*.
- Kuhnt, T., Schmiedl, G., Ehrmann, W., Hamann, Y., Hemleben, C., 2007. Deep-sea ecosystem variability of the Aegean Sea during the past 22 kyr as revealed by benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, doi: 10.1016/j.marmicro.2007.04.003.
- Kukla, G.J., Bender, M.L., de Beaulieu, J.-L., Bond, G., Broecker, W.S., Cleveringa, P., Gavin, J.E., Herbert, T.D., Imbrie, J., Jouzel, J., Keigwin, L.D., Knudsen, K.-L., McManus, J., Merkt, J., Muhs, D. R., Müller, H., Poore, R.Z., Porter, S.C., Seret, G., Shackleton, N.J., Turner, C., Tzedakis, P.C., Winograd, I.J., 2002. Last Interglacial Climates. *Quaternary Research*, 57, 1-11.
- Lane-Serff, G.F., Rohling, E.J., Bryden, H.L., Charnock, H., 1997. Postglacial connection of the Black

- Sea to the Mediterranean and its relation to the timing of sapropel formation. *Paleoceanography* 12, 169-174.
- Lang, G., 1994. *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer, Jena, 462 p.
- Larcher, W., 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* 134, 279-295.
- Lawson, I.T., Al-Omari, S., Tzedakis, P.C., Bryant, C.L., Christanis, K., 2005. Lateglacial and Holocene vegetation history at Nisi Fen and the Boras mountains, northern Greece. *The Holocene* 15, 873-887.
- Leonardi, S., Rapp, M., Denes, A., 1992. Organic matter distribution and fluxes within a holm oak (*Quercus ilex* L.) stand in the Etna volcano. A synthesis. *Vegetatio* 99/100, 219-224.
- Magny, M., de Beaulieu, J.-L., Drescher-Schneider, R., Vanni re, B., Walter-Simonnet, A.V., Millet, L., Bossuet, G., Peyron, O., 2006. Climatic oscillations in central Italy during the Last Glacial-Holocene transition: the record from Lake Accessa. *Journal of Quaternary Science* 21, 311-320.
- Mayewski, P.A., Rohling, E.J., Stager, J.C., Karl n, W., Maasch, K.A., Meeker, L.D., Meyerson, E.A., Gasse, F., van Kreveld, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R., Steig, E., 2004. Holocene climate variability. *Quaternary Research* 62, 243-255.
- Mercone, D., Thomson, J., Croudace, I.W., 2000. Duration of S1, the most recent sapropel in the eastern Mediterranean Sea, as indicated by accelerator mass spectrometry radiocarbon and geochemical evidence. *Paleoceanography* 15, 336-347.
- Peyron, O., B geot, C., Brewer, S., Heiri, O., Magny, M., Millet, L., Ruffaldi, P., Van Campo, E., Yu, G., 2005. Late-Glacial climatic changes in Eastern France (Lake Lautrey) from pollen, lake-levels and chironomids. *Quaternary Research* 64, 197-211.
- Peyron, O., Guiot, J., Cheddadi, R., Tarasov, P.E., Reille, M., de Beaulieu, J.L., Bottema, S., Andrieu, V., 1998. Climatic reconstruction in Europe for 18,000 yr B.P. from pollen data. *Quaternary Research* 49, 183-196.
- Pickard, G.L., Emery, W.J., 1990. *Descriptive Physical Oceanography*. Pergamon Press, Oxford.
- Poulos, S.E., Drakopoulos, P.G., Collins, M.B., 1997. Seasonal variability in sea surface oceanographic conditions in the Aegean Sea (eastern Mediterranean): an overview. *Journal of Marine Systems* 13, 225-244.
- Reille, M., 1992. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Laboratoire de botanique historique et palynologie, Marseille.
- Reille, M., Gamisans, J., Andrieu-Ponel, de Beaulieu, J.-L., 1999. The Holocene at Lac de Creno (Corsica, France): a key site in the western Mediterranean basin. *New Phytologist* 141, 291-307.
- Robinson, S.A., Black, S., Sellwood, B.W., Valdes, P.J., 2006. A review of palaeoclimates and palaeoenvironments in the Levant and Eastern Mediterranean from 25,000 to 5000 years BP: setting the environmental background for the evolution of human civilisation. *Quaternary Science Reviews* 25, 1168-1185.
- Roether, W., Manca, B.B., Klein, B., Bregant, D., Georgopoulos, D., Beitzel, V., Kovacevic, V., Luchetta, A., 1996. Recent changes in Eastern Mediterranean deep waters. *Science* 271, 333-335.
- Rohling, E.J., 1994. Review and new aspects concerning the formation of eastern Mediterranean sapropels. *Marine Geology* 122, 1-28.
- Rohling, E.J., Mayewski, P.A., Abu-Zied, R.H., Casford, J.S.L., Hayes, A., 2002. Holocene atmosphere-ocean interactions: records from Greenland and the Aegean Sea. *Climate*

- Dynamics 18, 587-593.
- Rohling, E.J., Pälike, H., 2005. Centennial-scale climate cooling with a sudden cold event around 8,200 years ago. *Nature* 434, 975-979.
- Rossignol-Strick, M., 1995. Sea-land correlation of pollen records in the Eastern Mediterranean for the Glacial-Interglacial transition: Biostratigraphy versus radiometric time-scale. *Quaternary Science Reviews* 14, 893-915.
- Rossignol-Strick, M., Nesteroff, W., Olive, P., Vergnaud-Grazzini, C., 1982. After the deluge: Mediterranean stagnation and sapropel formation. *Nature* 295, 105-110.
- Rossignol-Strick, M., Paterne, M., 1999. A synthetic pollen record of the eastern Mediterranean sapropels of the last 1 Ma: implications for the time-scale and formation of sapropels. *Marine Geology* 153, 221-237.
- Sánchez Goñi, M.F., Loutre, M.F., Crucifix, M., Peyron, O., Santos, L., Duprat, J., Malaize, B., Turon, J.-L., Peyrouquet, J.-P., 2005. Increasing vegetation and climate gradient in Western Europe over the Last Glacial Inception (122–110 ka): model-data comparison. *Earth and Planetary Science Letters* 231, 111–130.
- Schulz, H., von Rad, U., Erlenkeuser, H., 1998. Correlation between Arabian Sea and Greenland climate oscillations of the past 110,000 years. *Nature* 393, 54-57.
- Scriver, A.E., Vance, D., Rohling, E.J., 2004. New neodymium isotope data quantify Nile involvement in Mediterranean anoxic episodes. *Geology* 32, 565-568.
- Siani, G., Paterne, M., Michel, E., Sulpizio, R., Sbrana, A., Arnold, M., Haddad, G., 2001. Mediterranean sea surface radiocarbon reservoir age changes since the Last Glacial Maximum. *Science* 294, 1917-1920.
- Sperling, M., Schmiedl, G., Hemleben, C., Emeis, K.C., Erlenkeuser, H., Grootes, P.M., 2003. Black Sea impact on the formation of eastern Mediterranean sapropel S1? Evidence from the Marmara Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 190, 9-21.
- Spurk, M., Leuschner, H.H., Baillie, M.G.L., Briffa, K.R., Friedrich, M., 2002. Depositional frequency of German subfossil oaks: climatically and non-climatically induced fluctuations in the Holocene. *The Holocene* 12, 707-715.
- Theocharis, A., Nittis, K., Kontoyiannis, H., Papageorgiou, E., Balopoulos, E., 1999. Climatic changes in the Aegean Sea influence the Eastern Mediterranean thermohaline circulation. *Geophysical Research Letters* 26, 1617-1620.
- Traverse, A., 1988. *Paleopalynology*. Unwin Hyman, Boston.
- Tselepidaki, I., Zarifis, B., Asimakopoulos, D.N., 1992. Low precipitation over Greece during 1989-1990. *Theoretical and Applied Climatology* 46, 115-121.
- Tinner, W., Lotter, A.F., 2001. Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology* 29, 551-554.
- Tzedakis, P.C., Frogley, Heaton, T.H.E., 2002. Duration of last interglacial conditions in Northwestern Greece. *Quaternary Research* 58, 53-55.
- Van Santvoort, P.J.M., de Lange, G.J., Thomson, J., Cussen, H., Wilson, T.R.S., Krom, M.D., Ströhle, K., 1996. Active post-depositional oxidation of the most recent sapropel (S1) in sediments of the eastern Mediterranean Sea. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60, 4007-4024.
- Weiss, H., Bradley, R.S., 2001. What drives societal collapse? *Science* 291, 609-610.
- Weninger, B., Alram-Stern, E., Bauer, E., Clare, L., Danzeglocke, U., Joris, O., Kubatzki, C., Gary, R.F., Todorova, H., van Andel, T., 2006. Climate forcing due to the 8200 cal yr BP event observed at Early Neolithic sites in the Eastern Mediterranean. *Quaternary Research* 66, 401-420.

- Wijmstra, T.A., 1969. Palynology of the first 30 meters of a 120 m deep section in northern Greece. *Acta Botanica Neerlandica* 18, 511-528.
- Wu, P., Haines, K., Pinardi, N., 2000. Towards an understanding of deep water renewal in the eastern Mediterranean. *Journal of Physical Oceanography* 30, 443-458.
- Zervakis, V., Georgopoulos, D., Drakopoulos, P.G., 2000. The role of the North Aegean in triggering the recent Eastern Mediterranean climatic changes. *Journal of Geophysical Research* 105, 26103-26116.

**8.6 Publikation 3**

**Tenaghi Philippon re-visited: Drilling a Continuous Lower-Latitude Terrestrial  
Climate Archive of the Last 250,000 Years**

2007

**Scientific Drilling**

**Tenaghi Philippon re-visited: Drilling a Continuous Lower-Latitude Terrestrial Climate Archive of the Last 250,000 Years**

by

Jörg Pross, Polychronis Tzedakis, Gerhard Schmiedl, Kimon Christanis, Henry Hooghiemstra, Ulrich C. Müller, Ulrich Kotthoff, Stavros Kalaitzidis, and Alice Milner

Jörg Pross, Ulrich C. Müller, Ulrich Kotthoff, Institute of Geosciences, University of Frankfurt, Altenhöfer Allee 1, D-60438 Frankfurt, Germany, e-mail: [joerg.pross@em.uni-frankfurt.de](mailto:joerg.pross@em.uni-frankfurt.de)

Chronis Tzedakis, Alice Milner, School of Geography, University of Leeds, West Yorkshire LS2 9JT, United Kingdom

Gerhard Schmiedl, Geological-Paleontological Institute, University of Hamburg, Bundesstraße 55, D-20146 Hamburg, Germany

Kimon Christanis, Stavros Kalaitzidis, Department of Geology, University of Patras, GR-265.00 Rio-Patras, Greece

Henry Hooghiemstra, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, Faculty of Science, University of Amsterdam, Kruislaan 318, NL-1098 SM Amsterdam, The Netherlands

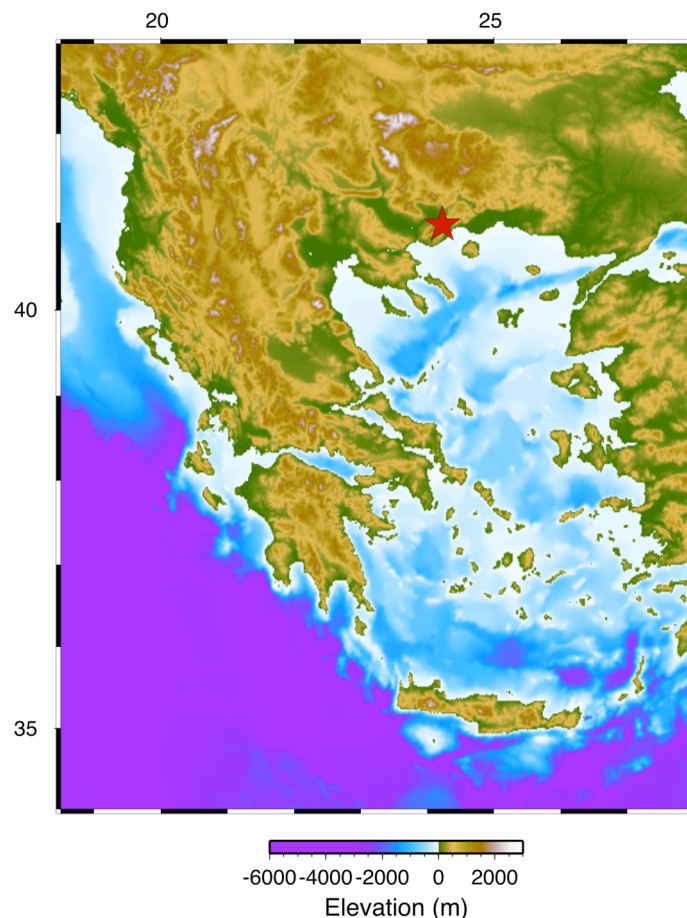


Fig. 1. Map of the Aegean region with location of the Tenaghi Philippon drill site (red asterisk). Bathymetry and elevation taken from the GEBCO digital atlas (IOC, IHO, and BODC, 2003).

## Introduction and Goals

With the dramatically increasing manifestation of anthropogenic forcing on the Earth's climate, understanding the mechanisms and effects of abrupt climate change is crucial in order to extend the lead time for mitigation and adaptation. In this context, the climate variability during the Quaternary represents the closest analogy to present-day climate change. Unprecedented insights into both short-term (i.e., decadal- to centennial-scale) and long-term (i.e., orbital-scale) climate variability over the last 740 kyrs have been derived from ice cores from polar regions (Dansgaard et al., 1993; EPICA community members, 2004). These records show that the higher latitudes repeatedly witnessed temperature changes of more than 10°C within human time scales (Severinghaus et al., 1998; Alley et al., 2003). Considerably less information is available on the characteristics of abrupt climate change in the middle and lower latitudes and their imprint on terrestrial environments. These regions are, however, home to the majority of the Earth's population, and consequently they will witness the greatest impact of future climate change on people's lives.



Fig. 2. Drilling rig WIRTH Eco1 used for drilling in the Drama Basin. The Phalakro mountain range (2232 m a.s.l.), which borders the Drama Basin to the northeast, is visible in the background. Photograph by Ulrich C. Müller.



Located in a strategic position between the higher-latitude (i.e., North Atlantic Oscillation-influenced) and lower-latitude (i.e., monsoonally-influenced) climate systems, the Mediterranean region is particularly sensitive in recording abrupt climate change and its imprint on terrestrial ecosystems. Moreover, terrestrial climate archives from the Mediterranean borderlands yield rich, diverse biotic signals also during colder intervals because the region's climate was relatively mild even under fully glacial boundary conditions. In contrast to higher-latitude records, this warrants the detailed analysis of short-term climate variability in terrestrial environments throughout the full range of climatic boundary conditions of the Quaternary.

In light of the above, the climate archive of Tenaghi Philippon (NE Greece; Fig. 1) plays an exceptional role. Since the initiation of pollen-based vegetation analyses from drill cores in the late 1960's (Wijmstra, 1969), it has been increasingly recognized as one of the best terrestrial archives of Quaternary climate history in Europe. This prominent position is due to (1) its temporal length, spanning the last 1.35 million years and comprising at least 19 consecutive glacial-interglacial cycles (Tzedakis et al., 2006); (2) its completeness, evidenced by the close climatostratigraphical correspondence with global deep-sea records (Tzedakis et al., 2003); and (3) its proximal position with regard to glacial refugia of thermophilous plants in SE Europe, which reduces the time lag between atmospheric forcing and vegetation response as documented in pollen data (Tzedakis, 1993).

Because previous investigations of the Tenaghi Philippon climate archive were restricted to a temporal resolution within the Milankovitch time band, and the core material used in these investigations has deteriorated, the potential of this site for the analysis of abrupt climate change has virtually remained untapped. Therefore, a campaign has been initiated to re-drill this archive, funded by the German Research Foundation (DFG), the Wilhelm Schuler Foundation and the Royal Society. The aim of this initiative is an interdisciplinary analysis of short-term climate variability under interglacial, "semi-glacial" and glacial boundary conditions of the Quaternary. Given the close proximity of the Tenaghi Philippon site to the Aegean Sea, special emphasis is placed on the identification of short-term environmental perturbations during intervals coeval with sapropel formation in the Eastern Mediterranean Sea. Disciplines involved include palynology, sedimentology, stable isotope geochemistry, coal petrology, photogrammetric and magnetic susceptibility core logging, magnetostratigraphy, and radiometric ( $^{14}\text{C}$ ,  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ) dating.

### **Drilling at Tenaghi Philippon**

The Philippi peatland, which includes the Tenaghi Philippon site, is situated in the intramontane Drama Basin, Eastern Macedonia, Greece (Fig. 1). Owing to rapid subsidence that may have started in Late Miocene times, the Drama Basin constituted a limnic to telmatic setting throughout the Middle and Late Quaternary.



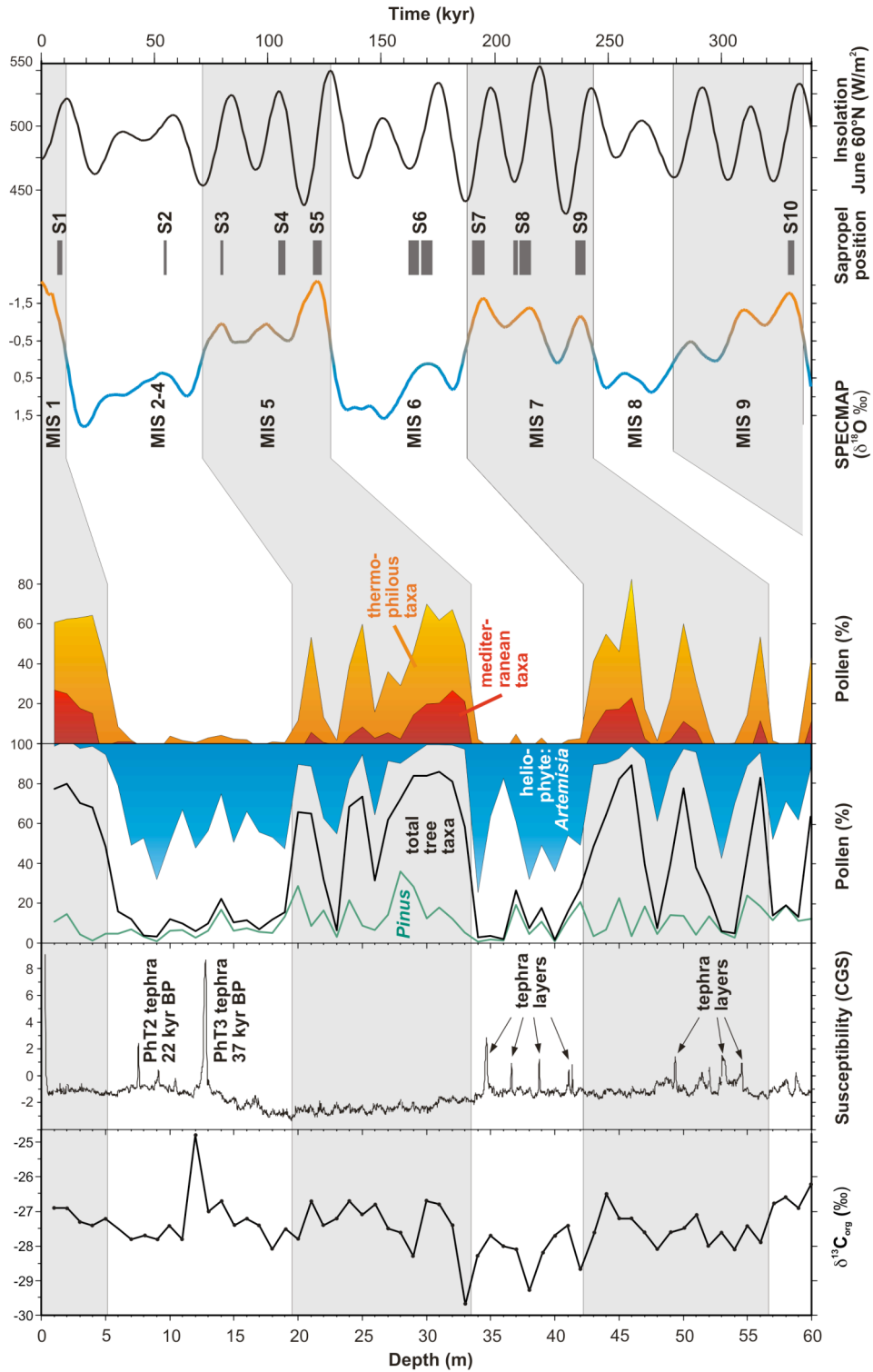


Fig. 3. First results from the new core, comprising palynological, magnetic susceptibility and carbon isotope data. The tentative correlation of the pollen data with the SPECMAP chronology (Imbrie et al., 1984) and insolation values (Berger and Loutre, 1991) suggests that the record comprises at least the last 250 kyr. Magnetic susceptibility curve shows positions of PhT2 and PhT3 tephra layers and also indicates positions of older tephra layers. Positions of Eastern Mediterranean sapropels S1 to S10 after Schmiiedl et al. (1998).

Much of the basin fill that accumulated during this time consists of peat, resulting in the largest peat and lignite deposit of the Balkans. Based on the results of previous scientific drilling during the late 1960's to mid-1970's, the sedimentary succession at Tenaghi Philippon comprises peat, mud, lake marls and clays until 198 m depth; further downhole, and until the maximum depth drilled (280 m), clastic input increases such that sediments are palynologically non-productive (Wijmstra, 1969; Wijmstra and Smit, 1976a, b; Van der Wiel and Wijmstra, 1987a, b).

A 60-m-long core from Tenaghi Philippon (40°58.40'N, 24°13.42'E; 40 m above sea level) was drilled over three weeks in April 2005 using a WIRTH Eco1 drilling rig (Fig. 2) and a special, non-rotating probe driven by a pneumatic hammer system ("Dystel hammer"). The core, which has excellent recovery (97.8 %), is now stored in the core repository of the Institute of Geosciences, University of Tübingen. Magnetic susceptibility measurements were performed on the entire core. After splitting the core into an archive and a working half, it was photogrammetrically scanned and lithologically described. To facilitate non-destructive magnetostratigraphic measurements (e.g., to identify the Blake and Lachamps reverse-polarity events), core segments that may comprise these events according to the preliminary age model (see below) have yet been left intact.

### Initial Results

A first, preliminary age model for the entire core has been established based on the analysis of pollen samples from the bottom of each 1 m long core segment. The overview record presented in Figure 3 indicates a succession of pollen zones reflecting open, steppe-like vegetation intercalated with zones reflecting the prevalence of Mediterranean forests. Figure 3 also shows a preliminary correlation with the SPECMAP chronology (Imbrie et al., 1984) and insolation values (Berger and Loutre, 1991). We interpret the interval from 0 to 5 m to represent the Holocene and Lateglacial, with Lateglacial climate fluctuations being yet unresolved because of low resolution. The interval from 5 to 19 m is approximately correlative to Marine Isotope Stages (MIS) 2 to 4. The intervals from 19 to 34 m and 34 to 42 m represent MIS 5 and MIS 6, respectively. The stratigraphic interpretation below 42 m is less straightforward due to the low-resolution age model available at present. According to our current interpretation, the interval from 42 to 57 m correlates with MIS 7 and the interval down-core corresponds to MIS 8. Although absolute age control is not yet available, our data indicate that the core comprises at least the last 250 kyrs, potentially even the last 290 kyrs.

Tephra layers in the core, which have the potential for  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  dating, provide a unique opportunity for age control independent from both palynostratigraphic and radiocarbon dating. Moreover, they allow the direct correlation with other terrestrial and marine climate archives from the Eastern Mediterranean region. As depicted in Figure 3, the magnetic susceptibility curve exhibits prominent spikes that point to the positions of tephra layers. The inspection of layers with high magnetic susceptibility within the already split part

of the core resulted in the identification of tephra layers with glass and pumice shards. The layer at 7.59 m represents the PhT2 tephra derived from the Cape Riva eruption of Santorini at ~22 kyrs BP and correlates with Y-2 in the Mediterranean Sea (Wulf et al., 2002). The PhT3 tephra at 12.80 m is correlative to the Campanian Ignimbrite and Y-5 in the Mediterranean Sea, having an  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  age of ~37 kyrs BP (S. Wulf, 2006, pers. comm.).

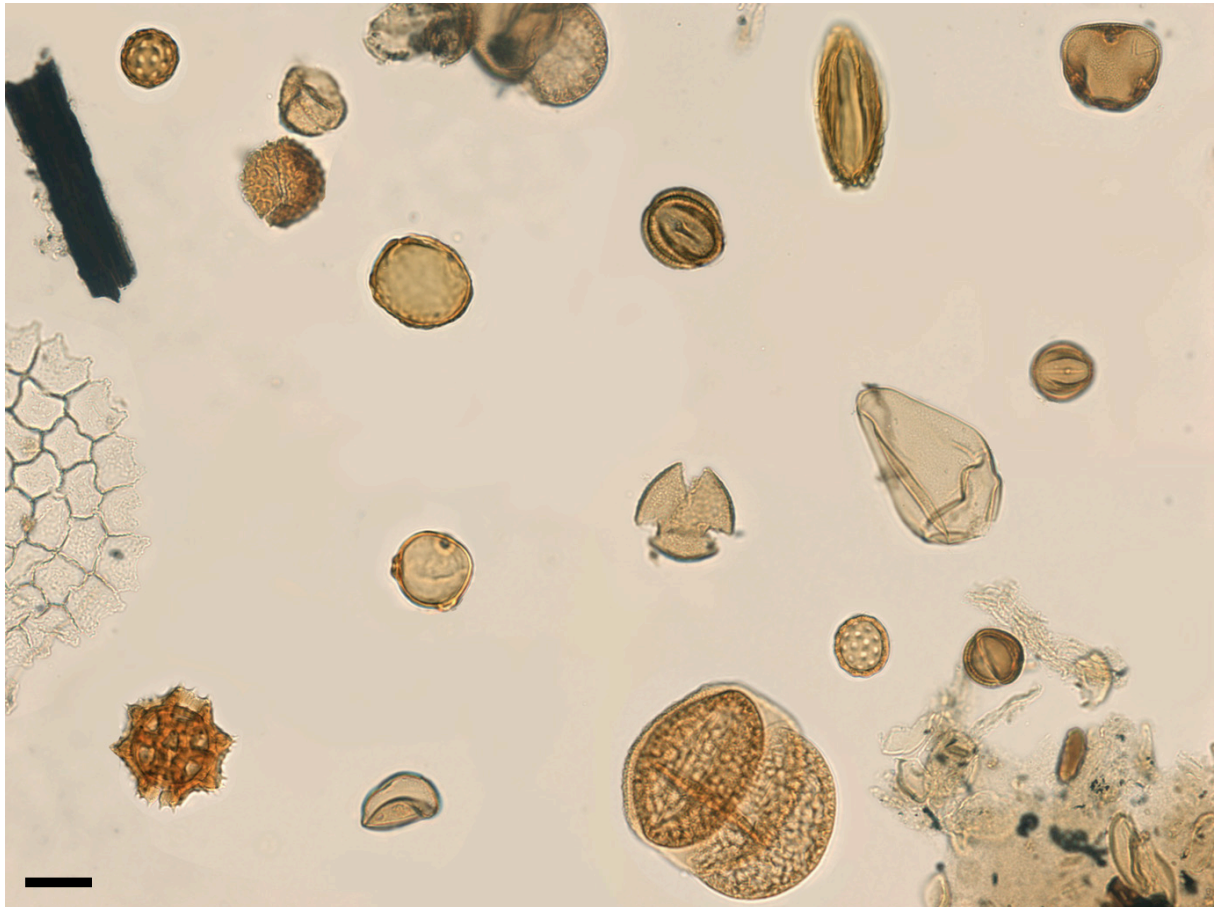


Fig. 4. Typical glacial pollen assemblage from the new core. Shown assemblage is from a core depth of 9.0 m (corresponding to Marine Isotope Stage 3). Scale bar equals 20  $\mu\text{m}$ . Photograph by Ulrich Kotthoff.

High-resolution studies of the core are currently underway, including palynology and sedimentology (Frankfurt, Leeds), stable isotope geochemistry, radiocarbon and tephra dating (Frankfurt), and coal petrology (Patras). The analytical phase of this multi-disciplinary project is scheduled for the next three years. Following the compilation of data by each group/discipline, a synthesis study is planned for the final phase of the project. The integration of the resulting data will allow new insights into the characteristics of abrupt (decadal- to centennial-scale) climatic change and their consequences for terrestrial environments in the Mediterranean region.

## Acknowledgements

Theodoros Kalliontzis, Andreas Balikas and Constantinos Tsompanoglou, Prefecturer, Vice-Prefecturer and Director of the Kavala Prefecture, respectively, as well as Nikos Nikolaidis provided invaluable support during field work. Ferdinand Stölben and his team ([www.stoelbenbohr.de](http://www.stoelbenbohr.de)) did an excellent job in recovering high-quality core material. Hartmut Schulz and Donna Shillington are thanked for technical help. Funding by the German Research Foundation (project number DFG Pr 651/3), the Wilhelm Schuler Foundation and The Royal Society (United Kingdom) is gratefully acknowledged.

## References

- Alley, R.B., Marotzke, J., Nordhaus, W.D., Overpeck, J.T., Peteet, D.M., Pielke, R.A., Jr., Pierrehumbert, R.T., Rhines, P.B., Stocker, T.F., Talley, L.D., Wallace, J.M. 2003. Abrupt Climate Change. *Science* 299: 2005-2010.
- Berger, A.L. and Loutre, M.F. 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quat. Sc. Rev.* 10: 297–317.
- Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahljensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjornsdottir, A.E., Jouzel, J., Bond, G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364: 218-220.
- EPICA community members 2004. Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. *Nature* 429: 623-628.
- Imbrie, J., Hays, J.D., Martinson, D.G., McIntyre, A., Mix, A.C. 1984. The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine  $d^{18}O$  record. in *Milankovitch and Climate Part I*, edited by A.L. Berger, J. Imbrie, J. Hays, G. Kukla, and B. Saltzman. pp. 269-305, Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- IOC, IHO and BODC 2003. Centenary Edition of the GEBCO Digital Atlas. *Published on CD-ROM on behalf of the Intergovernmental Oceanographic Commission and the International Hydrographic Organization as part of the General Bathymetric Chart of the Oceans*. British Oceanographic Data Centre, Liverpool, United Kingdom.
- Schmiedl, G., Hemleben, C., Keller, J., Segl, M. 1998. Impact of climatic changes on the benthic foraminiferal fauna in the Ionian Sea during the last 330,000 years. *Paleoceanography* 13: 447-458.
- Severinghaus, J.P., Sowers, T., Brook, E.J., Alley, R.B., Bender, M.L. 1998. Timing of abrupt climate change at the end of the Younger Dryas interval from thermally fractionated gases in polar ice. *Nature* 391: 141-146.
- Tzedakis, P.C. 1993. Long-term tree populations in Northwest Greece through multiple Quaternary climatic cycles. *Nature* 364: 437-440.
- Tzedakis, P.C., Hooghiemstra, H., Pälike, H. 2006. The last 1.35 million years at Tenaghi Philippon: revised chronostratigraphy and long-term vegetation trends. *Quat. Sc. Rev.* 25: 3416-3430.
- Tzedakis, P.C., McManus, J.F., Hooghiemstra, H., Oppo, D.W., Wijmstra, T.A. 2003. Comparison of changes in vegetation in northeast Greece with records of climate variability on orbital and suborbital frequencies over the last 450 000 years. *Earth Planet. Sc. Lett.* 212: 197-212.

- Van der Wiel, A.M. and Wijmstra, T.A. 1987a. Palynology of the lower part (78-120 m) of the core Tenaghi Philippon II, Middle Pleistocene of Macedonia, Greece. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 52: 73-88.
- Van der Wiel, A.M. and Wijmstra, T.A. 1987b. Palynology of the 112.8-197.8 m interval of the core Tenaghi Philippon III, Middle Pleistocene of Macedonia, Greece. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 52: 89-117.
- Wijmstra, T.A. 1969. Palynology of the first 30 m of a 120 m deep section in northern Greece. *Acta Bot. Neerland.* 18: 511-527.
- Wijmstra, T.A. and Smit, A. 1976. Palynology of the middle part (30-78 meters) of a 120 m deep section in northern Greece (Macedonia). *Acta Bot. Neerland.* 25: 297-312.
- Wulf, S., Kraml, M., Kuhn, T., Schwarz, M., Inthorn, M., Keller, J., Kuscu, I., Halbach, P. 2002. Marine tephra from the Cape Riva eruption (22 ka) of Santorini in the Sea of Marmara. *Mar. Geol.* 183: 131–141.

**8.7 Publikation 4**

**Massive perturbation in terrestrial ecosystems of the Eastern Mediterranean region associated with the 8.2 kyr climatic event**

submitted to  
**Quaternary Research**

**Massive perturbation in terrestrial ecosystems of the Eastern Mediterranean region associated with the 8.2 kyr climatic event**

Jörg Pross<sup>a,\*</sup>, Ulrich Kotthoff<sup>a</sup>, Ulrich C. Müller<sup>a</sup>, Gerhard Schmiedl<sup>b</sup>, Odile Peyron<sup>c</sup>, Polychronis Tzedakis<sup>d</sup>, Kimon Christanis<sup>e</sup>

<sup>a</sup>Institute of Geosciences, University of Frankfurt, Altenhöferallee 1, 60054 Frankfurt, Germany

<sup>b</sup>Geological-Paleontological Institute, University of Hamburg, Bundesstraße 55, 20146 Hamburg, Germany

<sup>c</sup>Laboratoire de Chrono-Ecologie, University of Franche-Comté, 16 Route de Gray, 25030 Besançon, France

<sup>d</sup>School of Geography, University of Leeds, West Yorkshire LS2 9JT, Great Britain

<sup>e</sup>Department of Geology, University of Patras, GR-265.00 Rio-, Patras, Greece

\* Corresponding author. Tel.: +49 (0)69 798 40181; fax: +49 (0)69 798 40185

*E-mail:* joerg.pross@em.uni-frankfurt.de

**Abstract**

The climatic perturbation at ~8.2 kyr BP, often called the “8k event”, is the strongest short-term climate anomaly within the Holocene. It is generally attributed to a meltwater-induced slowdown of the thermohaline circulation (THC) in the North Atlantic. Model simulations and available proxy data suggest that the associated temperature decline was strongest in the high- to mid-latitudes around the North Atlantic. Based on new high-resolution pollen data from Tenaghi Philippon, NE Greece, we provide evidence for a massive, climate-induced turnover in terrestrial ecosystems of the Aegean region associated with the 8k event. The reconstructed temperature anomaly of  $>-3^{\circ}\text{C}$  significantly exceeds those derived from model simulations and proxy data in more northerly latitudes of Europe, although the latter provide a direct downstream response to a North Atlantic THC slowdown. We attribute this discrepancy to mesoclimatic effects; a stronger influence of the Siberian High during the 8k event may have enhanced the katabatic air flow from the mountain ranges bordering the study site via a larger, longer-persisting snow cover. Our data demonstrate that high-amplitude temperature anomalies connected to the 8k event can also occur in the lower mid-latitudes, which is much farther south than previously thought. Their magnitudes appear strong enough to have seriously affected Neolithic settlers in the northeastern Mediterranean region.

*Keywords:* vegetation change; pollen; Holocene; Neolithic; Tenaghi Philippon; Greece

## 1 Introduction

The climatic perturbation at ~8.2 kyr BP is arguably the strongest and best-studied example of natural rapid climate change within the Holocene. It comprises a large, abrupt climate anomaly that is superimposed on a less pronounced, multi-century anomaly of the same sign (Alley and Ágústsdóttir, 2005; Rohling and Pälike, 2005). The abrupt anomaly is generally explained through the catastrophic drainage of ice-dammed Laurentide lakes into the North Atlantic, with the resulting surface-water freshening causing a transient THC slowdown (Barber et al., 1999; Ellison et al., 2006). Available proxy data and model simulations suggest that it is most strongly expressed around the North Atlantic where colder, drier and partially more windy conditions are registered. However, the spatial extent, character and magnitude of climate change connected to the 8k event outside the circum-North-Atlantic region remain insufficiently constrained, and there is a particular need for high-resolution proxy records from the low- to mid-latitudes (Rohling and Pälike, 2005). Such information is also instrumental for model simulations of North Atlantic freshening in a greenhouse future (Schmidt and LeGrande, 2005).

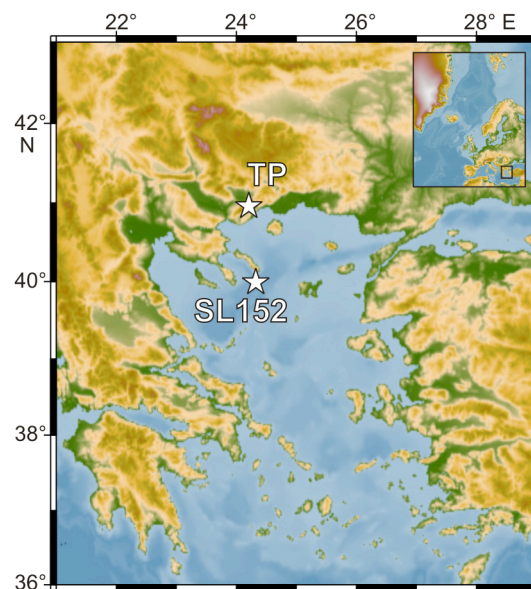


Fig. 1. Map of the Aegean region with locations of Tenaghi Philippon and marine core SL152.

The eastern Mediterranean region is particularly sensitive to rapid climate change due to its intermittent position with regard to the higher-latitude (e.g., North Atlantic) and lower-latitude (e.g., monsoonally influenced) climate systems. It also harbors a rich record of late prehistoric to early historic cultures. The vulnerability of these early civilizations to climatic forcing during the Holocene is well documented for the rapid climate deteriorations at 4.2 kyr



BP and 5.2 kyr BP that caused the collapses of the Akkadian (Weiss et al., 1993; Cullen et al., 2000) and Late Uruk/early Ninevite 5 (Weiss, 2003) empires, respectively. Markedly less information is available on climate forcing on socio-cultural processes during the early Holocene, which appears to be largely due to the scarcity of sufficiently resolved terrestrial climate proxy data.

In light of the above, we have performed a decadal-scale-resolution study of terrestrial palynomorphs across the interval covering the 8k event in a new core from the classical site of Tenaghi Philippon, NE Greece (Wijmstra, 1969). To assess temperature and precipitation changes, we have derived qualitative and quantitative information from the evaluation of palynological parameters and numerical pollen-based climate reconstructions, respectively.

### **2 Regional setting**

The new core from Tenaghi Philippon (40°58.40'N, 24°13.42'E; 40 m above sea level) was recovered from the Drama Basin, eastern Macedonia, Greece (Fig. 1). Located within the southern foothills of the Rila-Rhodopes Range, which covers most of southern Bulgaria and northeastern Greece, the Drama Basin formed as one of numerous intramontane basins and grabens in that region as a result of Miocene to present extensional tectonics. It is closely bounded by the Phalakron Range (2232 m) to the north, the Menikion (1266 m) and Pangaion (1956 m) Ranges to the west and southwest, and the Lekani Mountain (1150 m) to the east. In the south, the Symvolon Range (477 m) separates the basin from the northern Aegean Sea. The basin has constituted a limnic to telmatic setting throughout the Middle and Late Quaternary (Wijmstra et al., 1990). Much of the sediment that accumulated during this time consists of peat, including the core interval presented here.

### **3 Age control and sample analysis**

The age control for the Tenaghi Philippon core is based on the correlation of key events in the pollen record with corresponding features in the well-dated marine core SL152 from the Mount Athos basin, northern Aegean Sea (Figs. 1, 2; Kotthoff et al., *subm.*). This approach allows us to circumvent both (1) the scarcity of high-quality radiocarbon-datable material in the core and (2) age inconsistencies resulting from the radiocarbon dating of limnic material, which is prone to hardwater effects. The resulting age-depth curve shows that the selected tie points yield highly consistent ages (Fig. 3). Differences in sedimentation rates across the interval presented here are minor, thus justifying linear interpolation between the age control points.

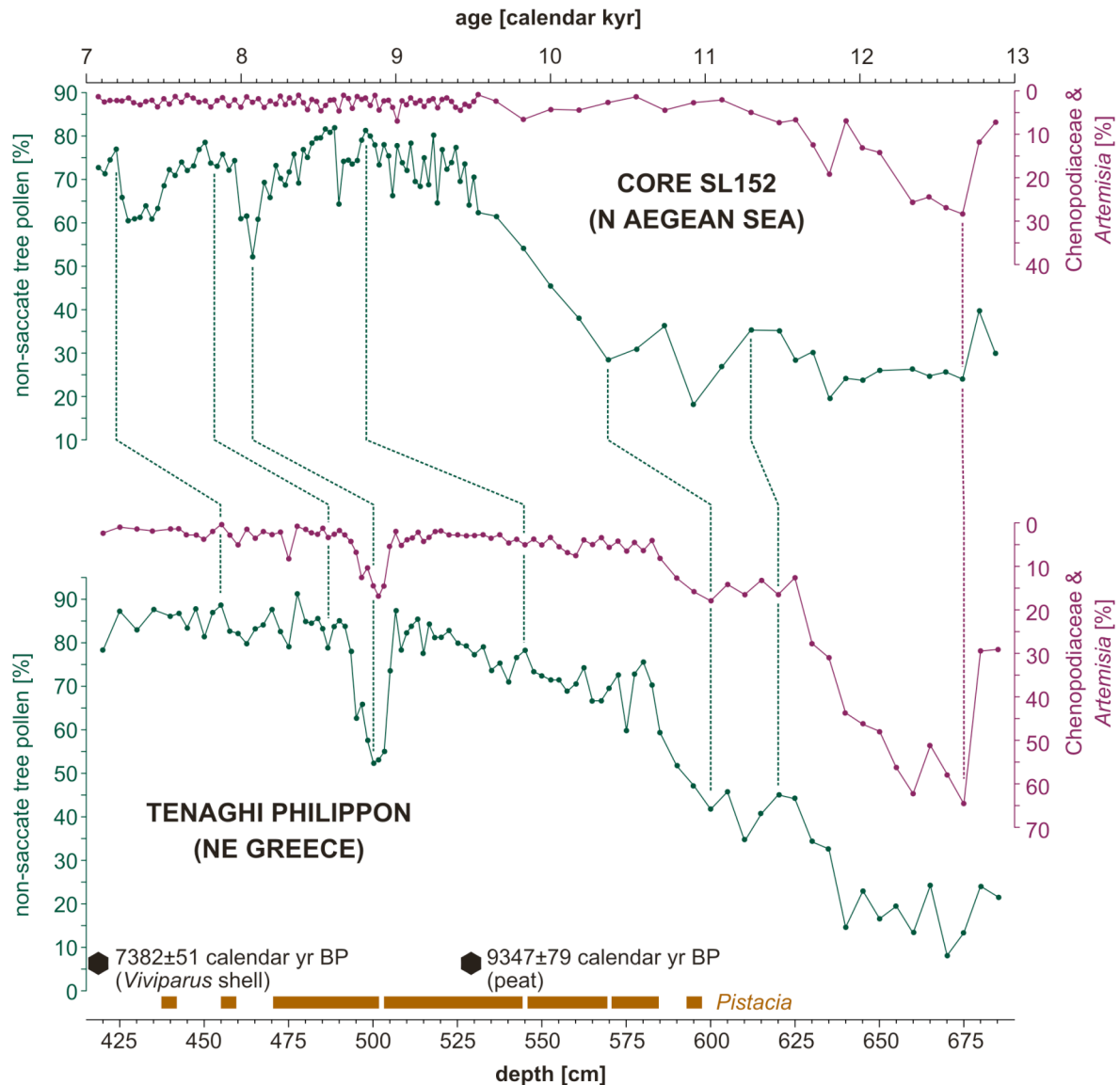


Fig. 2. Correlation of arboreal and herb pollen curves from Tenaghi Philippon with the respective curves in the marine,  $^{14}\text{C}$ -dated core SL152 (Kotthoff et al., subm.). For consistency with other records presented, axes for herb pollen percentages are printed in reverse. Also shown are the occurrence of *Pistacia* and  $^{14}\text{C}$  dates for Tenaghi Philippon. The presence of *Pistacia* is biostratigraphically diagnostic (Rossignol-Strick, 1995) and corroborates an Early Holocene age for the interval studied in high resolution. Although being too old due to hard-water effects, the  $^{14}\text{C}$  dates further support this age.

Ninety samples from the Tenaghi Philippon core were studied in  $\sim 30$  yr intervals from  $\sim 8.4$  to  $\sim 7.8$  kyr BP,  $\sim 60$  yr from  $\sim 8.85$  to  $\sim 7.75$  kyr BP, and  $\sim 120$  yr from other parts of the core. Pollen and spores were counted to at least 250 identified arboreal pollen grains per sample. Mean winter ( $T_{\text{DJF}}$ ) and summer temperatures ( $T_{\text{JJA}}$ ), and annual precipitation ( $P_{\text{ann}}$ ) were calculated from the pollen data using the Modern Analogue Technique (MAT; Guiot, 1990) and further constrained by a standardized biomization procedure (Guiot et al., 1993). The

modern-analogue dataset used comprises 3530 modern pollen spectra from Eurasia and northern Africa. The ten modern assemblages with smallest chord distances were used in the reconstructions (Peyron et al., 2005).

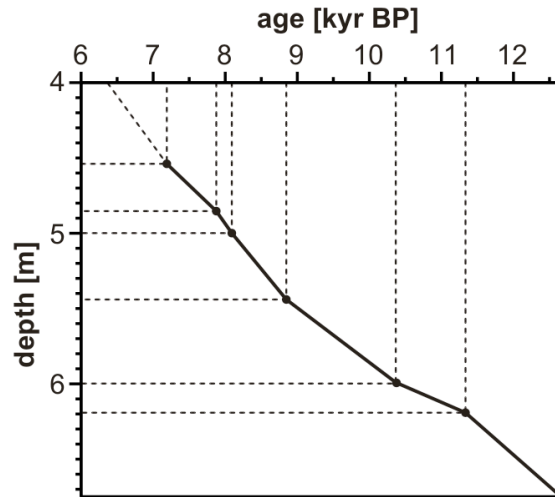


Fig. 3. Chronology of the Tenaghi Philippon record based on the correlation of prominent features in the arboreal and herb pollen percentages with respective features in the marine,  $^{14}\text{C}$ -dated core SL152 from the northern Aegean Sea (Kotthoff et al., subm.). See Fig. 2 for age control points.

## 4 Results and discussion

### 4.1 Climatically induced vegetation change

During the early Holocene (between  $\sim 9$  and  $\sim 7$  kyr), the Tenaghi Philippon area was characterized by relatively humid, mild winters and warm, dry summers. This climate supported the growth of broad-leaved, oak-dominated forests (Fig. 4). The abundance of evergreen *Quercus* suggests a mean winter temperature of  $\geq 3^\circ\text{C}$  (Barbero et al., 1992), which agrees with the  $T_{\text{DJF}}$  reconstruction (Fig. 5B).

Shortly after 8.2 kyrs, the percentage of broad-leaved arboreal pollen declined from 87% to 52% (Fig. 4). This partial deforestation occurred within less than 100 yrs and was predominantly at the expense of temperate, thermophilous broad-leaved trees such as evergreen *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus/Zelkova*, and *Tilia*; low-temperature-adapted arboreal taxa (*Betula*, *Pinus*), steppe elements (*Artemisia*, Chenopodiaceae, *Ephedra*), Cyperaceae and Gramineae strongly increased. This pattern implies a massive climatic perturbation, with the near-disappearance of evergreen *Quercus* suggesting a deterioration in winter temperatures, including the occurrence of frosts. Support for this view comes from the MAT reconstructions, which suggest a  $T_{\text{DJF}}$  drop of  $\sim 3^\circ\text{C}$  (Fig. 5B). The apparent contradiction that *Pistacia*, often considered to indicate largely frost-free winters (Rossignol-Strick, 1995), was little affected by the perturbation is explained by the fact that *Pistacia* pollen in the study area is mainly from the deciduous, frost-tolerant taxon *P. terebinthus* (Wijmstra, 1969). The

deforestation is accompanied by a  $P_{\text{ann}}$  decrease from ~800 to ~700 mm/yr (Fig. 5B). Because deciduous *Quercus*, which is sensitive to summer drought, was little affected, the  $P_{\text{ann}}$  decrease was probably biased towards the colder seasons.

The subsequent recovery of broad-leaved trees was accompanied by a reduction in steppe taxa, Gramineae and Cyperaceae, but slightly pre-dated by the increase of total tree pollen (Figs. 4, 5). The latter pattern reflects the rapid spread of climatically robust conifers before the slower re-colonization by *Quercus*-dominated woodlands. Subsequent to the recovery, the vegetation attained a composition similar to that preceding the perturbation. It is only after ~7.8 kyr that changes in the broad-leaved vegetation as well as in the precipitation and temperature reconstructions began to emerge again, testifying to a continued, albeit less pronounced ecosystem variability during the early Holocene.

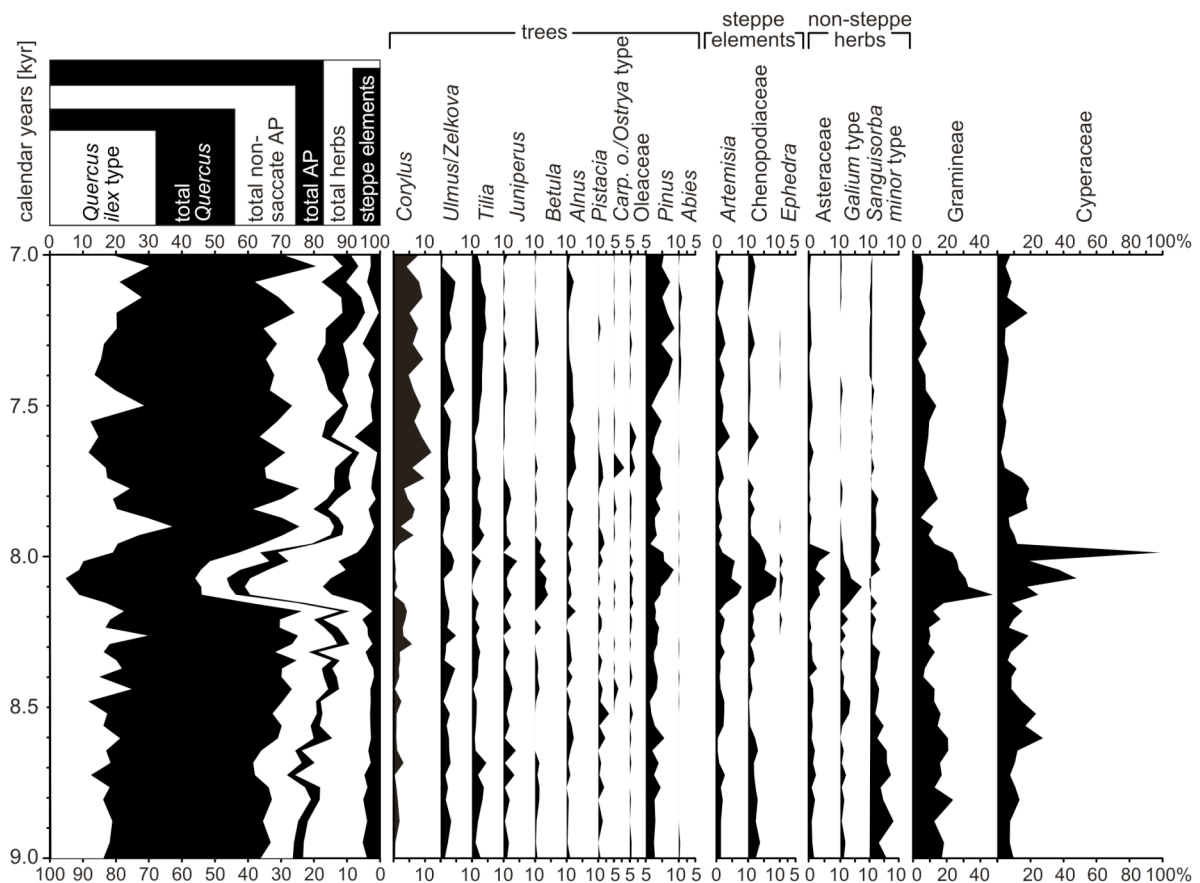


Fig. 4. Distribution of selected pollen taxa in the Tenaghi Philippon core. Steppe elements comprise *Ephedra*, *Artemisia* and *Chenopodiaceae*. *Artemisia*, *Centaurea* and *Cichorioideae* are excluded from the *Asteraceae* curve. Percentages were calculated from the sums of tree, steppe-element and non-steppe herb pollen. Pollen counts and a full list of taxa are available through the Pangaea database ([www.pangaea.de](http://www.pangaea.de)).

#### 4.2 Chronology of the perturbation

Based on our age model, the broad-leaved tree pollen percentages and the  $T_{JJA}$  and  $T_{DJF}$  values reach their minima around 8.1 kyr. Slightly earlier minima are documented in the steppe element and  $P_{ann}$  curves (Figs. 5A, B). The onset of the perturbation is consistently documented in the tree and steppe element curves as well as in the  $T_{DJF}$  and  $P_{ann}$  shortly after 8.2 kyr BP. Values typical for the pre-perturbation interval are re-attained in the above proxies and also in the  $T_{JJA}$  shortly after 8.0 kyr BP, suggesting that the perturbation lasted for ~200 yr. These age constraints are consistent with annually layered vegetation records from more northerly latitudes in Europe and information from Greenland ice cores. In Central Europe, the vegetation setback associated with the 8k event peaks at  $8175 \pm 45$  yrs; depending on the pollen taxa evaluated, its duration is on the order of 200 to 300 yr (Tinner and Lotter, 2001). Between 8.2 and 8.0 kyr, tree-ring widths are extraordinarily low (Spurk et al., 2002). For eastern Europe, vegetation data suggest a distinct cooling between 8.4 and 8.08 kyr BP, with coldest conditions between 8.25 and 8.15 kyr BP (Veski et al., 2004).

As depicted in Fig. 5, the tree-pollen percentages at Tenaghi Philippon (plotted on our marine-based age scale) show a close temporal and structural correspondence with the  $d^{18}O$  signal in Greenland ice cores (plotted on the GRIP age scale) where the 8k event was first identified (Alley et al., 1997). Besides providing additional support for the chronology of the Tenaghi Philippon core, this correlation testifies to the close coupling between North Atlantic climate forcing and vegetation dynamics in the Aegean region during the early Holocene.

#### 4.3 Comparison with model simulations and Aegean Sea proxy data

Temperature and precipitation anomalies during the 8k event are commonly explained by large-scale changes in the atmospheric circulation pattern resulting from a THC slowdown in the North Atlantic: a THC slowdown results in increased sea-ice coverage of the Nordic Seas, which reduces the penetration of mild and humid Atlantic air masses into Europe. This allows an expansion of the Eurasian/Siberian High, ultimately resulting in colder, drier winters and springs (Renssen et al., 2002; Vellinga and Wood, 2002). Southward outbreaks from the Siberian High during the winter and spring play a decisive role in the climate of the Eastern Mediterranean region (Saaroni et al., 1996), thereby also affecting the Tenaghi Philippon site.

Available model-data comparisons for the 8k event are generally in good agreement for a number of climate parameters, including annual precipitation as well as summer and winter temperatures (Wiersma and Renssen, 2006). The pollen-based precipitation and temperature anomalies reconstructed for the 8k event at Tenaghi Philippon show the same trends as the modeling results. The reconstructed  $P_{ann}$  decline (~100 mm/yr; Fig. 5B) compares favorably with the model predictions for the Aegean region (50 to 100 mm/yr) of Renssen et al. (2002). The reconstructed temperature declines, however, are significantly

higher than those derived through the simulations; the  $T_{DJF}$  and  $T_{JJA}$  anomalies at Tenaghi Philippon are  $>-3^{\circ}\text{C}$  (Fig. 5B), whereas model-inferred anomalies for the Aegean region do not exceed  $-1^{\circ}\text{C}$  (Renssen et al., 2002). Moreover, the temperature anomalies at Tenaghi Philippon are much stronger than those derived from proxy data in more northerly settings in Europe, which themselves are in good agreement with model simulations (Wiersma and Renssen, 2006). It is unlikely that this discrepancy results from limitations in the MAT technique used. Firstly, the massive vegetation turnover at Tenaghi Philippon unequivocally suggests a severe climatic deterioration; in fact, due to its magnitude it was attributed to the Younger Dryas (YD) in the pioneering study of Wijmstra (1969). Secondly, near-identical temperature reconstruction methods applied to other pollen records from the 8k event (Magny et al., 2003; Veski et al., 2004; Kotthoff et al., *subm.*) have yielded results that are compatible with those from model simulations. We therefore conclude that the strong temperature anomaly at Tenaghi Philippon is real. It may be best explained by an amplification of the original signal through topographically induced mesoclimatic conditions that are not resolved in model simulations due to their limited horizontal and altitudinal resolution. The Drama Basin is narrowly bounded by mountain ranges with altitudes of up to 2200 m, and the katabatic flow of cold air from these mountains into the basin has the potential for substantial cooling. During the 8k event, this effect may have been particularly strong. An increased influence of the Siberian High probably resulted in a larger and longer-persisting snow cover in the surrounding mountains, which increased both the intensity and duration of cold-air flow into the basin. This scenario is corroborated through the model-data comparison of temperatures during the YD: For 12 kyr BP, model-derived  $T_{DJF}$  and  $T_{JJA}$  values for NE Greece are  $\sim 0^{\circ}$  and  $\sim 25^{\circ}\text{C}$  (Renssen et al., 2001), whereas pollen-based reconstructions for Tenaghi Philippon yield values on the order of  $-5^{\circ}$  and  $15^{\circ}\text{C}$ , respectively (Kotthoff et al., *subm.*). Hence, the model-data offsets show the same trends as during the 8k event. The fact that the offset is even more pronounced is explained by the stronger overall cooling during the YD.

The cooling at Tenaghi Philippon during the 8k event is also much stronger than suggested by vegetation data that represent coastal settings of the Aegean Sea. A pollen-based  $T_{DJF}$  reconstruction from marine core SL 152 in the northern Aegean Sea suggests an anomaly of  $\sim -1^{\circ}\text{C}$  (Kotthoff et al., *subm.*); this is consistent with the modeling results of Renssen et al. (2002) and also compares favorably with the Aegean Sea winter SST variability as qualitatively inferred by Rohling et al. (2002). Hence, the mesoclimatic conditions in the intramontane Drama Basin appear to have been particularly sensitive to the influence of cold spells, whereas the influence of these cold spells was markedly lower in coastal environments of the Aegean region. Topography-induced mesoclimatic conditions similar to those inferred for the Drama Basin may also have developed in other, comparable settings in northeastern Greece. Extensional tectonics during the Late Neogene resulted in numerous intramontane basins and grabens bound by high-angle normal faults in the Rila-Rhodopes Range (e.g., Vamvakaris et al., 2006). Hence, we speculate that a pronounced temperature gradient developed between low-altitude settings within the Rila-Rhodopes

Range and coastal settings of the northern Aegean Sea during the 8k event, with markedly less pronounced cooling at the coast.

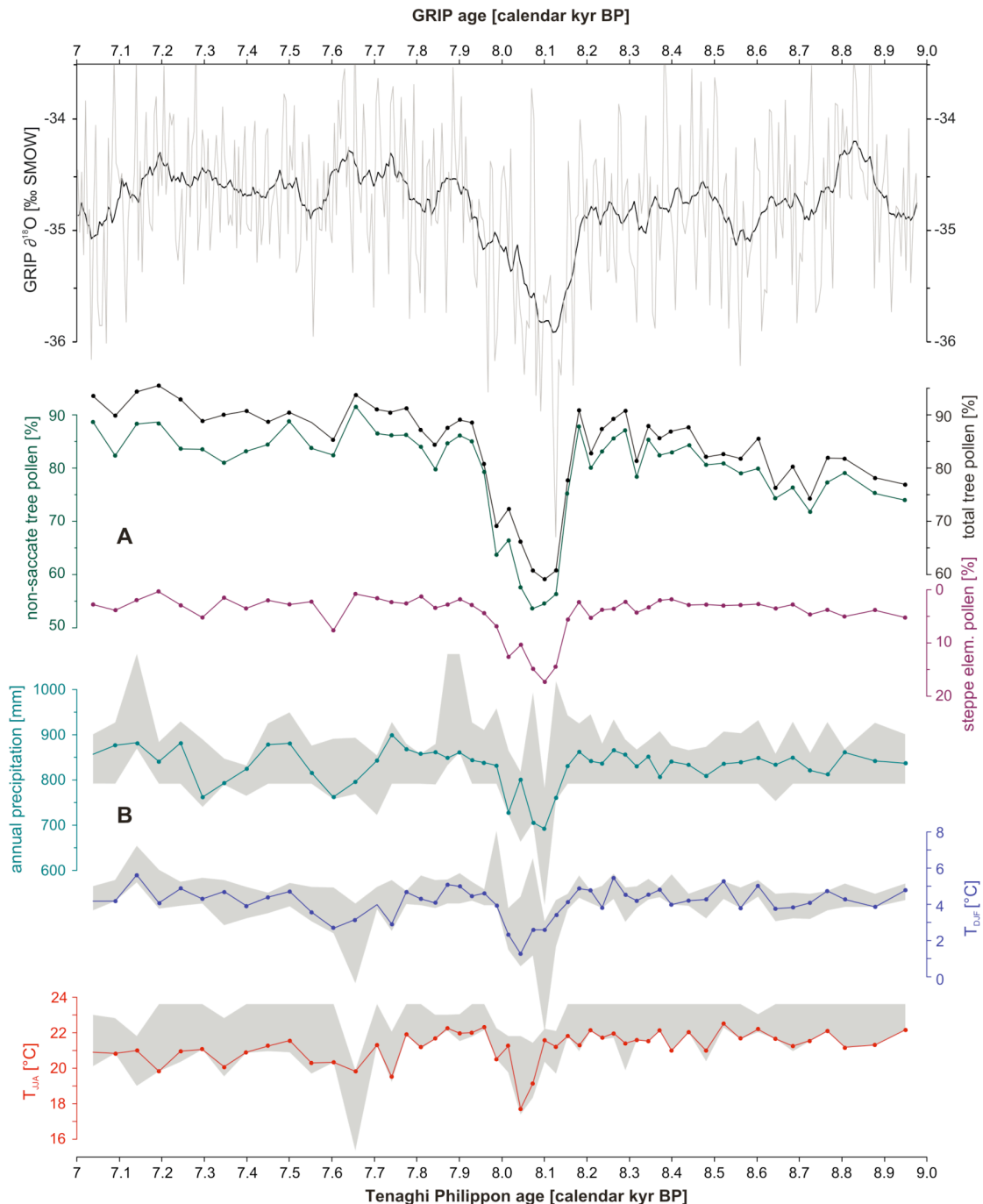


Fig. 5. Tree- and steppe-pollen percentages (A), and pollen-based temperature and precipitation reconstructions (B) from Tenaghi Philippon, plotted on the time scale developed in Fig. 2. Steppe pollen include *Ephedra*, *Artemisia* and *Chenopodiaceae*. The percentage axis for steppe elements is printed in reverse for consistency with other records presented. Shaded intervals in (B) indicate variability among the climates represented by the 10 closest modern analogues used relative to the mean value. Top panel shows  $\delta^{18}\text{O}$  curve (black line: 15-point running average) from the GRIP ice core, plotted on the GRIP time scale.

### **4.4 Climatic impact on Neolithic cultures**

The 8k event has repeatedly been connected with a restructuring of prehistoric communities in the Middle East, notably in the Levant and northern Mesopotamia (e.g., Weiss and Bradley, 2001; Staubwasser and Weiss, 2006). In the northeastern Mediterranean region, the period between ~9 and ~8 kyr is characterized by a fundamental sociocultural reorganization, including the expansion of farming into southeastern Europe (Turney and Brown, 2007). The scarcity of sufficiently resolved terrestrial climate proxy data from that region has, however, precluded insights into causal relationships between these processes and climatic forcing. It has recently been hypothesized that particularly dry conditions during the 8k event caused rapid population movements and the transient abandonment of settlements in Central Anatolia, ultimately propagating the Neolithization in southeastern Europe. Evidence for such a re-organization comes from the highly consistent radiocarbon datings of archeological remains from floodplains bordering the northeastern Aegean Sea; they indicate the establishment of Neolithic settlements coeval with the onset of the 8k event (Weninger et al., 2006).

Our new climate data both support and allow us to refine this scenario. They demonstrate that climatic forcing during the 8k event in the northeastern Mediterranean region was strong enough to massively affect socioeconomic structures. In contrast to Central Anatolia, our data show drought did not limit agriculture in the northern borderlands of the Aegean Sea. Instead, temperature seems to be responsible for controlling the establishment of settlements. In light of our data, the temperature anomaly was felt more strongly in low-altitude settings within the mountainous hinterland than at the coast. It hence appears that the climatic forcing associated with the 8k event did not only lead to a large-scale socioeconomic restructuring across the northeastern Mediterranean region, but also affected regional-scale population patterns within the northern borderlands of the Aegean Sea.

### **5 Concluding remarks**

Our findings document that climatic forcing associated with the 8k event could massively disturb terrestrial ecosystems in the lower mid-latitudes, which is much farther south than previously thought. Its magnitude appears strong enough to have seriously disrupted early civilizations in the northeastern Mediterranean region. The temperature decline in the intramontane, low-elevation setting of Tenaghi Philippon was markedly stronger than along the northern Aegean Sea, suggesting a regionally highly variable response to climatic forcing. It also strongly exceeds the anomaly as derived from available climate model simulations; we attribute this mismatch to a topography-induced, mesoscale amplification of the temperature anomaly at Tenaghi Philippon, which is below the spatial resolution of existing model simulations. Our results underscore the necessity for regional-scale modeling,



with enhanced spatial and orographic resolution, in order to better understand the environmental impact associated with the 8k climatic event.

### Acknowledgments

This study was supported by the German Research Foundation (grant Pr 651/3).

### References cited

- Alley, R.B., Mayewski, P.A., Sowers, T., Stuiver, M., Taylor, K.C., Clark, P.U., 1997. Holocene climatic instability: a prominent, widespread event 8200 years ago. *Geology* 25, 483-486.
- Alley, R.B., Ágústsdóttir, A.M., 2005. The 8k event: cause and consequences of a major Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews* 24, 1123-1149.
- Barber, D.C., Dyke, A., Hillaire-Marcel, C., Jennings, A.E., Andrews, J.T., Kerwin, M.W., Bilodeau, G., McNeely, R., Southon, J., Morehead, M.D., Gagnon, J.M., 1999. Forcing of the cold event of 8,200 years ago by catastrophic drainage of Laurentide lakes. *Nature* 400, 344-348.
- Barbero, M., Loisel, R., Quézel, P., 1992. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-100, 19-34.
- Cullen, H.M., deMenocal, P.B., Hemming, S., Hemming, G., Brown, F.H., Guilderson, T., Sirocko, F., 2000. Climate change and the collapse of the Akkadian empire: evidence from the deep sea. *Geology* 28, 379-382.
- Ellison, C.R.W., Chapman, M.R., Hall, I.R., 2006. Surface and deep ocean interactions during the cold climate event 8200 years ago. *Science* 312, 1929-1932.
- Guiot, J., 1990. Methodology of palaeoclimatic reconstruction from pollen in France: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 80, 49-69.
- Guiot, J., de Beaulieu, J.L., Cheddadi, R., David, F., Ponel, P., Reille, M., 1993. The climate in Western Europe during the last Glacial/Interglacial cycle derived from pollen and insect remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 103, 73– 93.
- Kotthoff, U., Pross, J., Müller, U.C., Peyron, O., Schmiedl, G., Schulz, H., Bordon, A., subm.. Climate dynamics in the borderlands of the Aegean Sea during formation of Sapropel S1 deduced from a marine pollen record. *Quaternary Science Reviews*.
- Magny, M., Bégeot, C., Guiot, J., Peyron, O., 2003. Contrasting patterns of hydrological changes in Europe in response to Holocene climate cooling phases. *Quaternary Science Reviews* 22, 1589-1596.
- Peyron, O., Bégeot, C., Brewer, S., Heiri, O., Magny, M., Millet, L., Ruffaldi, P., Van Campo, E., Yu, G., 2005. Late-Glacial climatic changes in Eastern France (Lake Lautrey) from pollen, lake-levels and chironomids. *Quaternary Research* 64, 197-211.
- Renssen, H., Isarin, R.F.B., Jacob, D., Podzun, R., Vandenberghe, J., 2001. Simulation of the Younger Dryas climate in Europe using a regional climate model nested in an AGCM: preliminary results. *Global and Planetary Change* 30, 41-57.
- Renssen, H., Goosse, H., Fichet, T., 2002. Modeling the effect of freshwater pulses on the early Holocene climate: The influence of high-frequency variability. *Paleoceanography* 17, doi: 10.1029/2001PA000649.
- Rohling, E.J., Mayewski, P.A., Abu-Zied, R.H., Casford, J.S.L., Hayes, A., 2002. Holocene

- atmosphere-ocean interactions: records from Greenland and the Aegean Sea. *Climate Dynamics* 18, 587-593.
- Rohling, E.J., Pälike, H., 2005. Centennial-scale climate cooling with a sudden cold event around 8,200 years ago. *Nature* 434, 975-979.
- Rosignol-Strick, M., 1995. Sea-land correlation of pollen records in the Eastern Mediterranean for the Glacial-Interglacial transition: Biostratigraphy versus radiometric time-scale. *Quaternary Science Reviews* 14, 893-915.
- Saaroni, H., Bitan, A., Alpert, P., Ziv, B., 1996. Continental polar outbreaks into the Levant and Eastern Mediterranean. *International Journal of Climatology* 16, 1175-1191.
- Schmidt, G.A., LeGrande, A.N., 2005. The Goldilocks abrupt climate change event. *Quaternary Science Reviews* 24, 1109-1110.
- Spurk, M., Leuschner, H.H., Baillie, M.G.L., Briffa, K.R., Friedrich, M., 2002. Depositional frequency of German subfossil oaks: climatically and non-climatically induced fluctuations in the Holocene. *The Holocene* 12, 707-715.
- Tinner, W., Lotter, A.F., 2001. Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology* 29, 551-554.
- Turney, C.S.M., Brown, H., 2007. Catastrophic early Holocene sea level rise, human migration and the Neolithic transition in Europe. *Quaternary Science Reviews*, doi: 10.1016/j.quascirev.2007.07.003.
- Vamvakaris, D.A., Papazachos, C.B., Karagianni, E.E., Scordilis, E.M., Hatzidimitiou, P.M., 2006. Small-scale spatial variation of the stress field in the back-arc Aegean area: Results from the seismotectonic study of the broader area of Mygdonia basin (N. Greece). *Tectonophysics* 417, 249-267.
- Vellinga, M., Wood, R.A., 2002. Global climatic impacts of a collapse of the Atlantic thermohaline circulation. *Climatic Change* 54, 251-267.
- Veski, S., Seppä, H., Ojala, A.E.K., 2004. Cold event at 8200 yr B.P. recorded in annually laminated lake sediments in eastern Europe. *Geology* 32, 681-684.
- Weiss, H., 2003. Ninevite 5 periods and processes, *in* Rova, E. and Weiss, H., eds., *The origins of North Mesopotamian civilization: Subartu IX, Brepols*, p. 593-624.
- Weiss, H., Bradley, R.S., 2001. What drives societal collapse? *Science* 291, 609-610.
- Weiss, H., Courty, M.-A., Wetterstrom, W., Guichard, F., Senior, L., Meadow, R., Curnow, A., 1993. The genesis and collapse of third millennium North Mesopotamian civilization. *Science* 261, 995-1004.
- Weninger, B., Alram-Stern, E., Bauer, E., Clare, L., Danzeglocke, U., Joris, O., Kubatzki, C., Gary, R.F., Todorova, H., van Andel, T., 2006. Climate forcing due to the 8200 cal yr BP event observed at Early Neolithic sites in the Eastern Mediterranean. *Quaternary Research* 66, 401-420.
- Wiersma, A.P., Renssen, H., 2006. Model-data comparison for the 8.2 ka BP event: confirmation of a forcing mechanism by catastrophic drainage of Laurentide lakes. *Quaternary Science Reviews* 25, 63-88.
- Wijmstra, T.A., 1969. Palynology of the first 30 meters of a 120 m deep section in northern Greece. *Acta Botanica Neerlandica* 18, 511-528.
- Wijmstra, T.A., Young, R., Witte, H.J.L., 1990. An evaluation of the climatic conditions during the Late Quaternary in northern Greece by means of multivariate analysis of palynological data and comparison with recent phytosociological and climatic data. *Geologie en Mijnbouw*

**8.8 Publikation 5**

**Die Anwendung organischwandiger Dinoflagellatenzysten zur  
Rekonstruktion von Paläoumwelt, Paläoklima und Paläozeanographie:  
Möglichkeiten und Grenzen**

2004

**Paläontologische Zeitschrift**

**Die Anwendung organischwandiger Dinoflagellatenzysten zur Rekonstruktion von Paläoumwelt, Paläoklima und Paläozeanographie: Möglichkeiten und Grenzen**

(Organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental, paleoclimatic, and paleoceanographic indicators: Potential and limits)

Jörg Pross, TÜBINGEN, Ulrich Kotthoff, TÜBINGEN & Karin A.F. Zonneveld, BREMEN

mit 17 Abbildungen

Anschrift der Verfasser: JÖRG PROSS; Institut für Geowissenschaften; Universität Tübingen, Sigwartstr. 10, D-72076 Tübingen; e-mail <[joerg.pross@uni-tuebingen.de](mailto:joerg.pross@uni-tuebingen.de)>; gegenwärtige Adresse: Laboratory of Palaeobotany and Palynology, Dept. Geobiology, Universiteit Utrecht, Budapestlaan 4, NL-3584 CD Utrecht, Niederlande - KARIN A.F. ZONNEVELD, Fachbereich 5 - Geowissenschaften, Postfach 330440, D-28334 Bremen; e-mail <[zonnev@uni-bremen.de](mailto:zonnev@uni-bremen.de)>

**Kurzfassung:** Organischwandige Dinoflagellatenzysten (Dinozysten) aus marinen Sedimenten werden in den vergangenen zwei Jahrzehnten zunehmend als Indikatoren der Paläoumweltbedingungen, des Paläoklimas und der Paläozeanographie des jüngeren Mesozoikums und Känozoikums genutzt. Da Dinozysten lösungsresistent sind und in fast allen aquatischen Lebensräumen vorkommen, liefern die aus ihnen abgeleiteten Signale eine wertvolle Ergänzung zu den Signalen kalkiger und kieseliger Mikrofossilgruppen wie Foraminiferen, kalkigem Nannoplankton, Diatomeen und Radiolarien. Zum Teil geht die Aussagekraft von Dinozysten zur Paläoumwelt-Rekonstruktion sogar über diejenige kalkiger und kieseliger Mikrofossilien hinaus.

Der vorliegende Beitrag gibt einen Überblick über den gegenwärtigen Wissensstand zur Paläoökologie von Dinozysten. Er diskutiert das Potenzial von Dinozysten zur Rekonstruktion von Produktivität, Temperatur und Salzgehalt in der oberen Wassersäule, zur Verwendung in der Sequenzstratigraphie sowie zur Rekonstruktion der Sauerstoffversorgung im Boden- und Porenwasser mariner Lebensräume und in der Wassersäule epikontinentaler Flachmeere.

Schlüsselwörter: Palynologie, Dinoflagellata, Paläoökologie, Paläoklima, Mesozoikum, Känozoikum

**Abstract:** Over the past two decades, organic-walled dinoflagellate cysts (dinocysts) have been increasingly used as paleoenvironmental and paleoclimatic indicators in marine sediments from the Mesozoic and Cenozoic. Because dinocysts are acid-resistant and

abundant in nearly all aquatic settings, the dinocyst-based environmental and paleoclimatic information is complementary to the data derived from calcareous and siliceous microfossil groups such as foraminifera, calcareous nannoplankton, diatoms, and radiolaria. In some cases, the environmental information of dinocysts even exceeds that of calcareous and siliceous microfossils.

The present contribution provides an outline of the present-day knowledge on dinocyst paleoecology. It reviews the potential of dinocysts for the reconstruction of sea-surface productivity, temperature, and salinity as well as their application in sequence stratigraphy. Finally, it evaluates the applicability of dinocysts in reconstructing the paleo-oxygenation in the bottom and pore waters of marine environments and in the lower water column of epeiric seas.

Keywords: Palynology, Dinoflagellata, paleoecology, paleoclimate, Mesozoic, Cenozoic

### **Einleitung**

Meso- und känozoische Sedimente enthalten ein breites Spektrum mariner organischwandiger Mikrofossilien verschiedener biologischer Affinität wie Dinoflagellatenzysten, Prasinophyceen, Acritarchen, Pilzhyphen und -sporen, Innenauskleidungen von Foraminiferengehäusen, Copepodeneier und Scleractinien. Auch wenn jede dieser Gruppen - mit unterschiedlichem Erfolg - zur Rekonstruktion der Paläo-Umweltbedingungen herangezogen wurde, haben doch Dinoflagellatenzysten (Dinozysten) in dieser Hinsicht die meiste Beachtung erfahren. Ein Grund dafür ist die wichtige Rolle von Dinoflagellaten in rezenten Ökosystemen. Zusammen mit den Diatomeen und Coccolithophoriden gehören sie zu den wichtigsten Primärproduzenten der Ozeane und spielen dadurch eine wichtige Rolle im globalen Kohlenstoff-Kreislauf (BRASIER 1995). Auch für die Entwicklung von Riffsystemen haben Dinoflagellaten eine große Bedeutung. Der ökologische Erfolg der Scleractinier seit der Trias geht wahrscheinlich auf die Symbiose zwischen Korallen und phototrophen Dinoflagellaten zurück; erst diese Symbiose ermöglicht die Existenz heutiger Korallenriffe in nährstoffarmen Lebensräumen (HECKEL 1974, TRENCH 1987).

Das Interesse an Dinoflagellaten hat auch ökonomische Ursachen. Die Bildung mariner Algenblüten wie etwa "red tides", bei denen es zur explosionsartigen Vermehrung einzelner Dinoflagellatenarten kommt, kann besonders in den Nachtstunden und während des Phytoplankton-Zerfalls zu einer für viele Biota lethalen Sauerstoffarmut in der Wassersäule führen. Die Algenblüten mit den stärksten wirtschaftlichen Konsequenzen gehen auf toxische Dinoflagellaten zurück. Neben einer Unterbrechung der marinen Nahrungsketten können diese Blüten beim Menschen nach dem Verzehr belasteter Fischereiprodukte zu oftmals tödlich endenden Krankheiten wie "paralytic shellfish poisoning" führen. Weltweit werden jährlich rund 2000 durch Dinoflagellatenblüten

verursachte Fälle von Fischvergiftungen bekannt, von denen etwa 300 einen tödlichen Ausgang haben. Die durch Dinoflagellatenblüten verursachten Schäden erreichen alleine für die Fischereibetriebe Asiens etwa 500 Millionen US-\$ pro Jahr (HALLEGRAEFF 1993). Zahlen aus Kanada zeigen, dass dort jede Dinoflagellatenblüte, die zum Ausbruch von "paralytic shellfish poisoning" führte, für die Fischereiindustrie mittlere Verluste von rund 4 Millionen CAN-\$ zur Folge hatte (TAYLOR 1993). Die hohe ökonomische Relevanz der Blüten wie auch die Zunahme der Blüten über die vergangenen 50 Jahre als Folge von Klimawandel und anthropogener Verschmutzung resultierte in einer starken Forschungstätigkeit mit dem Ziel, geeignete Gegenmaßnahmen zu entwickeln (z.B. TAYLOR & SELIGER 1979, HALLEGRAEFF 1993, MUDIE et al. 2002).

Während der vergangenen vier Jahrzehnte wurde die Bedeutung von Dinoflagellaten auch zunehmend in der Ölindustrie erkannt. In der Exploration haben sich organischwandige Dinozysten mittlerweile als effektives biostratigraphisches Werkzeug etabliert (z.B. POWELL 1992; STOVER et al. 1996). Sie sind relativ lösungsresistent und auch in flach- und randmarinen Ablagerungsräumen, wo kalkiges Nannoplankton und planktische Foraminiferen oft fehlen, weit verbreitet. Dementsprechend erlauben sie in manchen Ablagerungsräumen wie etwa dem Paläogen der Nordsee eine höhere biostratigraphische Auflösung als planktische Foraminiferen (z.B. GRADSTEIN et al. 1992). Darüber hinaus sind Dinoflagellaten durch das Einlagern von Lipiden (BOLD 1973; HORNER 1985) wichtige Komponenten von Erdölmuttergesteinen (AYRES et al. 1982).

Der vorliegende Beitrag will einen Überblick über den gegenwärtigen Stand des Wissens zur Verwendung organischwandiger Dinozysten des Käno- und Mesozoikums in der Rekonstruktion von Paläoumwelt, Paläoklima und Paläozeanographie geben. Obwohl es sich hierbei um ein relatives junges Forschungsgebiet handelt, liegt doch bereits eine Vielzahl von Arbeiten zu verschiedenen Aspekten der Dinozysten(paläo)ökologie vor. Da es nahezu unmöglich ist, alle Arbeiten aufzuführen, die - in unterschiedlichem Maße - zum heutigen Wissensstand beigetragen haben, beschränkt sich der vorliegende Beitrag bewusst auf eine Auswahl der jeweils wichtigsten Arbeiten zu den einzelnen Aspekten der Dinozysten(paläo)ökologie. Da es für ein Verständnis des Dinozysten-Fossilberichts von grundlegender Bedeutung ist, die Charakteristika rezenter Dinoflagellaten zu verstehen, werden im ersten Teil des vorliegenden Beitrags die generellen Merkmale von Dinoflagellaten, ihre Lebenszyklen und die Besonderheiten des Dinoflagellaten-Fossilberichts in Form einer kurzen Einführung präsentiert. Daran anschließend wird ausführlich die Aussagekraft, das Potenzial und die Limitationen organischwandiger Dinozysten bei der Rekonstruktion verschiedener Faktoren ihrer Umwelt diskutiert. Kalkige und kieselige Dinozysten werden im Folgenden nicht näher betrachtet, obwohl es speziell auf dem Gebiet der kalkigen Dinozysten in den vergangenen zehn Jahren einen deutlichen Wissenfortschritt gab. Hierzu sei auf die zusammenfassende Darstellung von VINK (im Druck) verwiesen.

### **Generelle Merkmale rezenter und fossiler Dinoflagellaten**

Die Abteilung Dinoflagellata lässt sich als Gruppe überwiegend einzelliger Eukaryoten charakterisieren, deren Zellkern über permanent kondensierte Chromosomen verfügt. Typischerweise sind wenigstens während eines Teils des Dinoflagellaten-Lebenszyklus je eine transversale und eine longitudinale Geißel ausgebildet, wobei die Geißeln rechtwinklig zueinander angeordnet sind. Das Schlagen dieser Geißeln hat eine charakteristische rotierende und korkenzieherartige Fortbewegungsweise zur Folge (Abb. 1).

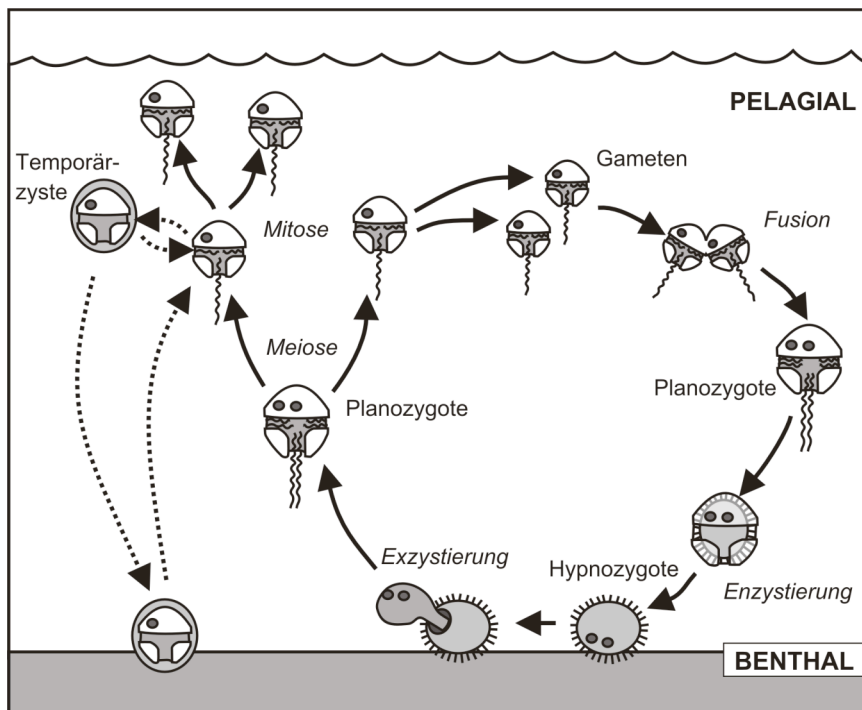
Dinoflagellaten verfolgen eine Vielzahl verschiedener Ernährungsstrategien. Ungefähr 50 % aller rezenter Dinoflagellatentaxa sind phototroph, d.h. verfügen über Chloroplasten und betreiben Photosynthese. Auf Grund der Abhängigkeit ihres Metabolismus vom Sonnenlicht treten Photosynthese betreibende Dinoflagellaten tagsüber bevorzugt in der photischen Zone der Wassersäule auf. Zu ihnen zählen alle Angehörigen der gonyaulacoiden und einige Angehörige der peridinioiden Abstammungslinie.

Andere Taxa, wie die meisten Mitglieder der peridinioiden und gymnodinioiden Abstammungslinien, sind heterotroph. Sie verfügen primär nicht über Chloroplasten und betreiben also keine Photosynthese, sondern ernähren sich von organischem Material wie Diatomeen, anderen Dinoflagellaten, Bakterien, Ciliaten und organischem Detritus (z.B. GAINES & TAYLOR 1984; LESSARD & SWIFT 1985; JACOBSON & ANDERSON 1986, 1996). Einige heterotrophe Dinoflagellatentaxa sind jedoch in der Lage, die Chloroplasten erbeuteter Algen zu inkorporieren und diese zur Photosynthese zu nutzen ("Kleptoplastidie"; z.B. LEWITUS et al. 1999). Auf der anderen Seite verfügen jedoch auch viele photosynthetische Taxa über die Fähigkeit zu einer teilweise heterotrophen Ernährungsweise; sie werden als mixotroph bezeichnet. Untergeordnet kommen bei Dinoflagellaten auch symbiontische oder parasitische Lebensweisen vor (TAYLOR 1987a; SCHNEPF & ELBRÄCHTER 1992).

Dinoflagellaten treten in den verschiedensten aquatischen Habitaten vom Süßwasser bis in hypersaline Lagunen auf, sind aber auch als Psammophyten (Sandbewohner) und aus so exotischen Lebensräumen wie Schnee und Eis bekannt. Fast 90 % aller rezenter Dinoflagellatenarten sind marin, wobei die meisten bisher bekannten Taxa eine planktische Lebensweise zeigen (TAYLOR 1987b). Als Plankton leben sie in der oberen Wassersäule, wo ihre Häufigkeit und Diversität durch die ökologischen Charakteristika des Lebensraumes kontrolliert werden (TAYLOR 1987b; MUDIE & HARLAND 1996). Obwohl sich Dinoflagellaten durch das Schlagen ihrer Geißeln aktiv bewegen können, hängt ihre Fortbewegung auf Grund ihrer geringen Größe und Dichte stark von der Viskosität des sie umgebenden Mediums ab. Die unter 1 liegenden Reynolds-Zahlen von Dinoflagellaten haben zur Folge, dass ihre Bewegung unmittelbar zum Stillstand kommt, wenn die Geißeln zu schlagen aufhören. Damit sind Dinoflagellaten eng an den sie umgebenden Wasserkörper gebunden, was ihr Potenzial für die Charakterisierung verschiedener Wassermassen bei paläozeanographischen Rekonstruktionen erhöht.

### Dinoflagellaten-Reproduktion und -Fossilisationspotenzial

Der Lebenszyklus vieler planktischer Dinoflagellaten besteht aus einem motilen Stadium mit vegetativer und sexueller Reproduktion sowie einem nichtmotilen Ruhezysten-Stadium (Abb. 1). Durch Meiose und anschließende Mitose werden während des motilen Stadiums Gameten produziert, die sexuell zu Planozygoten verschmelzen. Sobald die Planozygoten ihre Geißeln und damit ihre Bewegungsfähigkeit verlieren, setzt die Bildung hypnozygoter Ruhezysten ein. Der genaue Ablauf dieses Prozesses ist nur für wenige rezente Dinoflagellaten bekannt; die bisher detailliertesten Informationen hierzu stammen von Laborbeobachtungen der Zystenbildung bei *Lingulodinium polyedrum* (KOKINOS & ANDERSON 1995).



**Abb. 1.** Idealisierter Lebenszyklus zystenbildender Dinoflagellaten mit motilem Stadium einschließlich vegetativer und sexueller Fortpflanzung sowie nichtmotilem Ruhezysten-Stadium. Temporärzysten sind im Normalfall nicht fossil erhaltungsfähig. Weitere Erläuterungen im Text. Verändert nach DALE (1983).

### Bildung von Ruhezysten

Für das Einsetzen der sexuellen Reproduktion und Bildung von Ruhezysten verantwortliche Faktoren sind Tageslänge, Intensität der Sonneneinstrahlung, Temperatur, endogene Rhythmen und Nährstoffmangel (z.B. PFIESTER & ANDERSON 1987). Kulturversuche zeigen, dass Stickstoff- und Phosphormangel die sexuelle Reproduktion und Zystenbildung auslösen können (z.B. ANDERSON et al. 1985; ANDERSON & LINDQUIST 1985; BLANCO 1995; OLLI &



ANDERSON 2002). Allerdings wurde in längerfristigen Freilanduntersuchungen wiederholt beobachtet, dass Maxima in der Zystenbildung während oder kurz nach den Maxima in der vegetativen Zellteilung auftraten, wobei noch kein Nährstoffmangel bestand. Ein Zusammenhang zwischen Zystenbildung und Nährstoffangebot lässt sich demnach oft nicht beobachten bzw. ist bestenfalls indirekt (z.B. ISHIKAWA & TANIGUCHI 1996; MONTRESOR et al. 1998; KREMP & HEISKANEN 1999; GODHE et al. 2001). Auch Temperaturschwankungen lassen sich als Auslöser für eine Enzystierung weitgehend ausschließen, obwohl gezeigt wurde, dass verschiedene Dinoflagellaten nur innerhalb eines begrenzten Temperaturfensters Zysten produzieren können (PFIESTER & ANDERSON 1987). Zusammenfassend sind die Steuerungsfaktoren für die Enzystierung bei Dinoflagellaten bisher noch wenig verstanden. Generell scheint die Enzystierung jedoch unter optimalen Bedingungen für eine vegetative Reproduktion deutlich verstärkt aufzutreten.

Die bei der Enzystierung gebildeten Zysten sind immobil und sinken, sofern sie nicht über auftriebssteigernde Elemente wie z.B. angelagerte Lipide verfügen, durch die Wassersäule in Richtung auf den Meeresboden (DALE 1983). Damit bringt das Zystenstadium vieler zystenbildender Dinoflagellaten des Schelfbereichs einen benthischen Aspekt in den Lebenszyklus dieser Taxa (DALE 1983). Nach einer zwingenden Ruheperiode, während der eine Exzystierung nicht möglich ist (z.B. DALE 1983; ANDERSON & KEAFER 1985), schlüpft der Protoplast als motile Planozygote, die durch Reduktionsteilung wieder das planktische vegetative Stadium herstellt (DALE 1983; PFIESTER & ANDERSON 1987). Da die Zysten Lipide und Stärke speichern sowie die Aktivität ihres Metabolismus stark reduzieren, können sie je nach Art und Speicherfähigkeit auch jahre- bis jahrzehntelange Ruheperioden unbeschadet überdauern (KEAFER et al. 1992; LEWIS et al. 1999; KREMP & ANDERSON 2000). So haben Untersuchungen von Material aus dem Züricher See gezeigt, dass auch aus 16,5 Jahre alten Zysten noch Protoplasten schlüpfen konnten (HUBER & NIPKOW 1922, 1923). Die Fähigkeit zum Überdauern langer Ruheperioden ermöglicht es den zystenbildenden Dinoflagellaten, längerfristig ungünstige Umweltbedingungen zu überstehen. Über das Verdriften von Zysten ist sie gleichzeitig eine wichtige Komponente bei der Besiedlung neuer Lebensräume (DALE 2000).

### **Exzystierung**

Die Exzystierung wird von verschiedenen äusseren Faktoren wie der Temperatur, der Verfügbarkeit von Licht und der Sauerstoffkonzentration kontrolliert; gleichzeitig spielen jedoch auch endogene Rhythmen eine Rolle. Unter Laborbedingungen konnte das Schlüpfen der Protoplasten oft durch Kühlung verhindert werden, wogegen eine Erwärmung tendenziell den Schlüpfprozess anregte. Darüber hinaus verfügen verschiedene Dinoflagellaten-Arten über artspezifische Temperaturfenster, innerhalb derer das Schlüpfen erfolgen kann (z.B. DALE 1983; BINDER 1986; PFIESTER & ANDERSON 1987; KREMP & ANDERSON 2000).

Auch die Verfügbarkeit von Licht gilt generell als eine Grundvoraussetzung für die Exzystierung, wobei hierzu schon ein nur eine Sekunde dauernder Lichtimpuls ausreichen kann (z.B. BINDER & ANDERSON 1986; NUZZO & MONTRESOR 1999). Abweichende Ergebnisse von Laboruntersuchungen, nach denen eine Exzystierung auch in vollkommener Dunkelheit erfolgen kann (z.B. KREMP & ANDERSON 2000), kommen eventuell dadurch zu Stande, dass kurze Lichtimpulse niedriger Intensität während der Experimente nicht völlig vermieden werden konnten (NUZZO & MONTRESOR 1999).

Anoxische Bedingungen verhindern die Exzystierung der meisten, eventuell sogar aller Dinoflagellatenarten. Unter geringerer Sauerstoff-Abreicherung wird die Exzystierung entsprechend reduziert (ANDERSON et al. 1987; KREMP & ANDERSON 2000; PERSSON 2001).

### **Dinoflagellaten-Fossilisationspotenzial**

Dinoflagellaten-Ruhezysten verfügen über ein sehr hohes Fossilisationspotenzial. Die Ruhezyten phototropher Dinoflagellaten bestehen vorwiegend aus Lipiden. Der Chemismus von Ruhezyten heterotropher Dinoflagellaten ist bisher nur wenig bekannt; in Bezug auf ihre Farbe und Fluoreszenzcharakteristika zeigen diese Zysten jedoch ähnliche Eigenschaften wie Pilzhypen und die organischen Innenauskleidungen von Foraminiferen (BRENNER 1998). Untergeordnet treten auch kalkige (z.B. KEUPP 1991) und kieselige (z.B. ORR & CONLEY 1976; TAPPAN 1980) Ruhezyten auf.

Einige Dinoflagellaten bilden während ihres motilen Stadiums als Reaktion auf kurzzeitige ungünstige Umweltbedingungen oder innerhalb ihres vegetativen Lebenszyklus Temporärzysten. Mit Ausnahme der seit dem Paleozän nachgewiesenen Art *Thoracosphaera heimii* (FÜTTERER 1978), die während ihres vegetativen Lebenszyklus kalkige Zysten bildet, haben Temporärzysten und vegetative Zysten nur ein geringes Fossilisationspotential. Die meisten dieser Zysten bestehen zum Großteil aus zellulosischem Material. Da Zellulose durch Bakterien und aerobe Pilze leicht zersetzt wird, degradieren diese Zysten schnell; nur die Zysten weniger Taxa enthalten stabilere Biopolymere, welche die Erhaltungsfähigkeit erhöhen (TAYLOR 1980).

Die motile Zelle vieler Dinoflagellaten wird durch eine Theka bedeckt, die ebenfalls hauptsächlich aus Zellulose besteht. Auch das Fossilisationspotenzial der Thekae ist nur sehr gering und auf Ausnahmefälle wie Abdrücke in Radiolariten beschränkt (LEJEUNE-CARPENTIER & SARJEANT 1981).

### **Der Dinoflagellaten-Fossilbericht**

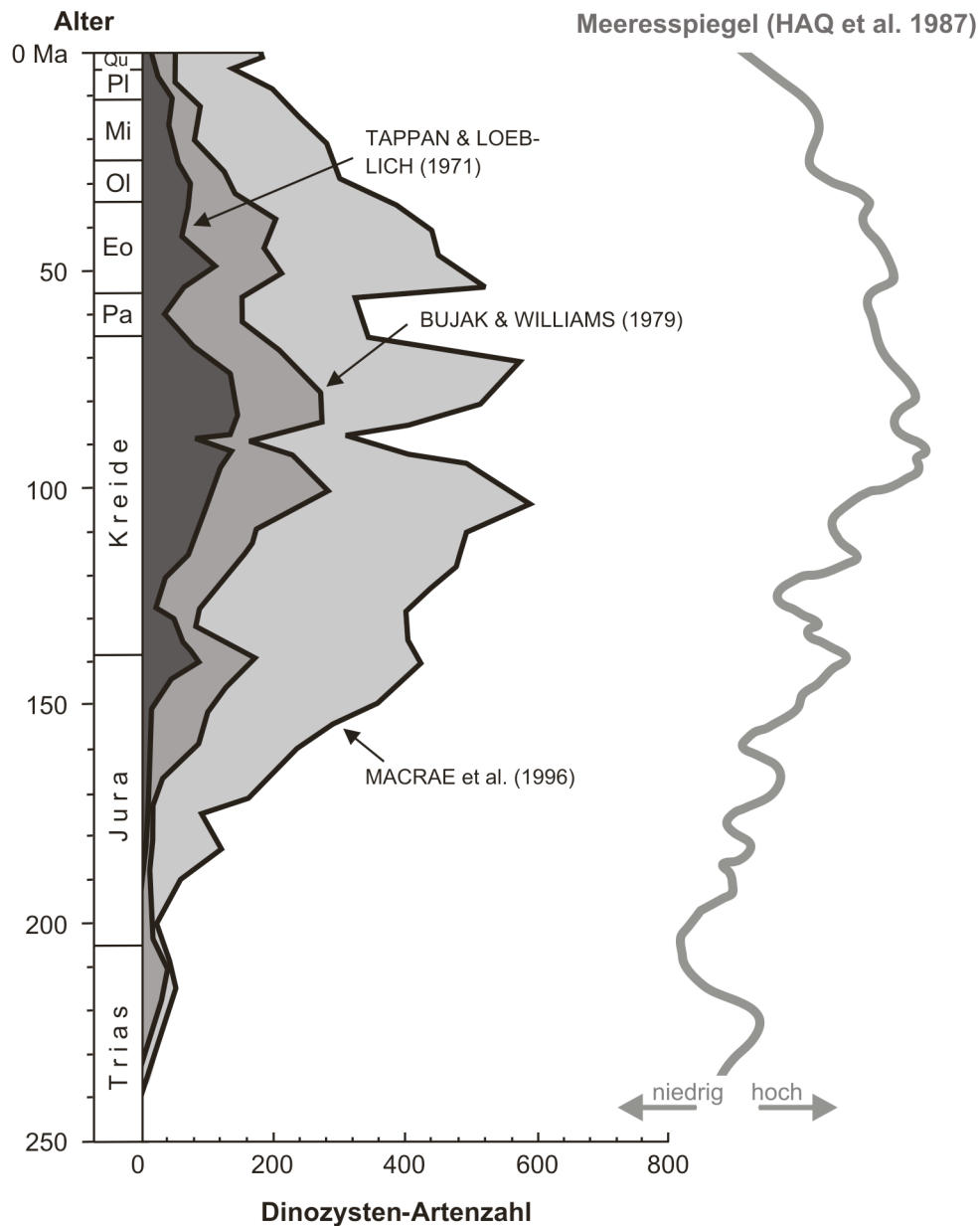
Die ältesten bisher bekannten Zysten mit einer sicheren Affinität zu Dinoflagellaten sind aus der mittleren Trias bekannt. Sie stammen aus Australien (spätes Anisium: NICOLL & FOSTER 1994; Anisium/Ladinium: HELBY & STOVER in GOODMAN 1987) und der kanadischen Arktis

(möglicherweise späte Untertrias: SARJEANT in GOODMAN 1987). Die Tatsache, dass die ältesten Funde aus mittleren und niederen Breiten ein etwas geringeres Alter aufweisen (frühes Karnium: HOCHULI & FRANK 2000), ist ein Indiz dafür, dass sich zystenbildende Dinoflagellaten möglicherweise in den hohen Breiten entwickelten (STOVER et al. 1996). Unabhängig davon weisen biochemische Untersuchungen auf eine sehr viel frühere Entwicklung der Dinoflagellaten im Präkambrium oder frühen Kambrium hin (FENSOME et al. 1996a; MOLDOWAN & TALYZINA 1998). Für das Taxon *Arpylorus antiquus* aus dem Obersilur Nordafrikas, das lange als älteste Dinoflagellatenzyste galt (SARJEANT 1978), wurde inzwischen nachgewiesen, dass es keine Affinität zu Dinoflagellatenzysten besitzt und wahrscheinlich einen Arthropodenrest darstellt (LE HÉRISSEÉ et al. 2000).

Während die Dinozysten der Trias und des Unterjuras nur eine relativ geringe Diversität aufweisen und relativ einfach gebaut sind, sind die Diversität und die Morphologien während des Mittel- und Oberjuras deutlich höher bzw. komplexer. Diese Radiation dauert bis in die Kreide und das Paläogen an und wird bei einem Auftragen der jeweiligen Dinozysten-Artenzahl gegen das Alter besonders deutlich (Abb. 2). Das Ergebnis zeigt ein absolutes Diversitätsmaximum mit etwa 800 Arten für die Oberkreide und weitere, nur wenig schwächere Maxima in der mittleren Kreide (ca. 750 Arten) und im unteren Eozän (ca. 770 Arten). Ab dem mittleren Eozän nehmen die Artenzahlen beständig ab, bis der heutige Wert von ca. 200 verschiedenen Zystenarten erreicht wird (MACRAE et al. 1996).

Auch wenn der heutige Kenntnisstand über die Entwicklung der Dinozysten-Diversität durch die besonders intensive Bearbeitung einzelner Zeitscheiben im Zuge der Kohlenwasserstoff-Exploration sicher ein verzerrtes Abbild der Wirklichkeit gibt, zeigt die Diversitätskurve doch eine starke Korrelation mit der meso- und känozoischen Meeresspiegelkurve nach HAQ et al. (1987). Zeiten erhöhter Diversität fallen mit Intervallen hohen Meeresspiegels zusammen (Abb. 2). Dies geht wahrscheinlich auf die im Vergleich zu offenmarinen Lebensräumen größere ökologische Varianz auf den Schelfbereichen zurück (vgl. Kap. 6).

Obwohl der Dinozysten-Fossilbericht ganz überwiegend marin ist, sind doch Süßwasserformen aus der Kreide und dem Känozoikum von einer Vielzahl von Lokalitäten bekannt (z.B. KRUTZSCH 1962; BATTEN & LISTER 1988; BATTEN et al. 1999). Die ältesten heute bekannten, eindeutig aus dem Süß- oder Brackwasser stammenden Formen wurden im Oberjura oder in der Unterkreide Australiens gefunden (BACKHOUSE 1988). Ein noch früheres Auftreten von Süßwasser-Dinoflagellaten legen Funde fast monospezifischer Vergesellschaftungen suessioider Zysten in nichtmarinen Sedimenten der Obertrias (Norium) Nord- und Süddeutschlands nahe (W. WILLE 2002, pers. Mitt.).



**Abb. 2.** Diversität von Dinozysten im Meso- und Känozoikum. Die Korrelation der Diversitätskurve mit der meso- und känozoischen Meeresspiegelkurve nach HAQ et al. (1987) spiegelt möglicher Weise die im Vergleich zu offenmarinen Lebensräumen größere ökologische Varianz auf den Schelfbereichen wider. Verändert nach MACRAE et al. (1996).

### Selektivität des Dinoflagellaten-Fossilberichts

Wie in Kap. 2.1 dargelegt, besteht der Dinoflagellaten-Fossilbericht fast vollständig aus Ruhezysten und liefert daher ein modifiziertes Abbild der ursprünglichen motilen Dinoflagellaten-Vergesellschaftung der Wassersäule; hierin unterscheidet sich der Dinoflagellaten-Fossilbericht grundlegend vom Fossilbericht der meisten kalkigen oder kieseligen Mikrofossilgruppen, wobei allerdings bei diesen eine oft sehr starke Diskrepanz

zwischen den Biozönosen der oberen Wassersäule und den im Sediment überlieferten Thanatozönosen etwa durch Lösungsvorgänge entsteht. Zudem bildet nur ein Teil aller Dinoflagellaten Ruhezysten. Bei rezenten Dinoflagellaten liegt der Anteil zystenproduzierender Taxa bei 13-16% (HEAD 1996), und Angaben über diesen Anteil bei Dinoflagellaten der erdgeschichtlichen Vergangenheit bleiben naturgemäß spekulativ. Zudem kann die Anzahl der produzierten Ruhezysten auf Artniveau und zwischen einzelnen Arten stark variieren (DALE 1983).

Die oben genannten Besonderheiten reduzieren das Potenzial des Dinoflagellaten-Fossilbericht für die Rekonstruktion früherer Umweltbedingungen jedoch nicht. Rezentuntersuchungen belegen, dass die Morphologie von Dinoflagellaten-Ruhezysten ganz überwiegend artspezifisch ist, d.h. fast immer eine eindeutige Zuordnung der Ruhezysten zu motilen Dinoflagellatenarten möglich ist. Die motilen Dinoflagellaten ihrerseits spiegeln sehr eng die Umweltbedingungen im Oberflächenwasser wider, wobei die Verteilungsmuster der einzelnen Dinoflagellaten-Arten von der Varianz der biotischen und abiotischen Faktoren abhängen, die ihre Verteilung kontrollieren. Zu den biotischen Faktoren zählen etwa Fressfeinde, Nahrungsquellen oder Wettbewerb zwischen den Arten; abiotische Faktoren stellen die physikalischen und chemischen Umweltparameter ihres Lebensraums dar. Damit reflektieren die fossilen Zystenvergesellschaftungen die Umweltbedingungen des Oberflächenwassers zur Zeit der Zystenbildung. Besonders detaillierte Informationen über die Umweltbedingungen sind für den neritischen Bereich zu erwarten, da hier die Diversität der Dinoflagellaten und ihrer Ruhezysten oft sehr hoch ist.

Analog zu den Effekten, wie sie auch bei anderen Mikrofossilgruppen auftreten, kann das ursprüngliche Zystensignal durch sekundäre Prozesse verzerrt werden. So kann eine Beweidung durch Zooplankton (MATTHIESSEN 1994; MUDIE 1996) und benthische Organismen (WILLIAMS & SARJEANT 1967) das Verhältnis zwischen dem Signal in der Wassersäule und dem Signal an der Sedimentoberfläche verändern. Auch sedimentologische und hydrodynamische Faktoren beeinflussen die Zusammensetzung des ursprünglichen Zystenspektrums. Unterschiede in der Dichte, Ornamentierung, Größe und Widerstandskraft gegen mechanische Degradation führen zu einer Sortierung entsprechend dem herrschenden hydrographischen Regime (z.B. DODGE & HARLAND 1991; DALE & DALE 1992). Ein weiterer sekundärer Prozess ist die taxonspezifische Degradation von Zysten an der Sedimentoberfläche (z.B. MATTHIESSEN 1994), während der Diagenese (WILLIAMS & SARJEANT 1967; ZONNEVELD et al. 1997, 2001a) oder während der Aufbereitung (DALE 1976; SCHRANK 1988; DODSWORTH 1995). Dabei lässt sich die taxonspezifische Degradation auch nutzen, um die Paläoproduktivität und den Grad der diagenetischen Überprägung eventuell sogar quantitativ abzuschätzen (siehe Kap. 3.1.3).

Zusammenfassend ist der Dinoflagellaten-Fossilbericht insofern ungewöhnlich, dass er aus Zysten besteht und damit nur einen Teil des Dinoflagellaten-Spektrums in der Wassersäule und des Dinoflagellaten-Lebenszyklus repräsentiert. Sein Potenzial zur Rekonstruktion der Paläo-Umweltbedingungen wird dadurch jedoch nicht beeinträchtigt, da sich die fossil erhaltungsfähigen Zysten den Dinoflagellaten-Taxa fast immer auf Artebene

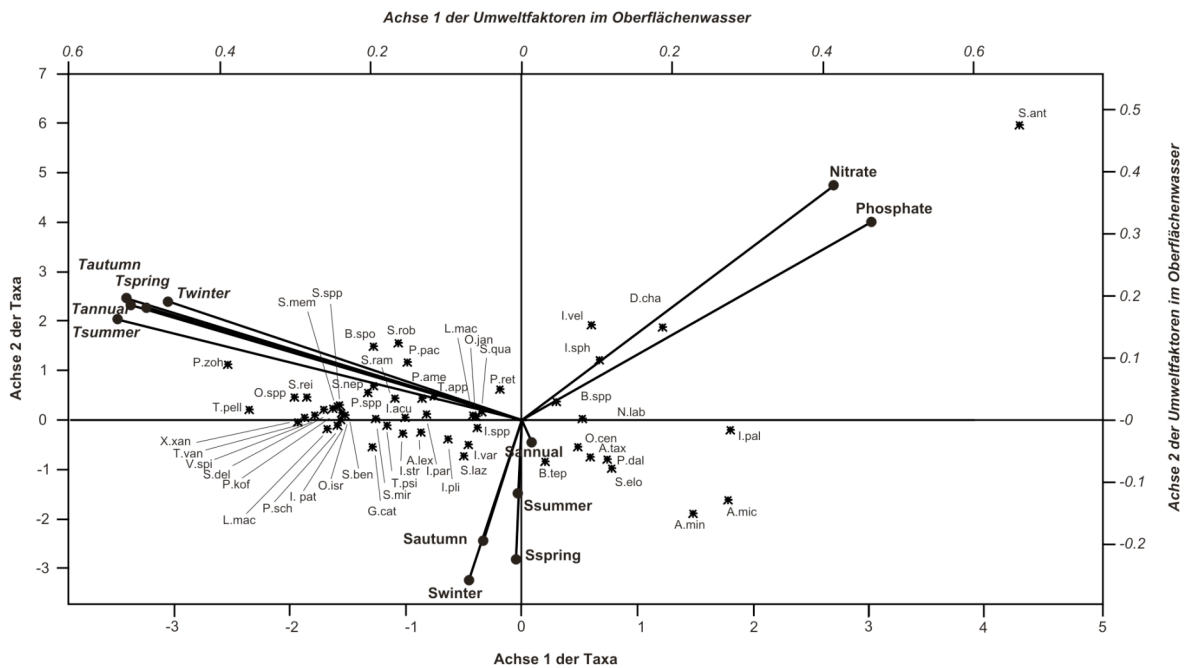
zuordnen lassen und diese wiederum sehr spezifische Anforderungen an ihre Umweltbedingungen haben. Damit spiegeln die Zysten die Umweltbedingungen zur Zeit der Enzystierung wider. Welche Umweltfaktoren sich mit Hilfe von Dinoflagellatenzysten rekonstruieren lassen, soll in den nächsten Kapiteln gezeigt werden.

### **Produktivitätssignal**

Die Produktivität in den Ozeanen steht in direkter Verbindung mit Strömungsmustern, der Durchmischung der Wassermassen und den Oberflächenwinden. Zudem ist ein Erfassen der Produktivität eine Grundvoraussetzung für das Verständnis des globalen Kohlenstoffkreislaufs (z.B. BERGER et al. 1989, BERTRAND et al. 1996). Für die Rekonstruktion der marinen Produktivität in der Erdgeschichte stehen verschiedene geochemische (z.B. SHIMMELD 1992) und mikropaläontologische Ansätze zur Verfügung. Mikropaläontologische Informationen stammen traditionell vor allem von planktischen und benthischen Foraminiferen, aber auch kalkigem Nannoplankton, Diatomeen und Radiolarien. Die Anwendbarkeit dieser Gruppen zur Erfassung der marinen Produktivität wird allerdings dadurch gemindert, dass sie bevorzugt in offenmarinen Lebensräumen auftreten. Mit Ausnahme der Diatomeen liefern sie nur wenig Informationen über den neritischen Bereich, obwohl gerade dieser für einen beträchtlichen Teil der heutigen marinen Produktivität verantwortlich ist (DALE & FJELLSA 1994). Zudem liegen die fossilen Reste dieser Gruppen in mineralisierter Form vor und sind deshalb gegen chemische Lösung und Drucklösung anfällig, was ihre Verwendung für paläozeanographische Rekonstruktionen besonders der hohen Breiten limitiert (DE VERNAL & MUDIE 1992). Diese Einschränkungen gelten nicht für organischwandige Dinoflagellatenzysten, da sie gegenüber chemischer Lösung und Drucklösung vergleichsweise resistent und besonders in neritischen Lebensräumen weit verbreitet sind. Damit bilden sie ein vielversprechendes Werkzeug für Rekonstruktionen der marinen Produktivität. Im Folgenden sollen das Potenzial und die Grenzen von Dinozysten als Produktivitätsindikatoren diskutiert werden.

### **Produktivitäts- und anthropogenes Eutrophierungssignal im Quartär**

Eine Grundvoraussetzung für die Eignung von Dinozysten als Indikatoren für Produktivität und Eutrophierung ist, dass ihre Verteilung wesentlich von der Verfügbarkeit von Nährstoffen in ihrer Umgebung kontrolliert wird. Die Bedeutung von Eisen (BOYD et al. 2000), Phosphor (TYRREL 1999), Zink (SCHULZ et al. 2002) und anderen Spurenelementen für das Wachstum des marinen Phytoplanktons ist schon lange bekannt (z.B. RYTHER & DUNSTAN 1971; TYRREL 1999).



**Abb. 3.** Ergebnis der kanonischen Korrespondenzanalyse zum Zusammenhang zwischen relativen Dinozysten-Häufigkeiten in rezenten Sedimenten und Parametern der oberen Wassersäule. Die Analyse beruht auf einem globalen, 835 Proben umfassenden Datensatz. Die Vektorlängen der einzelnen Umweltfaktoren sind proportional zu deren jeweiligen Erklärungsanteilen an der Gesamtvarianz. *A.lex* = Zysten von *cf. Alexandrium tamarense*, *A.min* = *Islandinium minutum*, *A.mic* = *Islandinium? cezare*, *A.tax* = *Ataxiodinium choane*, *B.spo* = *Bitectatodinium spongium*, *B.spp* = *Brigantedinium* spp., *B.tep* = *Bitectatodinium tepikiense*, *G.cat* = Zysten von *Gymnodinium catenatum*, *I.acu* = *Impagidinium aculeatum*, *I.pal* = *Impagidinium pallidum*, *I.par* = *Impagidinium paradoxum*, *I.pat* = *Impagidinium patulum*, *I.pli* = *Impagidinium plicatum*, *I.sph* = *Impagidinium sphaericum*, *I.spp* = *Impagidinium* spp., *I.str* = *Impagidinium striatum*, *I.var* = *Impagidinium variaseptum*, *I.vel* = *Impagidinium velorum*, *L.inv* = *Leipokatum invisitatum*, *L.mac* = *Lingulodinium machaerophorum*, *N.lab* = *Nematosphaeropsis labyrinthus*, *Ocen* = *Operculodinium centrocarpum*, *O.isr* = *Operculodinium israelianum*, *O.jan* = *Operculodinium janduchenei*, *O.spp* = *Operculodinium* spp., *P.dal* = Zysten von *Pentapharsodinium dalei*, *P.kof* = Zysten von *Polykrikos kofoidii*, *P.sch* = Zysten von *Polykrikos schwartzii*, *P.zoh* = *Polysphaeridium zoharyi*, *P.spp* = *Protopteridiniacean* cysts, *P.ame* = Zysten von *Protopteridinium americanum*, *T.psi* = *Pyxidinoopsis psilata*, *P.ret* = *Pyxidinoopsis reticulata*, *S.ant* = *Selenopemphix antarctica*, *S.nep* = *Selenopemphix nephroides*, *S.qua* = *Selenopemphix quanta*, *S.ben* = *Spiniferites bendorii*, *S.del* = *Spiniferites delicatus*, *S.elo* = *Spiniferites elongatus*, *S.laz* = *Spiniferites lazus*, *S.mem* = *Spiniferites membranaceus*, *S.mir* = *Spiniferites mirabilis*, *S.ram* = *Spiniferites ramosus*, *S.pac* = *Spiniferites pachydermus*, *S.spp* = *Spiniferites* spp., *S.rei* = *Stelladinium reidii*, *S.rob* = *Stelladinium robustum*, *T.app* = *Trinovantedinium applanatum*, *T.pell* = *Tectatodinium pallitum*, *T.van* = *Tuberculodinium vancampoae*, *V.spi* = *Votadinium spinosum*, *X.xan* = *Xandarodinium xanthum*. Tannual = Jahresmitteltemperatur, Twinter = mittlere Wintertemperatur, Tspring = mittlere Frühjahrs-temperatur, Tsummer = mittlere Sommertemperatur, Tautumn = mittlere Herbsttemperatur, Sannual = Jahresmittel des Salzgehalts, Swinter = mittlerer Winter-Salzgehalt, Sspring = mittlerer Frühjahrs-Salzgehalt, Ssummer = mittlerer Sommer-Salzgehalt, Sautumn = mittlerer Herbst-Salzgehalt, Phosphate = Jahresmittel des Phosphatgehalts, Nitrate = Jahresmittel des Nitratgehalts. Verändert nach MARRET & ZONNEVELD (2003).

Entsprechend zeigt auch ein Vergleich quartärer Dinozysten-Spektren aus Oberflächensedimenten mit den physikalisch/chemischen Parametern der oberen Wassersäule, dass die Produktivität im Oberflächenwasser zusammen mit der Temperatur am stärksten mit der Varianz der Dinozysten-Verteilung korreliert. Dabei ergeben sich die stärksten Korrelationen mit den Konzentrationen an Phosphat und Nitrat (ZONNEVELD 2003b). Die jährliche Phosphatkonzentration im Oberflächenwasser erklärt hier 33% der Varianz des Datensatzes (Abb. 3). Entsprechend ihrer Abhängigkeit von diesem Parameter lassen sich die Dinozysten grob in drei Gruppen gliedern: (1) Taxa mit maximalen Relativhäufigkeiten in Gebieten hoher jährlicher Phosphatkonzentration, (2) Taxa mit maximalen Relativhäufigkeiten in Gebieten niedriger jährlicher Phosphatkonzentration und (3) Taxa ohne oder mit nur geringer Abhängigkeit von der jährlichen Phosphatkonzentration.

Die jährliche Nitratkonzentration im Oberflächenwasser erklärt nach ZONNEVELD (2003b) 32% der Varianz des Datensatzes (Abb. 3). Auch hier lassen sich drei Zystengruppen mit verschiedener Abhängigkeit von der jährlichen Nitratkonzentration im Oberflächenwasser unterscheiden: (1) Taxa mit maximalen Relativhäufigkeiten in Gebieten mit hoher jährlicher Nitratkonzentration, wie sie vor allem in antarktischen und subantarktischen Regionen auftreten, (2) Taxa mit maximalen Relativhäufigkeiten in Gebieten mit niedriger Nitratkonzentration und (3) Taxa ohne oder mit nur geringer Abhängigkeit von der jährlichen Nitratkonzentration. Diese Daten belegen, dass quartäre Dinozysten die Produktivität und Eutrophierung im Oberflächenwasser sehr gut widerspiegeln. Folglich ist die Grundvoraussetzung zur Rekonstruktion dieser Parameter in verschiedenen marinen Settings wie Auftriebsgebieten, dem offenozeanischen Bereich und Küstengewässern gegeben.

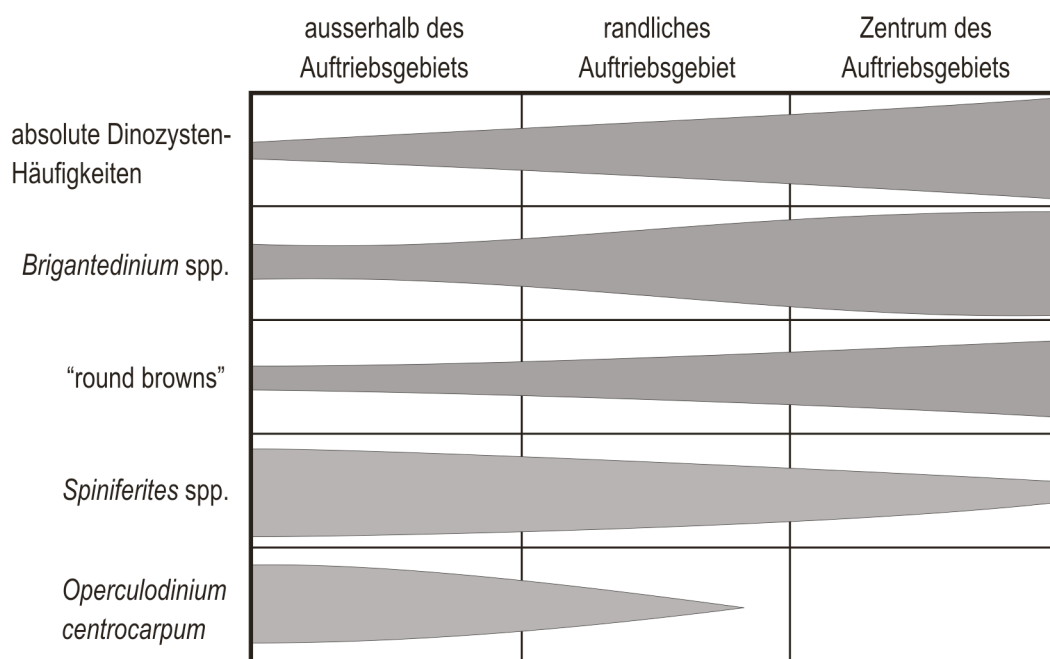
### **Produktivitätssignal in Auftriebsgebieten**

Auftriebsgebiete sind zentrale Elemente der marinen Zirkulation. Da sie mit einer erhöhten Verfügbarkeit von Nährstoffen verbunden sind, bilden sie eine wichtige Quelle der biologischen Produktivität im Ozean. Gleichzeitig haben Auftriebsgebiete auch klimatische Bedeutung. Im globalen Maßstab beeinflussen sie den CO<sub>2</sub>-Fluss zwischen Hydrosphäre und Atmosphäre und damit die atmosphärische Konzentration von Treibhausgasen. Auf regionaler Ebene haben sie einen starken Einfluß auf den atmosphärischen Feuchtigkeitstransport von den Ozeanen auf die Kontinente. Die Identifikation ehemaliger Auftriebsgebiete spielt somit eine wichtige Rolle bei Paläoproduktivitäts- und Paläoklimarekonstruktionen. Zusätzlich hat sie auch wirtschaftliche Bedeutung, da die Bildung von Phosphatlagerstätten oft mit ehemaligen Auftriebsgebieten im Zusammenhang steht.

Der Kenntnisstand zu Dinozysten-Vergesellschaftungen aus quartären Auftriebsgebieten hat während der vergangenen Jahrzehnte einen starken Aufschwung erfahren. Die ersten Arbeiten über quartäre Palynomorphen-Vergesellschaftungen aus



Auftriebsgebieten beschäftigen sich mit dem Auftriebssystem vor Südwestafrika (DAVEY 1971; DAVEY & ROGERS 1975). Da diese Autoren ihre Proben bei der Aufbereitung oxidierten und dabei nach heutigem Wissensstand die Zysten heterotropher Dinoflagellaten zerstört werden, liefern die frühen Arbeiten über das südwestafrikanische Auftriebssystem nur Informationen zu den Verteilungsmustern phototropher Dinoflagellaten. *Spiniferites ramosus* ist in Sedimenten des kalten Benguela-Stroms die häufigste Zyste, während *Operculodinium centrocarpum* die Zystenvergesellschaftungen in Sedimenten des warmen Agulhas-Stromes dominiert. Die Ergebnisse späterer Arbeiten über das Benguela-Auftriebsgebiet bestätigen und ergänzen diese Beobachtungen. Nach WALL et al. (1977) dominieren *Operculodinium centrocarpum* und untergeordnet *Spiniferites ramosus*, *Nematosphaeropsis labyrinthus* und *Impagidinium* spp. zusammen mit heterotrophen Formen (*Protoperidinium* spp.) die Dinozysten-Vergesellschaftungen der Auftriebszelle. Der höhere Anteil heterotropher Zysten im Vergleich zu DAVEY (1971) und DAVEY & ROGERS (1975) dürfte an der im Vergleich mit den früheren Arbeiten geringeren Oxidation bei der Aufbereitung liegen. ZONNEVELD et al. (2001b) verglichen Zystenvergesellschaftungen von Sedimentoberflächen der Benguela-Region mit den physikalisch-chemischen Eigenschaften des Oberflächenwassers. Ihre Ergebnisse zeigen, dass die Zusammensetzung der Vergesellschaftungen hauptsächlich mit der Stratifizierung der obersten 50 m der Wassersäule, der Nährstoffkonzentration und der Saisonalität korreliert. Die Korrelation zwischen dem Zystensignal und der Stratifizierung der Wassersäule wurde darauf zurückgeführt, dass das Auftreten heterotropher Zysten von den als Nahrungsquelle dienenden Diatomeen im Oberflächenwasser abhängt und diese auf Veränderungen der Stratifizierung sehr empfindlich reagieren.



**Abb. 4.** Schematisches Verteilungsmuster heterotropher (*Brigantedinium* spp., "round browns") und autotropher (*Spiniferites* spp., *Operculodinium centrocarpum*) Dinozysten im Auftriebsgebiet vor Peru. Verändert nach BIEBOW (1996).

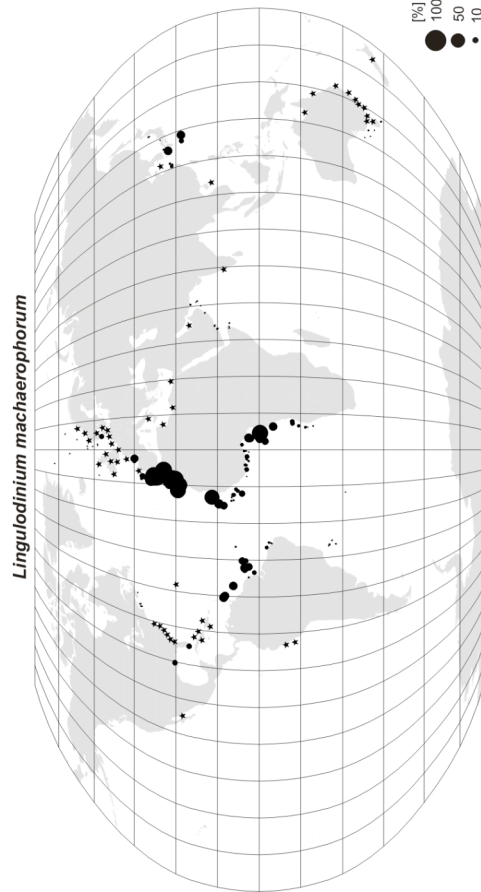
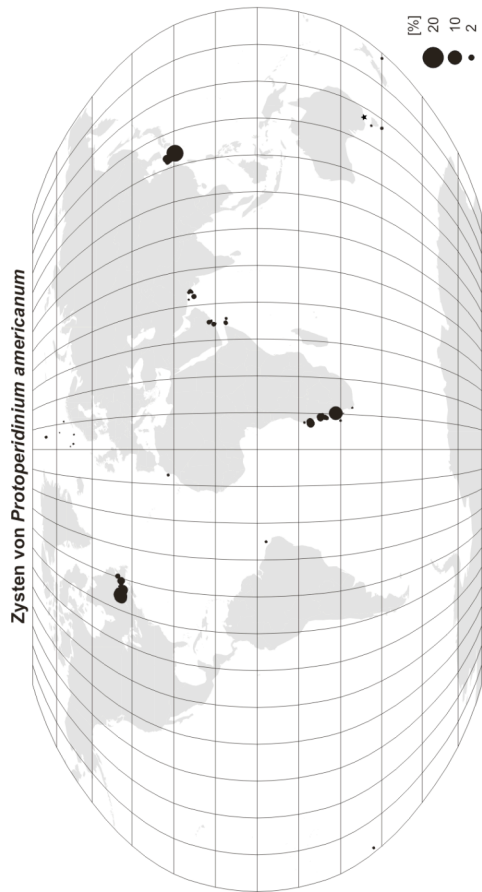
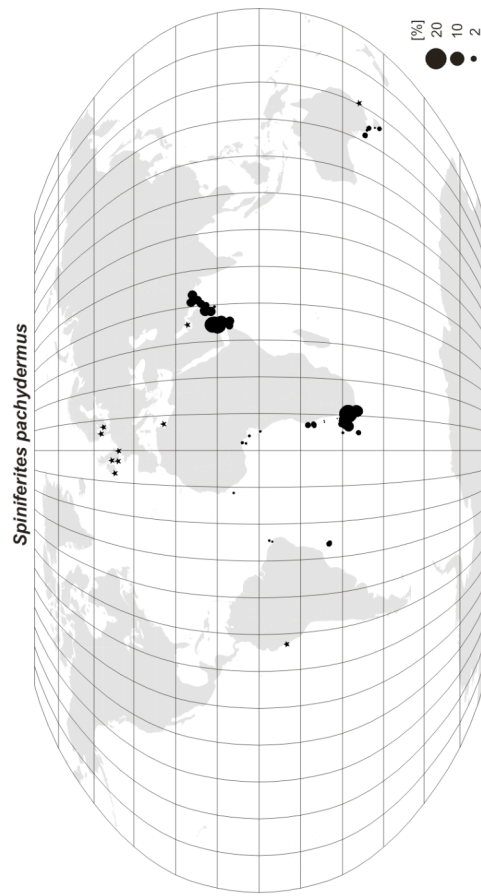
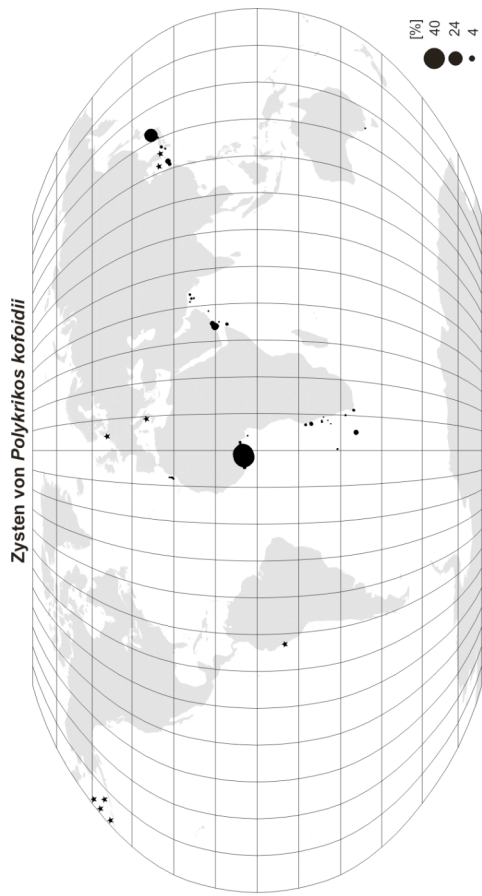
Bezüglich absoluter Dinozysten-Häufigkeiten weisen die Sedimente der Benguela-Region sehr hohe Werte auf. Sie liegen im Randgebiet des Auftriebssystems bei 50,000 bis 100,000 Zysten pro Gramm trockenen Sediments (ZONNEVELD et al. 2001b) und steigen in den Filamenten der Auftriebszelle bis auf 150,000 Zysten pro Gramm trockenen Sediments an.

Im saisonalen Auftriebsgebiet des nördlichen Kanarenbeckens vor der Küste Nordwestafrikas dominieren *Lingulodinium machaerophorum*, *Protoperidinium* spp. und *Gymnodinium* spp. die rezenten Zystenvergesellschaftungen (TARGARONA et al. 1999). Die großen Häufigkeiten von *L. machaerophorum*, die in der Literatur oft mit Intervallen wärmerer Bedingungen und stratifizierter Wassersäule (etwa zu Zeiten verminderten Auftriebs) in Verbindung gebracht werden (z.B. MARASOVIC 1989; MARASOVIC et al. 1991; LEWIS & HALLETT 1997), schreiben TARGARONA et al. (1999) dem Auftreten von Filamenten kalter, nährstoffreicher Wassermassen innerhalb des Auftriebsgebiets zu. Da diese Filamente reich an Nährstoffen sind, ihnen die Turbulenz von Auftriebszellen aber fehlt, bieten sie wahrscheinlich optimale Lebensbedingungen für *Gonyaulax polyedra*, der motilen Entsprechung der Zyste *Lingulodinium machaerophorum*. Die größten Häufigkeiten peridinioider Zysten treten in Proben aus der Nähe der Auftriebszellen auf. Da peridinioider Dinoflagellaten überwiegend heterotroph sind und sich unter anderem von Diatomeen ernähren (z.B. JACOBSON & ANDERSON 1986), dürfte dieses Verteilungsmuster die Dominanz von Diatomeen in den frischen Auftriebswassermassen des nördlichen Kanarenbeckens widerspiegeln.

Bereiche mit saisonalem Auftrieb im Golf von Guinea vor der nordwestafrikanischen Küste werden ebenfalls durch hohe Häufigkeiten heterotropher Zysten charakterisiert. Sie gehören überwiegend zur Dinoflagellatenart *Polykrikos kofoidii* (MARRET 1994). Global sind die Zysten von *Polykrikos kofoidii* mit Ausnahme des Golfs von Guinea und des Arabisches Meers jedoch nicht an Auftriebsgebiete gebunden (ZONNEVELD im Druck b).

Auch im Arabischen Meer lassen sich saisonale Auftriebsgebiete an Hand des Dinozysten-Signals identifizieren (ZONNEVELD 1997; ZONNEVELD & BRUMMER 2000). Taxa, die während des Auftriebs zur Zeit des Südwestmonsuns das Zystenspektrum dominieren, sind in der Reihenfolge abnehmender relativer Häufigkeiten die Zysten von *Echinidinium bispiniformum*, *Protoperidinium conicum*, *Polykrikos kofoidii* und *Stelladinium robustum* (alle heterotroph) sowie *Bitectatodinium spongium* und *Spiniferites* spp. (phototroph).

**Abb. 5.** Geographische Verbreitung der Zysten der heterotrophen Dinoflagellatentaxa *Protoperidinium americanum* und *Polykrikos kofoidii* sowie der phototrophen Zystentaxa *Lingulodinium machaerophorum* und *Spiniferites pachydermus* in rezenten Sedimenten. Die Punktgrößen spiegeln die relativen Häufigkeiten der Zysten auf einer gleitenden Skala wider. Nur qualitativ bekannte Vorkommen sind durch Sterne markiert. Verändert nach MARRET & ZONNEVELD (2003).



Im Vergleich zu den oben diskutierten Auftriebsgebieten um Afrika zeigt das große Auftriebsgebiet vor Peru ein signifikant unterschiedliches Dinozysten-Signal. Die Zystenvergesellschaftungen werden hier stark von runden, braunen, relativ merkmalsarmen protoperidinioiden Zysten sowie den Zysten anderer heterotropher Taxa dominiert (WALL et al. 1977; POWELL et al. 1992; DALE & FJELLSÅ 1994; BIEBOW 1996; MARRET & ZONNEVELD 2003; Abb. 4). Die absoluten Dinozysten-Häufigkeiten erreichen im Zentrum des Auftriebsgebiets vor Peru bis zu 540,000 Zysten pro Gramm Trockensediment (BIEBOW 1996) und bilden damit weltweit einen der höchsten bisher gemessenen Werte.

Zusammenfassend lassen sich quartäre Auftriebsgebiete sehr gut an Hand ihrer Dinozysten-Vergesellschaftungen identifizieren. Allgemeine Kennzeichen sind hohe Zysten-Absoluthäufigkeiten sowie mittlere bis hohe Relativhäufigkeiten protoperidinioider (d.h. im Wesentlichen heterotropher) Zysten. Die große Häufigkeit heterotropher Formen innerhalb der Zystenvergesellschaftungen dürfte auf das optimale Nahrungsangebot z.B. in Form hier extrem häufiger Planktongruppen wie Diatomeen zurückgehen (SCHNEPF & ELBRÄCHTER 1992; DALE & FJELLSÅ 1994).

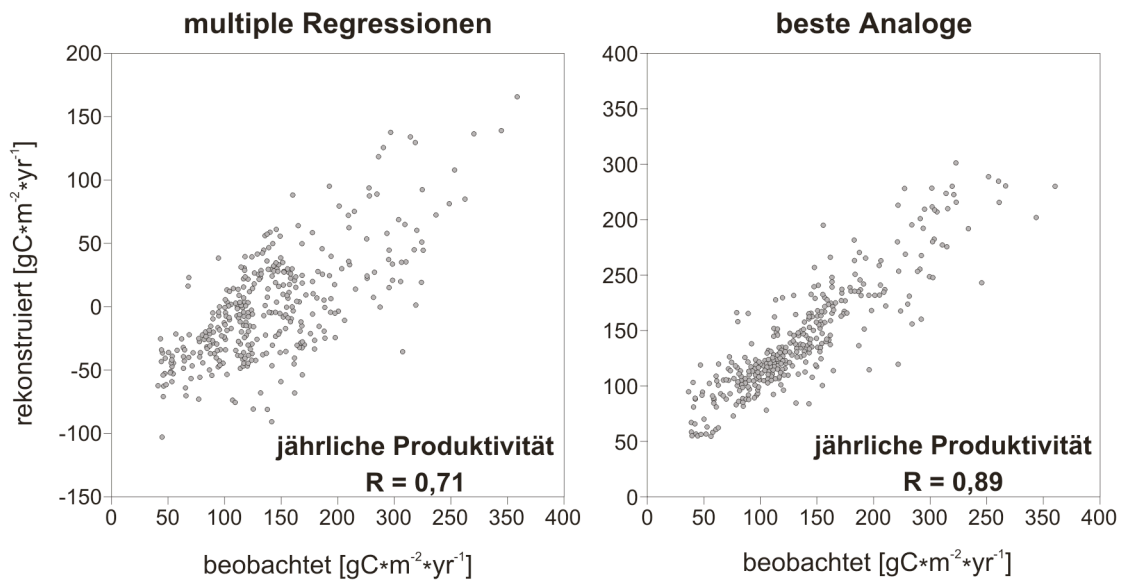
Die direkten Zentren der Auftriebszellen weisen wegen der dort hohen Turbulenz relativ geringe absolute Zystenhäufigkeiten auf. Dagegen ist die unmittelbare Nachbarschaft der Auftriebszellen durch hohe relative Häufigkeiten heterotropher (z.B. *Echinidium* spp., Zysten von *Gymnodinium catenatum*, *Protoperidinium americanum* und *Polykrikos kofoidii*) und phototropher Zysten (z.B. *Bitectatodinium spongium*, *Lingulodinium machaerophorum*, *Spiniferites pachydermus*, *S. ramosus* und *S. robustum*) charakterisiert (Abb. 5). Die Artenzusammensetzung der Zystenvergesellschaftungen ist in den einzelnen Auftriebsgebieten unterschiedlich. Der Grund hierfür ist bisher nicht eindeutig geklärt, könnte jedoch in der unterschiedlichen Menge zugeführten terrestrischen Materials in den Auftriebsprovinzen liegen (POWELL et al. 1992). Die Auftriebsgebiete um Afrika werden durch generell große absolute Zystenhäufigkeiten in Kombination mit hohen Anteilen phototropher und mittleren Anteilen heterotropher Zysten charakterisiert. Dagegen finden sich im Auftriebsgebiet vor Peru extrem große absolute Zystenhäufigkeiten zusammen mit hohen Anteilen heterotropher und niedrigen bis mittleren Anteilen phototropher Zysten.

### **Produktivitätssignal im offenozeanischen Bereich**

Unterschiede im organischen Gehalt von Sedimenten werden oft als Anzeiger für die Primärproduktion im Oberflächenwasser herangezogen (z.B. SUESS 1980; EMERSON & HEDGES 1988). Da Dinozysten innerhalb der Fraktion organischer Komponenten relativ stabil und gleichzeitig wichtige Primärproduzenten in der oberen Wassersäule sind, liefern sie ein gutes Abbild der Primärproduktion im Oberflächenwasser offenozeanischer Milieus.

Positive Korrelationen der absoluten Zystenhäufigkeiten der phototrophen und heterotrophen Taxa mit der Primärproduktion im Oberflächenwasser sind unter anderem durch Studien mit Sedimentfallen aus verschiedenen Regionen bekannt, so aus dem

Mittelmeer (z.B. MONTRESOR et al. 1998), Nordatlantik, äquatorialen Atlantik und äquatorialen Pazifik (z.B. DALE & DALE 1992), Arabischen Meer (ZONNEVELD & BRUMMER 2000) und dem Südozean (HARLAND & PUDSEY 1999). So zeigte sich etwa, dass in Gewässern mit zeitweiliger Meereisbedeckung die Zysten phototropher Dinoflagellaten auf Bereiche mit relativ geringem Eiseinfluss beschränkt sind. Heterotrophe Dinoflagellaten treten dagegen in länger eisbedeckten Regionen in den Vordergrund; sie profitieren hier von der großen Konzentration an Diatomeen, die das erhöhte Nährstoffangebot während des antarktischen Sommers nutzen (HARLAND & PUDSEY 1999). Die Analyse globaler Verteilungs- und Häufigkeitsmuster von Dinozysten ergibt, dass erhöhte Nährstoffgehalte, wie sie etwa an ozeanischen Fronten auftreten, mit erhöhten absoluten Zystenhäufigkeiten im Sediment einhergehen (z.B. MARRET & ZONNEVELD 2003).



**Abb. 6.** Korrelation der gemessenen Jahresproduktivität an der Meeresoberfläche im Nordatlantik mit Werten, wie sie auf der Basis von Dinozysten durch multiple Regressionen und beste Analoge erzeugt wurden. Verändert nach DEVILLERS & DE VERNAL (2000).

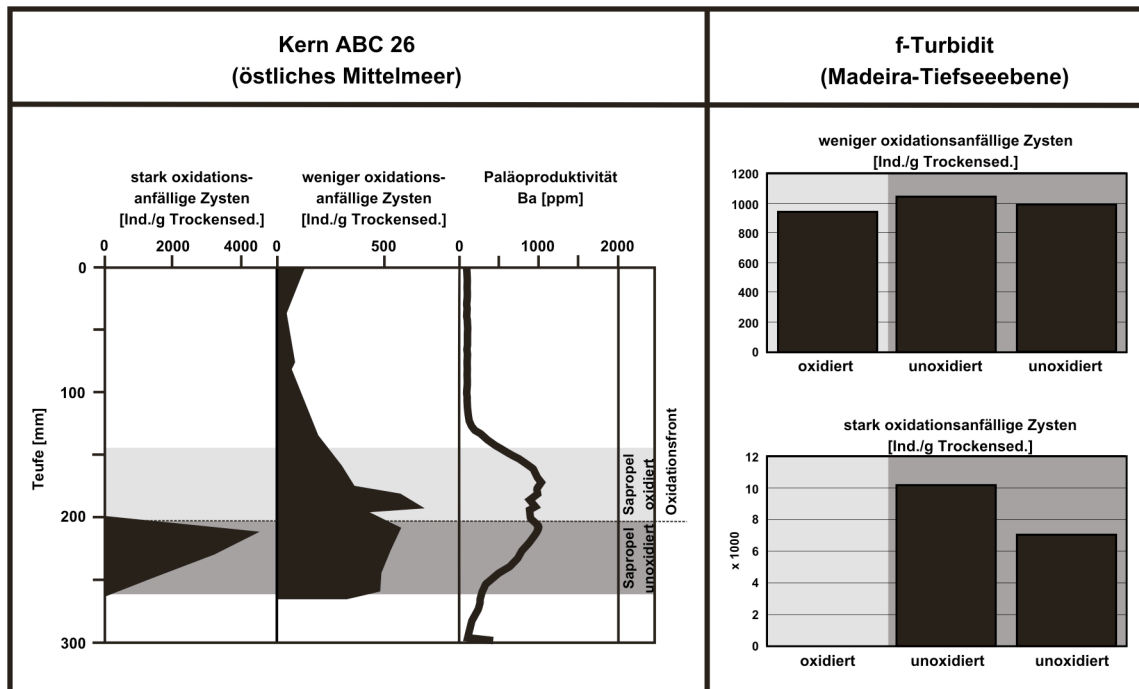
In einer der bisher ausführlichsten Arbeiten zur Produktivität in offenozeanischen Milieus und ihrem Ausdruck im Dinozystensignal untersuchten DEVILLERS & DE VERNAL (2000) die Beziehungen zwischen Zystenvergesellschaftungen und der Produktivität im Oberflächenwasser auf der Basis von Transferfunktionen. Ausgehend von einem Datensatz aus 371 rezenten Zystenvergesellschaftungen des Nordatlantiks rekonstruierten sie die jährliche Produktivität im Oberflächenwasser durch multiple Regressionen und das Identifizieren der besten Analoge mit Korrelationskoeffizienten von 0,71 bzw. 0,89 bezüglich des tatsächlich gemessenen Wertes (Abb. 6). Gegenwärtig wird dieser Referenzdatensatz auf 1137 Zystenvergesellschaftungen vergrößert, wobei auch das unterschiedliche Erhaltungspotenzial verschiedener Arten berücksichtigt wird. Der Ausschluss

erhaltungssensitiver Arten führt zu einer deutlichen Verbesserung der Korrelationskoeffizienten (A. DE VERNAL 2002, pers. Mitt.). Auch wenn der Datensatz von DEVILLERS & DE VERNAL (2000) keine Proben aus offenozeanischen Auftriebsgebieten und damit keine deutlichen Gradienten enthält, zeigt er doch, dass sich die Produktivität des Oberflächenwassers deutlich im quartären Dinozysten-Signal widerspiegelt und auch quantitativ rekonstruiert werden kann. Da Zystenvergesellschaftungen des jüngeren Pleistozäns mit den heutigen relativ gut vergleichbar sind, erscheint eine Anwendung von Transferfunktionen und damit eine quantitative dinozystengestützte Rekonstruktion der ozeanischen Produktivität für die nahe geologische Vergangenheit möglich.

### **Quantitative Rekonstruktion von Produktivität und Erhaltung**

Wie im vorigen Kapitel angesprochen, kann das primäre (d.h. ökologische) Signal in Dinozysten-Vergesellschaftungen durch ein Erhaltungssignal überprägt werden. Arbeiten zum aeroben Abbau quartärer Dinozysten nach der Sedimentation (ZONNEVELD et al. 1997, 2001) belegen, dass dieser Abbau taxonspezifisch und damit sehr selektiv wirkt (Abb. 7). Für die einzelnen Zystentaxa lässt sich ein Degradationsfaktor bestimmen, der sich aus dem Verhältnis zwischen ursprünglicher Zystenkonzentration im unoxidierten Sediment und sekundärer Zystenkonzentration im oxidierten Sediment errechnet. Die Reihenfolge der Zystentaxa bezüglich ihres Degradationsfaktors reicht von sehr widerstandsfähigen (*Impagidinium* spp., *Nematosphaeropsis labyrinthus*, *Operculodinium centrocarpum* und *Pentapharsodinium dalei*) zu sehr degradationsanfälligen Taxa (Zysten von *Protoperidinium* spp. und *Echinidinium* spp.). Auch der Vergleich zwischen Proben aus Sedimentfallen und von der Sedimentoberfläche oxischer und anoxischer Ablagerungsräume belegt für die degradationsanfälligen Zysten einen raschen Abbau, wogegen die an Hand der Sedimentfallen- und Oberflächenproben errechneten Flussdichten gut übereinstimmen (ZONNEVELD & BRUMMER 2000).

Untersuchungen an Material aus Sedimentfallen aus deutlich verschiedenen marinen Lebensräumen wie dem Golf von Neapel (MONTRESOR et al. 1998), dem Auftriebsgebiet vor Somalia (ZONNEVELD & BRUMMER 2000) und dem Südozean (HARLAND & PUDSEY 1999) zeigen eine verstärkte Produktion sowohl degradationsanfälliger als auch resistenterer Zystentaxa im Zusammenhang mit einer Verstärkung der Primärproduktivität im Oberflächenwasser. Da eine selektive Degradation von Zysten bereits während ihres Transports in der Wassersäule bisher nie beobachtet wurde, erscheint es möglich, die Akkumulationsraten degradationsresistenter Zystentaxa als Indikator für die Primärproduktion zu nutzen. Die Akkumulationsraten degradationsanfälliger Zystentaxa lassen dagegen nur unter hervorragenden Erhaltungsbedingungen Rückschlüsse auf die Produktivität zu, da eine schnelle Zystendegradation das Produktivitätssignal verschleiert, sobald aerobe Degradation eine Rolle zu spielen beginnt (VERSTEEGH & ZONNEVELD 2002).



**Abb. 7.** Unterschiede in den Konzentrationen stark bzw. weniger oxidationsanfälliger Dinozysten in oxidierten und unoxidierten Quartärsedimenten aus Kern ABC 26 (östliches Mittelmeer) und der Madeira-Tiefseeebene (f-Turbidit; Zentralatlantik). Die Daten belegen einen selektiven Abbau der stark oxidationsanfälligen Dinozysten in oxidierten Sedimenten, so dass das primäre (d.h. ökologische) Signal durch ein Erhaltungssignal überprägt wird. Kern ABC 26 umfasst die vergangenen 9 ka inclusive des Sapropels S1. Der f-Turbidit aus der Madeira-Tiefseeebene hat ein Alter von  $140 \pm 12$  ka (BUCKLEY & CRANSTON 1988). Sonstige Daten aus ZONNEVELD et al. (1997, 2001).

### Anthropogenes Eutrophierungs- und Verschmutzungssignal

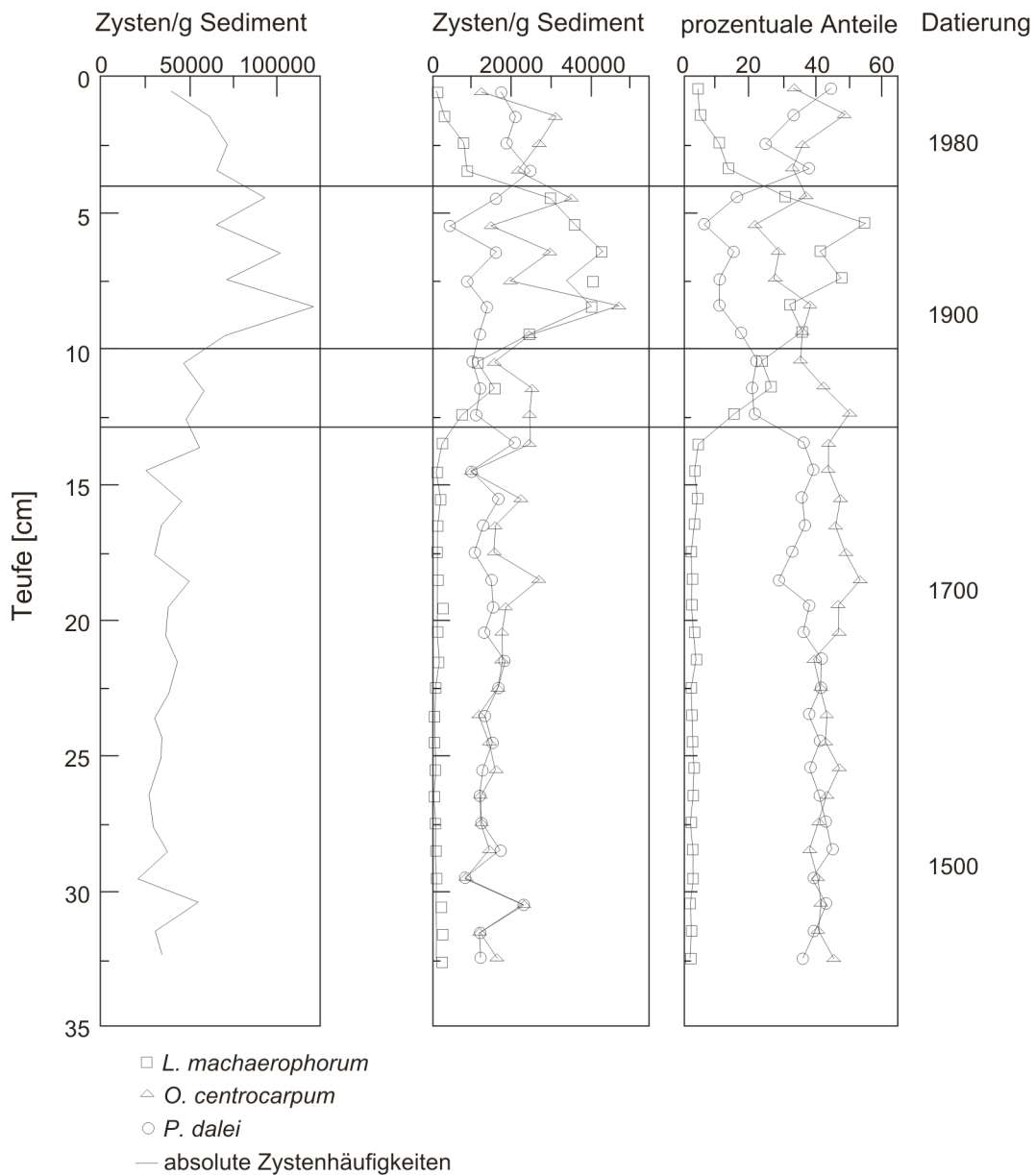
Das Potenzial von Dinoflagellaten als Produktivitätsanzeiger wird zunehmend genutzt, um die anthropogene Eutrophierung und Verschmutzung von Küstengewässern während der vergangenen 150 bis 200 Jahre zu erfassen. Nach Untersuchungen aus dem norwegischen Oslofjord schlägt sich das Eutrophierungssignal in Dinozysten-Vergesellschaftungen in einer Zunahme absoluter Zystenhäufigkeiten und einer Abnahme der Diversität nieder. DALE & FJELLSÅ (1994) und DALE et al. (1999) beobachteten einen Anstieg der absoluten Zystenhäufigkeiten seit dem 19. Jahrhundert. Im inneren Teil des Oslofjords, wo der Austausch der Wassermassen am geringsten ist, stiegen ab etwa 1890 die absoluten Zystenhäufigkeiten im Vergleich mit vorindustriellen Werten um mehr als das Zwanzigfache an (DALE & FJELLSÅ 1994). Im äusseren Fjord nahmen sie im Vergleich mit vorindustriellen Werten um den Faktor drei zu. Mit dem Bau von Kläranlagen in den 80er Jahren gingen die absoluten Zystenhäufigkeiten auf das vorindustrielle Niveau zurück (DALE et al. 1999; Abb. 8). Gleichzeitig zeigen die Daten aus dem Oslofjord einen starken Anstieg der absoluten und prozentualen Häufigkeiten von *Lingulodinium machaerophorum*, der Zyste der phototrophen

Dinoflagellatenart *Gonyaulax polyedra*, mit Einsetzen der Eutrophierung. Die absoluten Häufigkeiten von *Pentaparsodinium dalei* blieben dagegen relativ konstant. Eine mögliche Erklärung hierfür könnte in den saisonal unterschiedlichen Phasen maximaler Zystenbildung der beiden Taxa liegen. Die Zystenbildung von *L. machaerophorum* erfolgt besonders im Spätsommer (und damit in einem Zeitraum reduzierten natürlichen Nährstoffangebots), wodurch dieses Taxon besonders von der verbesserten Nährstoffzufuhr als Folge der Verschmutzung profitierte. *Pentaparsodinium dalei* dagegen als häufigster Bestandteil der Planktonblüte im Frühjahr, also einer Zeit mit generell geringeren Nährstoff-Limitationen, reagierte entsprechend weniger stark auf die verbesserte Nährstoffzufuhr (DALE et al. 1999).

Über die Reaktion zystenproduzierender Dinoflagellaten auf Umweltgifte wie Schwermetalle und polyzyklische aromatische Kohlenwasserstoffe liegen bisher Daten aus norwegischen Fjorden (SAETRE et al. 1997; THORSEN & DALE 1997) und der Bucht von Tokyo (MATSUOKA 1999) vor. Auch wenn die Differenzierung zwischen Eutrophierung, Verschmutzung und klimatischen Signalen bei der Interpretation der Daten schwierig sein kann (DALE 2000), zeigen die Ergebnisse doch eine Abnahme absoluter Zystenhäufigkeiten durch toxische Effekte chemischer Verschmutzung, eine Verkleinerung der photischen Zone durch verstärkte Schwebstofffracht, eine erhöhte Sedimentationsrate durch verstärkten Partikelfluss oder eine Kombination dieser Faktoren. Gleichzeitige prozentuale Veränderungen innerhalb der Zystenvergesellschaftungen betreffen vor allem eine Zunahme der Zysten von *Protoperidinium conicum*. Sie erklärt sich möglicherweise durch die auf Grund der Verschmutzung reduzierte Lichtdurchdringung des Oberflächenwassers, die das Wachstum lichtunabhängiger heterotropher Dinoflagellaten bevorzugt. Es ist allerdings auch vorstellbar, dass die starke Verschmutzung eine Verschiebung innerhalb der Phytoplankton-Vergesellschaftungen hin zu einer verbesserten Nährstoffsituation für *P. conicum* bewirkt oder dass beide Faktoren eine Rolle spielen (SAETRE et al. 1997; THORSEN & DALE 1997).

Fast alle verfügbaren Daten zur Reaktion von Dinoflagellaten-Vergesellschaftungen auf anthropogene Eutrophierung und Verschmutzung stammen aus den mittleren bis hohen Breiten. Die bis heute entwickelten Modelle und Vorstellungen sollten in Zukunft auf Regionen mit anderen ozeanographischen und klimatischen Rahmenbedingungen übertragen und dort überprüft werden. Diese Aufgabe wird durch das kosmopolitische Auftreten der meisten Dinozysten, die ein starkes Eutrophierungs- und Verschmutzungssignal liefern, erleichtert (DALE 2000). Zukünftige Arbeiten werden sicher zu einem differenzierteren Bild von Dinoflagellatenzysten als Indikatoren anthropogener Eutrophierung und Verschmutzung führen, und es erscheint durchaus möglich, dass Dinozysten in den angewandten Umweltwissenschaften eine wichtigere Rolle spielen werden.





**Abb. 8.** Veränderungen der Dinozysten-Vergesellschaftungen im Oslofjord als Reaktion auf anthropogene Einflüsse. Links: absolute Zystenhäufigkeiten; Mitte: absolute Häufigkeiten von *Lingulodinium machaerophorum*, *Operculodinium centrocarpum* und *Pentaparsodinium dalei*; rechts: relative Häufigkeiten von *L. machaerophorum*, *O. centrocarpum* und *P. dalei*. Weitere Erläuterungen im Text. Verändert nach DALE et al. (1999).

### Produktivitätssignal im Präquartär

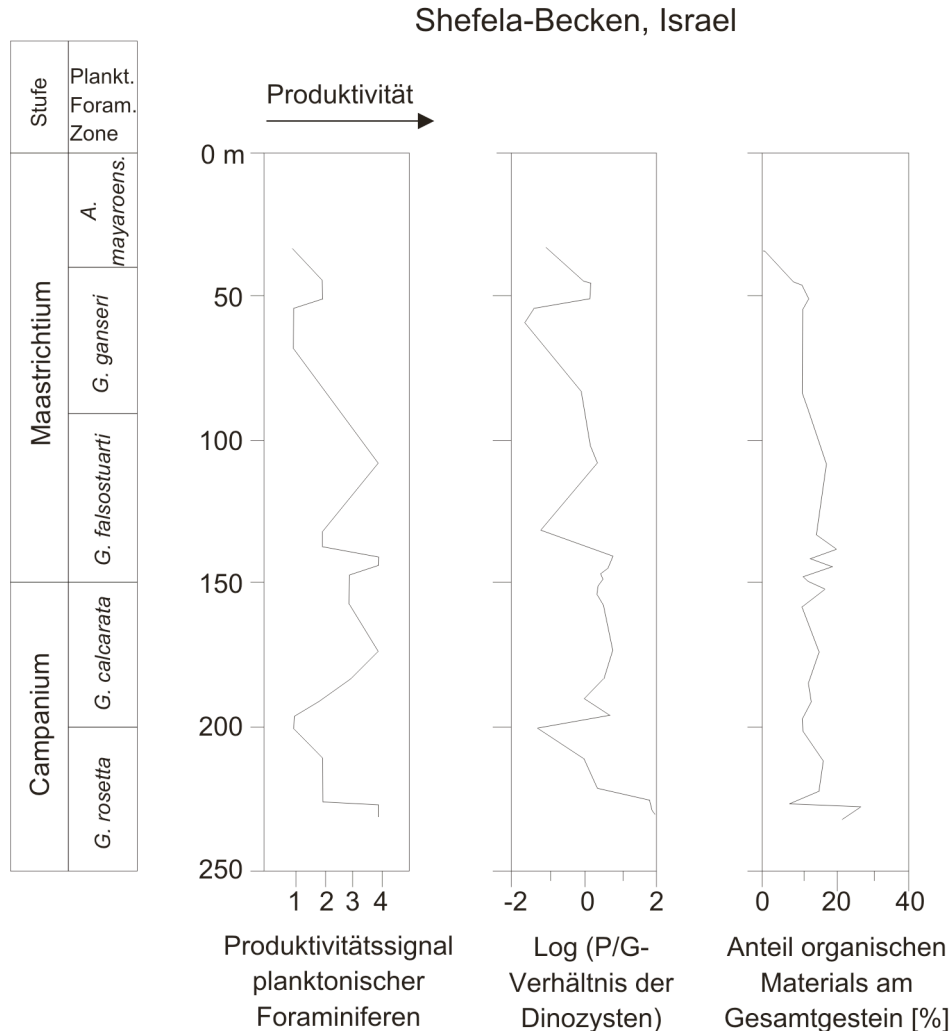
### Produktivitätssignal in Auftriebsgebieten

Die Identifikation von Paläo-Auftriebsgebieten in tertiären und mesozoischen Sedimenten auf der Basis von Dinozysten beruht hauptsächlich auf dem Verhältnis peridinioider ("P-Zysten")

zu gonyaulacoiden ("G-Zysten") Zysten. Ihr liegt die Annahme zu Grunde, dass peridinioide und gonyaulacoide Dinoflagellaten verschiedene Ernährungsstrategien repräsentieren: Peridinioide Formen werden als überwiegend heterotroph (mit u.a. Diatomeen als wichtiger Nahrungsquelle), gonyaulacoide Formen dagegen als phototroph angesehen (z.B. POWELL et al. 1992). Dieser Ansatz wird aus drei Gründen kritisiert: (1) Nicht alle aus dem Quartär bekannten peridinioiden Dinoflagellaten sind heterotroph, und entsprechend noch unsicherer ist die Beziehung zwischen Ernährungsstrategie und Morphologie bei präquartären Formen. Da jedoch die Auftriebsbedingungen mit der heterotrophen Ernährungsweise und nicht mit der peridinioiden Morphologie *per se* in einem Kausalzusammenhang stehen, bedeutet die Gleichsetzung der Begriffe "peridinioid" und "heterotroph" eine Simplifizierung, die zu Fehlinterpretationen führen kann; alternativ schlagen DALE & FJELLSÅ (1994) und DALE (1996) die Bezeichnungen "H-Zysten" und "A-Zysten" für die Ruhezysten heterotropher bzw. phototropher Dinoflagellaten vor. (2) Rezente heterotrophe Dinoflagellaten sind ausser in Auftriebsgebieten auch vor Flussmündungen und in Gebieten mit starker Meereisbedeckung häufig, so dass eine unkritische Interpretation des Dinozysten-Fossilberichts zur fälschlichen Identifikation von Paläo-Auftriebsgebieten führen kann (DALE & FJELLSÅ 1994). (3) Zysten peridinioider Dinoflagellaten sind sehr anfällig gegenüber aeroben Abbauprozessen; umgekehrt gehören die widerstandsfähigsten Zysten zu den gonyaulacoiden Formen. Damit kann die Interpretation des Verhältnisses fossiler P- und G-Zysten (P/G-Verhältnis) teilweise auf einem Erhaltungsartefakt beruhen (ZONNEVELD et al. 1997, 2001a). Da die Sauerstoffkonzentration im Boden- bzw. Porenwasser oft mit der Produktivität im Oberflächenwasser kovariiert, muss die Einbeziehung dieses Effekts jedoch nicht zwingend zu abweichenden Rekonstruktionen führen.

Trotz dieser Einschränkungen wurden fossile Auftriebsgebiete auf der Basis des P/G-Verhältnisses in paläogenen und kretazischen Dinozysten-Vergesellschaftungen rekonstruiert. Dieser Ansatz beruht auf der Argumentation, dass peridinioide Zysten immer noch ein ausreichend genaues Äquivalent zu heterotrophen Dinoflagellaten darstellen, auch wenn ein Teil der peridinioiden Zysten phototrophe Dinoflagellaten repräsentiert. BUJAK (1984) interpretierte die großen Häufigkeiten protoperidinioider Zysten im Obermiozän bis Pleistozän der Beringsee als Anzeiger eines erhöhten Nährstoffangebots und verglich die Situation mit dem heutigen Auftriebsgeschehen vor Peru. Allerdings könnte das gehäufte Auftreten protoperidinioider Zysten in hohen Breiten seit dem späten Miozän auch auf das zunehmend häufigere Auftreten von Meereis zurückzuführen sein (DALE & FJELLSÅ 1994). Für eozäne und früholigozäne Zysten-Vergesellschaftungen aus den hohen Breiten der Nordhemisphäre kann diese Möglichkeit allerdings ausgeschlossen werden. An Hand von Material, das während Ocean Drilling Project Leg 151 vor der grönländischen Ostküste erbohrt wurde, rekonstruierte FIRTH (1996) Paläoproduktivitätsereignisse, die möglicherweise auf Auftriebsgeschehen zurückgehen. Große Häufigkeiten von *Deflandrea* spp. und *Phthanoperidinium* spp. korrelieren hier mit dem Auftreten kieseliger, diatomeen- und radiolarienreicher Sedimente. Dieses Verteilungsmuster stützt die Ansicht, dass Dinoflagellaten, die Zysten von *Deflandrea* spp. und *Phthanoperidinium* spp. gebildet haben,

heterotroph waren (vgl. BRINKHUIS et al. 1992) und die Rekonstruktion erhöhter Produktivität auch zu Zeiten erhöhter Silikatlösung, wenn das Signal kieseliger Mikrofossilien stark verschleiert ist, erlauben.



**Abb. 9.** Produktivitätsrekonstruktion für das Campanium und Maastrichtium im Shefela-Becken (Israel) auf der Basis des Peridiniaceen/Gonyaulacaceen-Verhältnisses. Hohe Werte des Logarithmus des Peridiniaceen/Gonyaulacaceen-Verhältnisses weisen auf hohe Produktivität hin. Die aus dem Peridiniaceen/Gonyaulacaceen-Verhältnis abgeleiteten Produktivitätsinformationen werden durch das Produktivitätssignal planktischer Foraminiferen und abgeschwächt auch durch den Gesamtgehalt organischen Materials unterstützt. Verändert nach ESHET et al. (1994).

Auf der Basis des Peridiniaceen/Gonyaulacaceen-Verhältnisses rekonstruierten ESHET et al. (1994) die Entwicklung der Paläoproduktivität in einem Auftriebsgebiet aus der Oberkreide Israels. Hohe P/G-Verhältnisse interpretierten sie als Anzeiger hoher Produktivität. Die aus dem P/G-Verhältnis abgeleiteten Signale wurden durch Produktivitätsdaten von Seiten planktischer Foraminiferen und der organischen Geochemie unterstützt (Abb. 9). Zystenvergesellschaftungen aus der Oberkreide des Arktischen Ozeans weisen ebenfalls ein hohes P/G-Verhältnis zu Zeiten erhöhter, durch Auftrieb verursachter

Produktivität auf (FIRTH & CLARK 1998). Da die Familie der Peridiniaceae bereits im späten Jura erscheint (FENSOME et al. 1993), könnte der Ansatz, Paläo-Auftriebsgebiete an Hand des P/G-Verhältnisses zu identifizieren, in Zukunft auf Dinozysten-Vergesellschaftungen von mindestens unterkretazischem Alter ausgedehnt werden.

Zusammenfassend lassen sich auch präquartäre Auftriebsgebiete an Hand ihres Dinozysten-Signals erfassen. Obwohl der Ansatz, die Paläoproduktivität an Hand des Verhältnisses peridinioider und gonyaulacoider Dinoflagellaten zu rekonstruieren, wegen der mit der Zeit unklarer werdenden Ernährungsstrategien sowie wegen des unterschiedlichen Oxidationsresistenz der beiden Gruppen problematisch sein kann, haben die bisher vorliegenden Arbeiten vielversprechende Ergebnisse geliefert. Sie legen nahe, dass die Beobachtungen an rezenten Dinozysten als Indikatoren erhöhter Produktivität in Auftriebsgebieten wenigstens bis auf die Unterkreide übertragbar sind.

### **Produktivitätssignal im offenozeanischen Bereich**

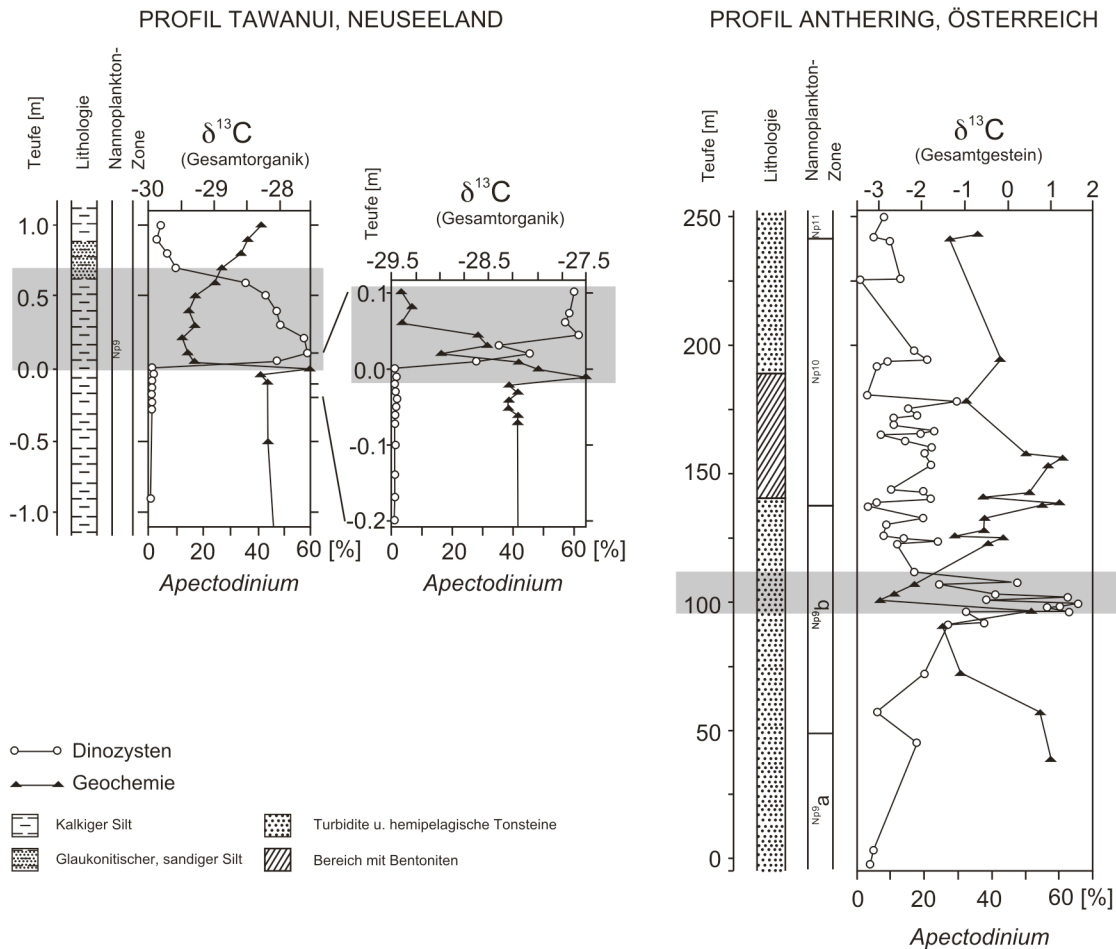
Analog zur heutigen Situation kann eine Zunahme im Fluss ozeanischer Dinozysten auch für das Präquartär als Anzeiger erhöhter Produktivität im offenen Ozean gelten. So lassen sich für den pliozänen Nordatlantik an Hand der Häufigkeitsverteilung ozeanischer, ozeanisch/neritischer und neritischer Zysten Schwankungen in der Produktivität des Oberflächenwassers nachweisen. Zeiten erhöhter Produktivität entsprechen dem verstärkten Fluss ozeanischer Zystentaxa (VERSTEEGH et al. 1996). Das Produktivitätssignal der Dinozysten eilt dabei Abkühlungen, wie sie durch stabile Isotope belegt sind, im Schnitt um etwa 5000 Jahre voraus. Obwohl die genauen Prozesskopplungen bislang ungenügend verstanden sind, könnte dies auf einen direkten Zusammenhang zwischen der Primärproduktion und Änderungen der atmosphärischen Zirkulation hinweisen (VERSTEEGH et al. 1996).

Zu Dinozysten-gestützten Produktivitätsänderungen im offenozeanischen Milieu liegen aus dem Paläogen Daten aus dem Obereozän der Tethys und des Südozeans vor. Ein kurzfristiges Ansteigen der Produktivität, möglicherweise in Kombination mit einer durch späteozäne Impakte verursachten Abkühlung des Oberflächenwassers, drückt sich hier in einem Massenaufreten von *Thalassiphora pelagica* aus. Die Interpretation von *T. pelagica* als Anzeiger erhöhter offenozeanischer Produktivität wird durch  $\delta^{13}\text{C}$ -Daten aus den untersuchten Abfolgen gestützt (VONHOF et al. 2000; COCCIONI et al. 2001).

### **Produktivitätssignal im rand- und flachmarinen Bereich**

Das Produktivitätssignal rand- und flachmariner Dinozysten-Vergesellschaftungen des Tertiärs und der Kreide ist durch eine Vielzahl von Arbeiten relativ gut bekannt. Wie schon

bei der Rekonstruktion von Paläo-Auftriebsgebieten (vgl. Kap. 3.2.1) spielen auch hier die relativen und absoluten Häufigkeiten peridinioider Zysten eine wichtige Rolle.



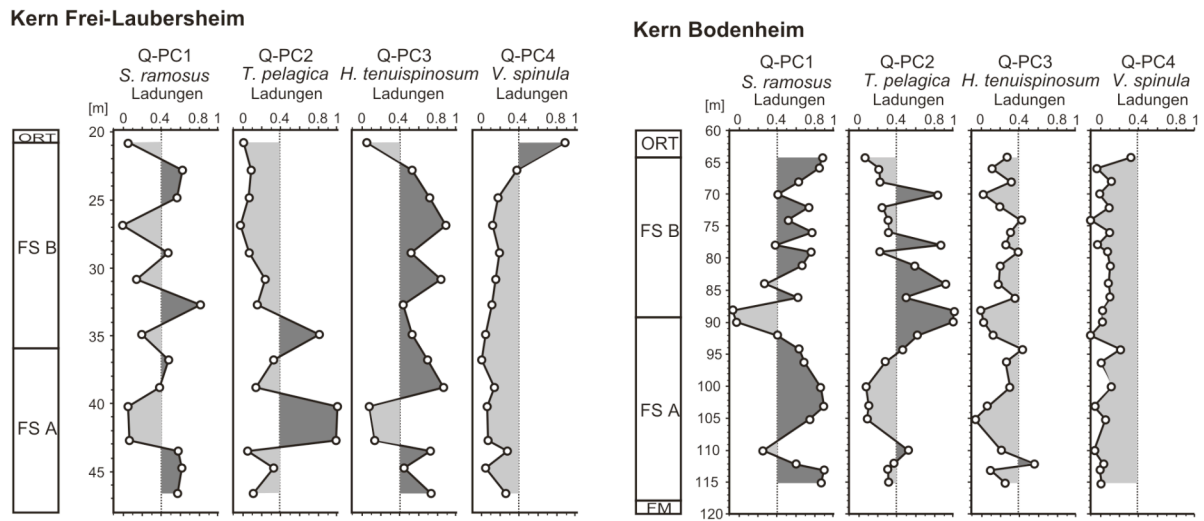
**Abb. 10.** Verteilung der Gattung *Apectodinium* und Kohlenstoff-Isotopie während des "Paleocene/Eocene Thermal Maximum" (PETM) in Profilen aus Neuseeland und Österreich. Die starke negative Kohlenstoffisotopen-Exkursion des PETM ist mit einem Massenaufreten der Gattung *Apectodinium* verbunden. Bereiche, deren Dinozysten-Vergesellschaftungen von *Apectodinium* dominiert werden, sind grau unterlegt. Weitere Erläuterungen im Text. Verändert nach CROUCH et al. (2001).

So rekonstruierte CROUCH (2001) für den Paleozän/Eozän-Grenzbereich Neuseelands Produktivitätsänderungen im neritischen Milieu an Hand des Prozentsatzes peridinioider Zysten. Große prozentuale Häufigkeiten peridinioider Zysten wurden als Indikator für ein erhöhtes Nährstoffangebot als Folge verstärkten terrestrischen Einflusses gewertet. Diesen Ansatz verfolgten auch CROUCH et al. (2001) bei Untersuchungen zur ökologischen Aussagekraft von Dinozysten während des "Paleocene/Eocene Thermal Optimum" (PETM). Diese kurze, ca. 220 ky umfassende Episode vor etwa 54,95 Ma wird durch eine sehr starke globale Erwärmung und damit in Verbindung stehende Umweltveränderungen charakterisiert (z.B. NORRIS & RÖHL 1999; vgl. auch Kap. 4). Dinozysten-Vergesellschaftungen des PETM weisen zeitgleich mit der starken negativen

Kohlenstoff-Exkursion dieses Intervalls ein Massenaufreten der Gattung *Apectodinium* auf (Abb. 10). Eine kurzfristige *Apectodinium*-Blüte im Paleozän/Eozän-Grenzbereich ist mittlerweile aus Österreich, Neuseeland (CROUCH et al. 2001) Russland (IAKOVLEVA et al. 2001), Spitzbergen (MANUM & THRONSEN 1986) und Westgrönland (NOHR-HANSEN im Druck) bekannt, so dass es sich hier offenbar um ein globales Ereignis handelt. Obwohl seine paläozeanographische Bedeutung bisher nicht völlig verstanden ist, scheint das *Apectodinium*-Massenvorkommen mit global hohen Temperaturen der Meeresoberfläche und einer starken Produktivitätssteigerung im randmarinen Bereich in Verbindung zu stehen (CROUCH et al. 2001). Die Annahme einer gesteigerten Produktivität stimmt mit den Ergebnissen früherer Arbeiten überein (z.B. BAINS et al. 2000). Sie beruht auf der Vorstellung, dass die *Apectodinium*-Zysten bildenden Dinoflagellaten heterotroph waren und sich von organischem Detritus und/oder Plankton ernährten, der in randmarinen Lebensräumen dieser Zeit - möglicherweise als Folge verstärkter hydrologischer Aktivität, die mehr Nährstoffe von den Kontinenten zuführte - gehäuft auftrat (CROUCH et al. 2001).

Für paläogene Dinozysten-Vergesellschaftungen wurde eine verstärkte Produktivität im küstennahen Bereich auch durch erhöhte Häufigkeiten von Mitgliedern der Gattungen *Wetzelialla* und *Deflandrea* rekonstruiert (z.B. WILLIAMS 1977; KÖTHE 1990; BRINKHUIS 1994; POWELL et al. 1996). Ihr bevorzugtes Auftreten in nährstoffreichen Lebensräumen wurde mit einer möglicherweise heterotrophen Ernährungsstrategie in Verbindung gebracht und beruht auf den relativ engen morphologischen Beziehungen der genannten Gattungen zu rezenten Zysten der Gattung *Protoperidinium* (z.B. BRINKHUIS et al. 1992). Fluoreszenz-Untersuchungen an *Wetzelialla*- und *Deflandrea*-Zysten belegen allerdings, dass beide Gattungen unter UV-Anregung stark fluoreszieren (PROSS, unveröffentl. Daten) und sich damit grundlegend von Zysten rezenter heterotropher Dinoflagellaten unterscheiden (vgl. BRENNER & BIEBOW 2001).

Die Hauptkomponentenanalyse unteroligozäner Dinozysten-Vergesellschaftungen aus dem süddeutschen Oberrheingraben ergab auf der Grundlage einer Vier-Komponenten-Lösung einen Faktor, der ausschließlich aus der *Thalassiphora pelagica* besteht und wahrscheinlich Intervalle verstärkter Produktivität und Sauerstoff-Abreicherung in der tieferen Wassersäule widerspiegelt (PROSS & SCHMIEDL 2002; Abb. 11). Die oben als Indikatoren erhöhter Nährstoffzufuhr genannten Gattungen *Deflandrea* und *Wetzelialla* sind hier nicht im *Thalassiphora pelagica*-Faktor vertreten, sondern als Bestandteile des *Spiniferites-ramosus*-Faktors im direkten Liegenden und Hangenden *Thalassiphora-pelagica*-dominierter Intervalle. Dieser scheinbare Widerspruch wird dadurch erklärt, dass ein verstärktes Auftreten von *Deflandrea* und *Wetzelialla* zwar erhöhte Nährstoffzufuhr anzeigt, die *Deflandrea*- und *Wetzelialla*-Zysten bildenden Dinoflagellaten gleichzeitig jedoch auf eine Sauerstoffabreicherung im Bodenwasser sensibel reagierten.

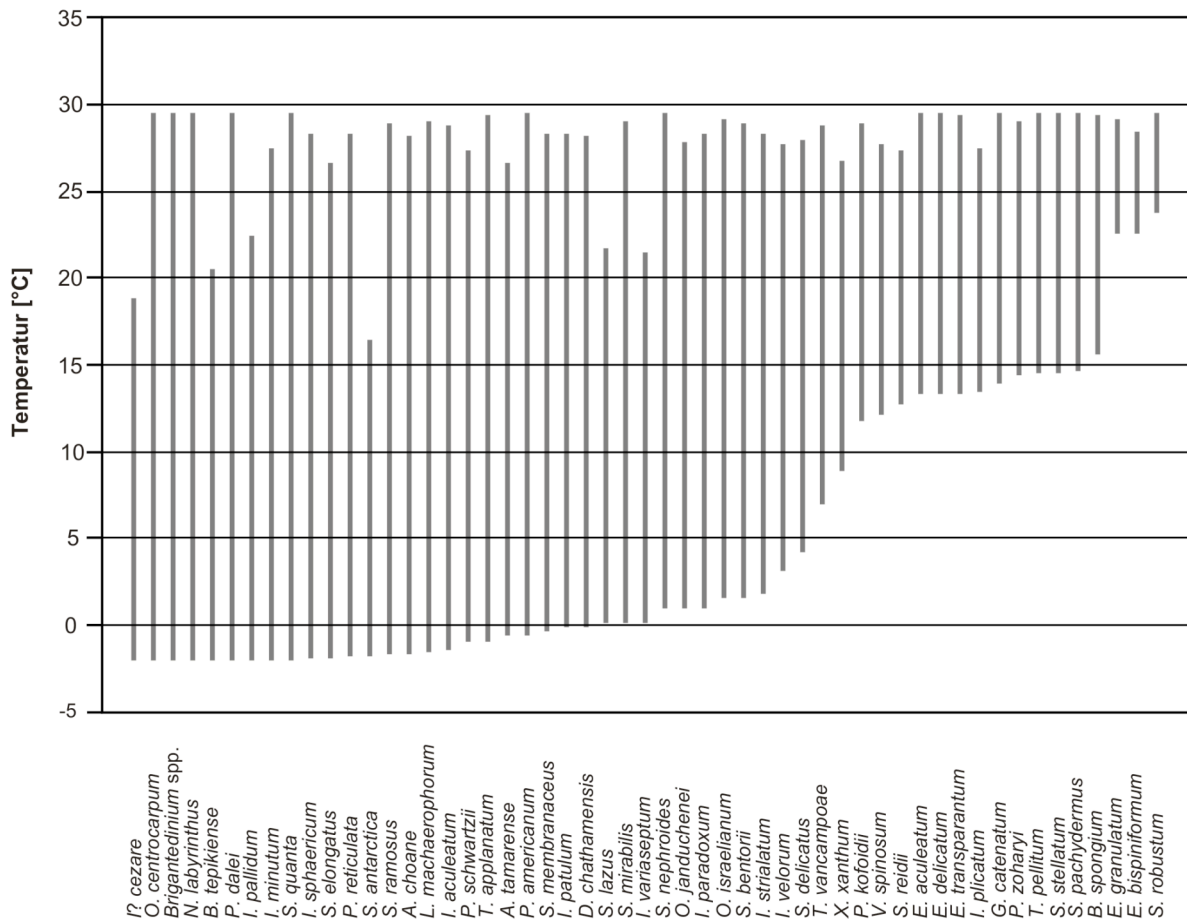


**Abb. 11.** Q-Modus-Hauptkomponentenanalyse unteroligozäner Dinozysten-Vergesellschaftungen aus zwei Bohrungen aus dem Oberrheingraben Süddeutschlands. Die Vier-Komponenten-Lösung erklärt 78 % der Ausgangsvarianz des Datensatzes. Der *Thalassiphora-pelagica*-Faktor ist monospezifisch und wird als Indikator verstärkter Produktivität und Sauerstoff-Abreicherung in der tieferen Wassersäule interpretiert. Die oft als Anzeiger erhöhter Produktivität verwendeten Gattungen *Deflandrea* und *Wetzeliiella* sind allerdings im *Spiniferites-ramosus*-Faktor enthalten. Dieser scheinbare Widerspruch wird dadurch erklärt, dass ein verstärktes Auftreten von *Deflandrea* und *Wetzeliiella* zwar erhöhte Nährstoffzufuhr anzeigt, die diese Zysten bildenden Dinoflagellaten gleichzeitig aber sensibel auf eine Sauerstoff-Abreicherung im Bodenwasser reagierten. FM = Foraminiferenmergel, FS A = Fischeschiefer A, FS B = Fischeschiefer B, ORT = Oberer Rupelton. Verändert nach PROSS & SCHMIEDL (2002).

### Signal der Oberflächenwasser-Temperatur

Die Temperatur des Oberflächenwassers ist einer der wichtigsten Umweltfaktoren der Ozeane und gleichzeitig ein zentraler Parameter bei Paläoklima-Modellierungen (z.B. WEFER et al. 1999). Abschätzungen von Paläo-Temperaturen des Oberflächenwassers beruhen bis heute hauptsächlich auf planktischen Foraminiferen. Daneben spielen auch Diatomeen und Radiolarien eine zunehmend wichtigere Rolle. Diese Ansätze stoßen jedoch bei Anwendung auf Gebiete der hohen Breiten auf Grund der Karbonat- bzw. Silikatlösung oft an ihre Grenzen. Zudem sind planktische Foraminiferen als überwiegend stenohaline Organismen in neritischen Lebensräumen mit oft reduziertem Salzgehalt relativ selten. Als Alternative und Ergänzung wurden deshalb in den vergangenen Jahren verstärkt Dinozysten zu Rekonstruktionen der Oberflächenwasser-Temperatur herangezogen. Da die Umgebungstemperatur wie in allen Mikroorganismen auch bei Dinoflagellaten einen starken Einfluss auf das Wachstum ausübt, muss sie bei der Verteilung von Dinoflagellatenarten eine wichtige Rolle spielen (DE VERNAL et al. 1993). Tatsächlich zeigt ein Vergleich global verteilter quartärer Dinozysten-Spektren aus Oberflächensedimenten mit den

physikalisch/chemischen Parametern der oberen Wassersäule, dass die Temperatur des Oberflächenwassers am stärksten mit der Varianz der Dinozysten-Verteilung korreliert (ZONNEVELD 2003a). Die Herbsttemperatur des Oberflächenwassers erklärt 36 % der Varianz des Datensatzes. Nach ihrer Temperaturabhängigkeit lassen sich die Dinozysten grob in drei Gruppen untergliedern: (1) "kalte" Taxa mit maximalen Relativhäufigkeiten in temperaten bis kalten Regionen, (2) "warme" Taxa mit maximalen Relativhäufigkeiten in subtropischen Regionen und (3) "tropische" Taxa (vgl. Abb. 12).



**Abb. 12.** Verteilung rezenter Dinozysten an der Sedimentoberfläche in Abhängigkeit der gemessenen Minimal- und Maximaltemperaturen im Oberflächenwasser auf der Basis von 835 global verteilten Probenpunkten. Verändert nach MARRET & ZONNEVELD (2003).

Es werden sowohl quantitative als auch qualitative Ansätze verfolgt, um die Temperatur des Oberflächenwassers an Hand rezenter und fossiler Dinozysten-Vergesellschaftungen zu rekonstruieren. Bisherige quantitative Rekonstruktionen quartärer Oberflächenwasser-Temperaturen an Dinozysten konzentrieren sich auf Material der höheren Breiten, wo klimatische Oszillationen durch die Nähe kontinentaler Eisschilde verstärkt sind. Basierend auf 197 rezenten Zystenvergesellschaftungen erstellten DE VERNAL et al. (1993) Transferfunktionen nach der Methode der besten Analoge, wie sie von GUIOT



(1990) ursprünglich für terrestrische Klimarekonstruktionen mit Pollenspektren entwickelt worden war. Ein Vergleich der Ergebnisse mit instrumentell gewonnenen Daten ergab hohe Korrelationen für die Oberflächenwasser-Temperaturen im Februar und August, den Salzgehalt und die jährliche Eisbedeckung. Die entsprechenden Korrelationskoeffizienten liegen zwischen 0,87 (August-Temperatur des Oberflächenwassers) und 0,97 (jährliche Eisbedeckung). Die Anwendung der Transferfunktionen auf Zystenvergesellschaftungen der hohen nördlichen Breiten aus der Zeit des Letzten Glazialen Maximums ergab im Vergleich zu heute signifikante Unterschiede in verschiedenen Parametern des Oberflächenwassers und belegt, dass sich der Ansatz von DE VERNAL et al. (1993) mindestens bis auf das Spätpleistozän anwenden lässt. In späteren Arbeiten vergrößerten DE VERNAL et al. (1998, 2000, 2001) den Referenzdatensatz für ihre Transferfunktionen erheblich und legten detaillierte quantitative Rekonstruktionen der Oberflächenwasser-Temperatur im Februar und August, des Salzgehalts und der jährlichen Eisbedeckung im Nordatlantik während des Letzten Glazialen Maximums vor (vgl. auch DE VERNAL et al. 1994; ROCHON et al. 1998; GRØSFJELD et al. 1999; DEVILLERS & DE VERNAL 2000).

Die Methode der besten Analoge basiert wesentlich auf zwei Annahmen. Zum einen wird bei der Berechnung der Ähnlichkeiten von einer linearen Beziehung zwischen Taxonhäufigkeiten und Umweltvariablen ausgegangen. Neuere Untersuchungen zeigen jedoch, dass die Beziehung zwischen der Produktion von Zysten und Veränderungen der Umweltparameter nicht linear ist (ZONNEVELD 2003a). Inzwischen wurde versucht, dieses Problem durch den Einsatz künstlicher neuronaler Netzwerke zu lösen (PEYRON & DE VERNAL 2001). Hierbei werden Transferfunktionen erstellt, welche die Input-Daten (z.B. relative Zystenhäufigkeiten) zu Output-Daten (z.B. Temperatur oder Salzgehalt) transformieren. Durch Vor- und Rückwärtsrechnung werden die Transferfunktionen so lange optimiert, bis die Input- und Output-Daten minimale Differenzen aufweisen. Die Methode der neuronalen Netzwerke funktioniert am besten für Bereiche, die innerhalb des durch den ursprünglichen Datensatzes abgedeckten Bereiches liegen. Ausserhalb des durch den ursprünglichen Datensatzes abgedeckten Bereiches (also einer Nichtanalog-Situation) sind die Funktionen nicht optimiert, und die neuronalen Netzwerke können falsche Output-Daten liefern.

Generell wird die Anwendung der Methode der besten Analoge über das jüngere Quartär hinaus, etwa auf Vergesellschaftungen aus dem Mittel- und Frühquartär und des Pliozäns, durch das Auftreten von Nicht-Analogsituationen erschwert. Besonders ab ca. 0,4 Ma enthalten die Zystenvergesellschaftungen zunehmend Taxa, die heute ausgestorben sind oder aber ihr Verteilungsmuster geändert haben. Dieses Problem lässt sich teilweise dadurch umgehen, dass in den rezenten Vergleichsdatsätzen nicht mehr vorkommende Taxa aus den fossilen Zystenspektren herausgerechnet werden (MUDIE 1992). Alternativ können die paläoökologischen Ansprüche ausgestorbener Arten dadurch rekonstruiert werden, dass ihre Verteilungsmuster an Hand multivariater Analysen mit denjenigen heute noch vorkommender Taxa verglichen werden (VERSTEEGH & ZONNEVELD 1994). Trotzdem sind weitere taxonomische Untersuchungen vor allem an Taxa mit frühquartären und

pliozänen Aussetzdaten nötig, um die Auflösung und Verlässlichkeit von Transferfunktionen prä-jungpleistozäner Dinozysten-Vergesellschaftungen zu verbessern. Um die relativ milden Temperaturen des Frühquartärs und Pliozäns erfassen zu können, muss gleichzeitig die Datenbasis für Transferfunktionen um rezente Zystenspektren aus den mittleren und niederen Breiten erweitert werden. Dieses Problem wurde mittlerweile von MARRET & ZONNEVELD (2003) angegangen, die globale Verbreitungs- und Häufigkeitskarten rezenter Dinozysten auf der Basis von 1137 Oberflächenspektren vorlegen.

Qualitative Angaben zur Temperatur des Oberflächenwassers an Hand käno- und mesozoischer Dinozystenvergesellschaftungen beruhen auf der entweder empirischen oder statistischen Differenzierung in Zystengruppen, die hohe, mittlere oder niedrige Wassertemperaturen bevorzugen. Variationen in der Häufigkeit der einzelnen Gruppen werden dann als Temperatursignal interpretiert. MATTHIESSEN (1996) wendete diesen Ansatz auf Dinozysten-Vergesellschaftungen des Spätglazials und Holozäns der Grönlandsee an. Ein Temperaturanstieg im Oberflächenwasser während des mittleren Holozäns dokumentiert sich hier in maximalen relativen Häufigkeiten kühltemperierter Zysten. Ähnlich rekonstruierten BOESSENKOOL et al. (2001) spätglaziale Temperaturänderungen vor der portugiesischen Atlantikküste. Sie werteten die relativen Häufigkeiten von Zysten, die typischerweise in hohen und mittleren Breiten vorkommen und daher als kühltemperiert gelten können, im Vergleich zu Zysten niedriger Breiten (d.h. eher wärmerer Gewässer) aus. Dieser Ansatz geht auf Untersuchungen an Dinozysten aus dem Obereozän und Unteroligozän Mittelitaliens zurück (BRINKHUIS & BIFFI 1993) und wurde wiederholt auf tertiäre Dinozysten des Tethysraumes angewendet (z.B. Pliozän Süditaliens: VERSTEEGH 1994; Oligozän Mittelitaliens: BRINKHUIS 1994). Anwendung fand er auch bei Rekonstruktionen der Oberflächenwasser-Temperaturen im Kreide/Tertiär-Grenzbereich (BRINKHUIS et al. 1998). Um Paläo-Temperaturen für dieses Intervall zu gewinnen, verfolgten BRINKHUIS et al. (1998) drei verschiedene, miteinander verwandte Ansätze. Durch eine Korrespondenzanalyse identifizierten sie Umweltveränderungen, die mit Änderungen der Oberflächenwasser-Temperaturen im Zusammenhang stehen, und besonders temperaturempfindliche Taxa. Gleichzeitig bestimmten sie für den Kreide/Tertiär-Grenzbereich Änderungen der Verbreitungsmuster dieser Taxa in Abhängigkeit von der geographischen Breite. Die Ergebnisse zeigen eine kurzfristige Abkühlung direkt an der Kreide/Tertiär-Grenze, der sich eine starke Erwärmung anschloss. Dieser Wärmeperiode folgten zwei weitere Kühl-warm-Zyklen, bevor sich wieder dauerhaft relativ warme Bedingungen etablierten.

Großmaßstäbliche Verschiebungen in der Verbreitung besonders temperaturempfindlicher zystenbildender Dinoflagellaten sind auch für den Zeitraum des "Paleocene/Eocene Thermal Optimum" (PETM) dokumentiert (BUJAK & BRINKHUIS 1998; CROUCH et al. 2001; vgl. auch Kap. 3.2.3). Bezüglich des Dinozysten-Fossilberichts zeigt das PETM eine Reduzierung der Diversität und ein nahezu synchrones Massenaufreten der Gattung *Apectodinium* in den mittleren bis hohen Breiten beider Hemisphären (BUJAK & BRINKHUIS 1998; CROUCH et al. 2001). Offensichtlich führte die Erwärmung des PETM

zusammen mit einem erhöhtem Nährstoffangebot dazu, dass die Gattung *Apectodinium* ihr Verbreitungsareal auf die mittleren und hohen Breiten ausdehnte, während Zystentaxa mit einer Affinität zu kälteren Bedingungen reduziert wurden. Der Temperaturrückgang mit dem Ende des PETM bewirkte einen Rückzug von *Apectodinium* in niederere Breiten, und entstehende Nischen wurden durch sich neu entwickelnde Taxa besetzt (BUJAK & BRINKHUIS 1998).

Auf mehr regionaler Ebene zeichnen sich wahrscheinlich temperaturabhängige Arealverschiebungen zystenbildender Dinoflagellaten auch für das Oligozän West- und Nordwesteuropas ab (PROSS 2001a). Das Aussetzen von *Wetzelialla gochtii*, *W. symmetrica* und *Rhombodinium draco* ist hier stark diachron, wobei die Aussetzdaten von der paläogeographischen Lage abhängen. Im Nordwesteuropäischen Tertiärbecken kommen die genannten Arten länger vor als im südlichen Westeuropa. Die maximalen zeitlichen Unterschiede betragen bei *W. symmetrica* 4,5 Ma, bei *W. gochtii* 3,6 Ma und bei *R. draco* 3 Ma. Da diese Unterschiede zu groß sind, um sich durch Datierungsprobleme erklären zu lassen, und andere Zystentaxa wie *Phthanoperidinium amoenum* und *P. comatum* bezüglich der Nannoplankton-Zonierung isochron aussetzen, ist der beobachtete Zeitversatz als real anzusehen. Er wird durch paläozeanographische Veränderungen in der Verbindung des Nordwesteuropäischen Tertiärbeckens mit der Tethys über den Rhône- und Oberrheingraben erklärt. Der Einfluss wärmerer, nährstoffärmerer oder geringer- bzw. höhersaliner Wassermassen aus dem Tethysraum oder eine Kombination dieser Faktoren führte zu einer relativ frühen Verschlechterung der Umweltbedingungen für *W. symmetrica*, *W. gochtii* und *R. draco* an den südlichsten untersuchten Lokalitäten. Das Nordwesteuropäische Tertiärbecken wurde von den Umweltveränderungen erst später betroffen und zeigt deshalb die jüngsten Aussetzdaten von *W. symmetrica*, *W. gochtii* und *R. draco*.

Zusammenfassend bilden sowohl quartäre als auch präquartäre Dinozysten-Vergesellschaftungen die Temperatur des Oberflächenwassers sehr gut ab. Temperaturrekonstruktionen auf der Basis von Dinozysten haben sich bis heute besonders für die höheren Breiten und neritische Ablagerungsräume bewährt, wo planktische Foraminiferen oft ein unklares Signal liefern. Während für quartäre Zystenvergesellschaftungen quantitative Verfahren, die absolute Temperaturwerte liefern, fest etabliert sind, werden präquartäre Vergesellschaftungen bisher qualitativ ausgewertet und ergeben relative Temperaturänderungen. Zukünftige Entwicklungen werden darauf abzielen, verstärkt auch das Temperatursignal präquartärer Zystenvergesellschaftungen des Neogens zu quantifizieren.

### **Signal des Salzgehalts**

Der Salzgehalt kontrolliert zusammen mit der Temperatur die Dichte der Wassermassen in den Ozeanen und ist damit eine wichtige Komponente der thermohalinen Zirkulation. Heute

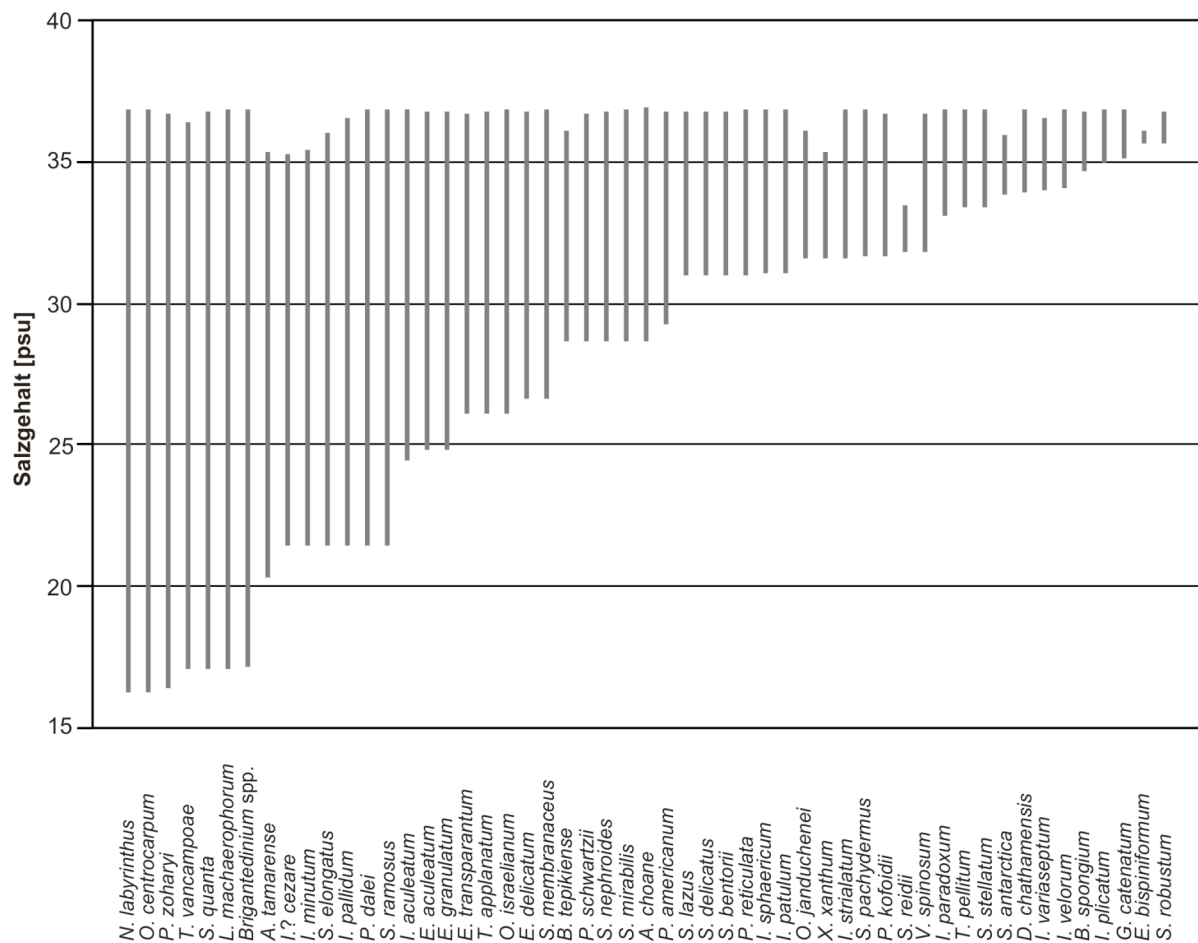
hauptsächlich benutzte Methoden zur Bestimmung des Paläo- Salzgehalts beruhen auf Sauerstoff-Isotopen und den ökologischen Ansprüchen von Foraminiferen (vgl. ausführliche Diskussion in WOLFF et al. 1999). Da der Salzgehalt einen wichtigen Faktor bei der Osmose in Mikroorganismen darstellt, spielt er auch bei der Verbreitung von Dinoflagellaten und der Bildung ihrer Zysten eine Rolle (z.B. DE VERNAL et al. 1993). Der Einfluss von Salzgehaltsänderungen auf Dinoflagellaten ist auf zwei verschiedene Weisen dokumentiert: zum einen durch Veränderungen in den Zystenvergesellschaftungen und zum anderen durch Veränderungen in der Morphologie verschiedener Dinozysten-Taxa.

Ein Vergleich global verteilter quartärer Dinozysten-Spektren aus Oberflächensedimenten mit den physikalisch/chemischen Parametern der oberen Wassersäule belegt, dass der Salzgehalt des Oberflächenwassers knapp 8% der Varianz der Dinozysten-Verteilung erklärt (ZONNEVELD 2003a; Abb. 3). Auch wenn der benutzte Datensatz damit keinen signifikanten Bezug zwischen Salzgehalt und Zysten-Verteilung ergibt, zeichnet die maximale Verbreitung einzelner Taxa im Vergleich zum Salzgehalt doch ein deutliches Bild (Abb. 13). Keines der rezenten Taxa ist in seiner Verbreitung auf geringsaline Lebensräume beschränkt. Alle Taxa, die dort vorkommen, sind euryhalin und können auch hohe Salzgehalte des Oberflächenwassers tolerieren. Im Gegensatz dazu treten einige Taxa ausschließlich in vollmarinen Lebensräumen auf.

Morphologische Veränderungen von Dinozysten als Folge reduzierten Salzgehalts oder anderem Umweltstress wurden erstmalig von WALL et al. (1973) und WALL & DALE (1974) an holozänem Material aus dem Schwarzen Meer beschrieben. In niedrighalinen Lebensräumen beobachteten diese Autoren eine Zunahme von Zysten mit reduzierten Fortsätzen, Variationen im Ausmaß der Entwicklung von Septen zwischen den einzelnen Fortsätzen und die Entwicklung kreuzförmiger an Stelle runder Endozysten. Auch Modifikationen in der Bildung der Archäopyle wurden mit Salzgehaltsänderungen in Verbindung gebracht (WALL et al. 1977). Die Hypothese, dass der Salzgehalt die Fortsatzlänge beeinflusst, wurde später durch Untersuchungen an *Lingulodinium machaerophorum* (z.B. WALL & DALE 1973; TURON 1984; NEHRING 1994a, b; DALE 1996; ELLEGAARD 2000), *Operculodinium centrocarpum* (z.B. DE VERNAL et al. 1989; MATTHIESSEN & BRENNER 1996) und *Spiniferites* spp. (z.B. DALE 1996; ELLEGAARD 2000) verifiziert. BRENNER (2001) nutzte diese Beobachtungen zur Rekonstruktion holozäner Salzgehaltsschwankungen in der Ostsee. Die morphologischen Änderungen der Fortsätze resultieren aus einem verfrühten Platzen der Aussenmembran, welche die Dinoflagellatentheka und -zyste während der Enzystierung umgibt (KOKINOS & ANDERSON 1995). Auch die Idee, dass kreuzförmige Endozysten den Einfluss verringerten Salzgehalts widerspiegeln, wurde inzwischen durch eine Untersuchung kreuzförmiger *Spiniferites*-Zysten aus lakustrischen Sedimenten Nordgriechenlands bestätigt (KOULI et al. 2001).

Laboruntersuchungen weisen allerdings auf eine relativ komplexe Beziehung zwischen Zystenbildung und dem Salzgehalt der Umgebung hin. Exemplare mit reduzierten Fortsatzlängen traten bei allen untersuchten Salzgehalten auf, waren aber bei geringen und untergeordnet auch bei erhöhten Salzgehalten häufiger als Formen mit normalen Fortsätzen.

Monoklonale Kulturen von *Lingulodinium machaerophorum* entwickeln auch bei konstantem Salzgehalt unterschiedlich lange Fortsätze (KOKINOS & ANDERSON 1995). Auch bei *Spiniferites membranaceus* und *S. ramosus* bilden sich bei gleichbleibendem Salzgehalt verschiedene Morphotypen aus (LEWIS et al. 1999). Es liegt daher nahe, Salzgehaltsschwankungen als alleinigen Grund für diese morphologischen Veränderungen auszuschließen. Hierfür sprechen auch Untersuchungen an spätquartären Zystenvergesellschaftungen des Schwarzen Meeres, des Marmarameeres und der Ägäis (MUDIE et al. 2001). Sie ergaben für *Lingulodinium machaerophorum* keine signifikante Korrelation ( $R = 0,33$ ) zwischen Fortsatzlänge und des aus Foraminiferen abgeleiteten Salzgehalts. Schwache inverse Korrelationen bestehen zwischen dem Salzgehalt und dem Anteil von *Spiniferites cruciformis* an den Zystenvergesellschaftungen ( $R = -0,61$ ) sowie zwischen dem Salzgehalt und dem Anteil eines besonderen Morphotyps von *Spiniferites cruciformis* ( $R = -0,67$ ). Der Ansatz, Salzgehaltsänderungen direkt aus morphologischen Variationen von Dinozysten abzuleiten, ist demnach bislang problematisch. Auch erlaubt er bei der derzeitigen Datenlage noch keine Quantifizierung der Salzgehaltsänderungen.

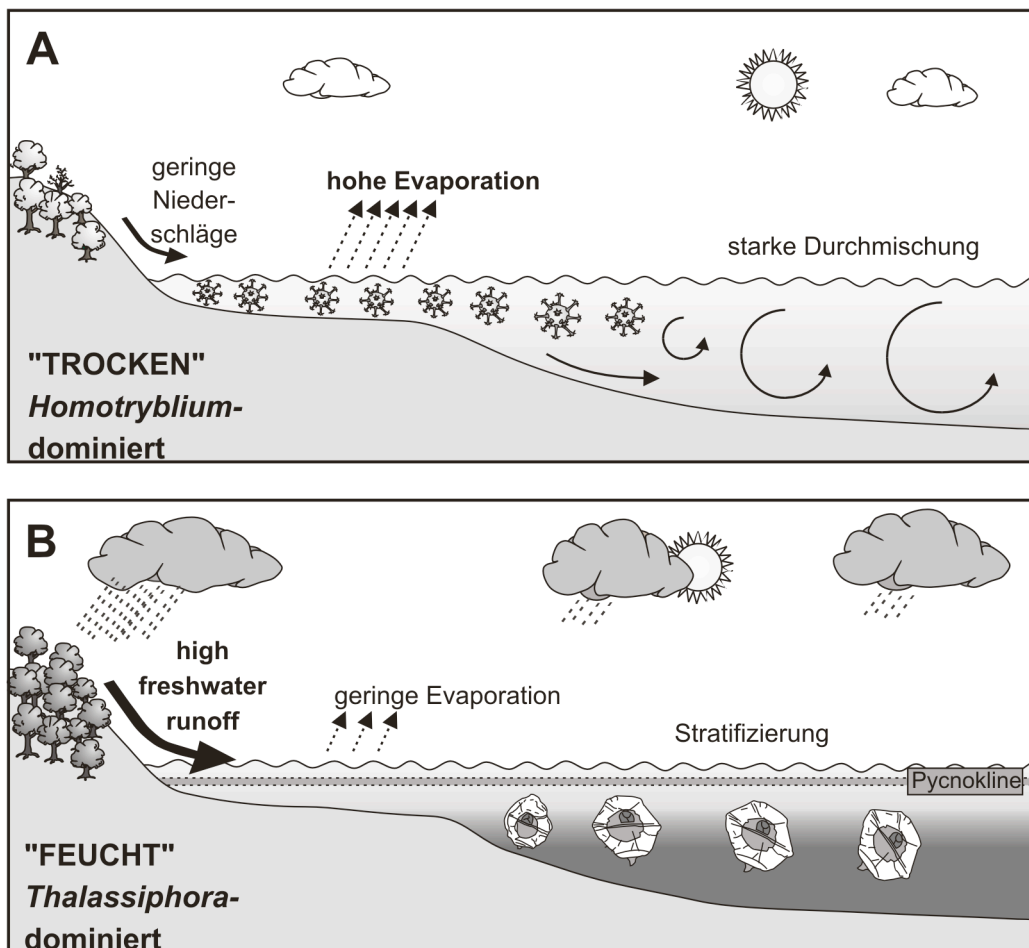


**Abb. 13.** Verteilung rezenter Dinozysten an der Sedimentoberfläche in Abhängigkeit der gemessenen minimalen und maximalen Salzgehalte im Oberflächenwasser auf der Basis von 835 global verteilten Probenpunkten. Verändert nach MARRET & ZONNEVELD (2003).

Quantitative Aussagen zum Salzgehalt sind zumindest für quartäre Zystenvergesellschaftungen durch Transferfunktionen möglich, wie sie auch für die Rekonstruktion von Oberflächenwasser-Temperaturen zur Verfügung stehen (vgl. Kap. 4). DE VERNAL et al. (2000) rekonstruierten den Salzgehalt im Nordatlantik während des Letzten Glazialen Maximums (LGM) auf der Basis 439 rezenter Zystenvergesellschaftungen. Ihre Ergebnisse wurden an rezenten Werten kalibriert und erreichen eine Genauigkeit von  $\pm 0,7$  ‰ im Salzgehaltsbereich zwischen 25 und 36 ‰. Für den Salzgehalt im Nordatlantik während des LGM zeigen sie im Vergleich zu heute deutlich verringerte Werte; die geringsten Salzgehalte wurden für das Oberflächenwasser in der Umgebung der Laurentischen und Fennoskandischen Eisschilde rekonstruiert und erklären sich durch einen erhöhten Schmelzwassereinfluss. Um Umweltveränderungen in den arktischen Regionen im späten Pliozän und Quartär zu erfassen, entwickelte MUDIE (1992) ausgehend von 180 Vergesellschaftungen aus dem Nordwestatlantik Transferfunktionen, die bezüglich des Salzgehalts eine Genauigkeit von  $\pm 2,8$  ‰ erreichen. Die Tatsache, dass sie damit unter der Genauigkeit des Foraminiferensignals blieben, wird mit der relativ hohen ökologischen Toleranz von Dinoflagellaten erklärt. Diese Toleranz erlaubt jedoch eine Ausdehnung des Zeitrahmens, auf den die Transferfunktionen angewendet werden können, bis in das späte Pliozän (MUDIE 1992). Für ältere Zystenvergesellschaftungen besteht eine mit dem Alter zunehmende Wahrscheinlichkeit von Nichtanalog-Szenarien, da der Anteil rezenter Zysten abnimmt (z.B. MUDIE & HARLAND 1996). Die Rekonstruktion von Paläo-Salzgehalten an Hand prä-pliozäner Vergesellschaftungen beruht daher auf den Verteilungsmustern von Taxa, deren Erfordernisse in Bezug auf den Salzgehalt gut bekannt sind, und ist nur qualitativer Natur.

Unter tertiären Dinozysten gelten Elemente des *Homotryblum*-Komplexes als charakteristisch für lagunäre bis innerneritische Lebensräume mit erhöhtem Salzgehalt (vgl. ausführliche Diskussion in BRINKHUIS 1994). Diese Zuordnung beruht auf der morphologischen Ähnlichkeit von *Homotryblum* mit dem rezenten, gegen erhöhten Salzgehalt relativ unempfindlichen Taxon *Polysphaeridium zoharyi* sowie der empirisch gewonnenen Affinität der Gruppe zu innerneritischen Ablagerungsräumen niedriger bis mittlerer Breiten (DE VERTEUIL & NORRIS 1996). Entsprechend interpretierte KÖTHE (1990) Intervalle im Oligozän und Miozän Nordwestdeutschlands mit erhöhten *Homotryblum*-Häufigkeiten als Bereiche erhöhten Salzgehalts. Auch für neritische Ablagerungsräume im Unteroligozän Süddeutschlands wurde die Dominanz von *Homotryblum tenuispinosum* und *H. floripes* innerhalb der Zysten-Vergesellschaftungen als Signal erhöhten Salzgehalts interpretiert (PROSS & SCHMIEDL 2002; Abb. 14). *Homotryblum*-dominierte Intervalle wechseln hier wiederholt mit Bereichen, die durch *Thalassiphora pelagica* dominiert werden. Dies wird auf Klimaänderungen zwischen relativ trockenen und feuchten Perioden zurückgeführt. Große prozentuale Häufigkeiten von *Homotryblum tenuispinosum* und *H. floripes* spiegeln demnach relativ trockene Perioden mit reduzierter Süßwasserzufuhr und gleichzeitig erhöhter Evaporation wider. Feuchtere Perioden mit verstärkter Süßwasserzufuhr und relativ geringerer Evaporation sind dagegen durch große Häufigkeiten

von *Thalassiphora pelagica* gekennzeichnet. Die gestiegenen Häufigkeiten dieser Form werden als Folge verstärkten Süßwasserzuflusses in das Becken interpretiert, der zu einer Erhöhung der Produktivität und über den Mechanismus einer Dichteschichtung zu einer Sauerstoff-Abreicherung im Bodenwasser und der unteren Wassersäule führte (PROSS & SCHMIEDL 2002; Abb. 14).



**Abb. 14.** Schematisches Modell für die Reaktion zystenbildender Dinoflagellatenpopulationen auf klimatisch induzierte ozeanographische Wechsel im Unteroligozän Süddeutschlands. Während relativ trockener Perioden (A; durch die als Indikator erhöhter Salinität interpretierte *Homotryblum tenuispinosum*-Assoziation dominiert) führte eine Verminderung der Niederschläge zusammen mit starker Evaporation zu einem Ansteigen des Salzgehalts im küstennahen Bereich. Während relativ feuchterer Perioden (B; durch die als Indikator erhöhter Produktivität und/oder Sauerstoff-abgereicherter Lebensräume interpretierte *Thalassiphora pelagica*-Assoziation dominiert) hatte ein hoher Süßwasserzufluss eine erhöhte Nährstoffzufuhr zur Folge. Gleichzeitig kam es zur Bildung einer Pycnokline, die geringersalines Oberflächenwasser von höhersalinen tieferen Wassermassen trennte und dadurch zu einer Verringerung der Sauerstoffversorgung im Bodenwasser führte. Weitere Erläuterungen im Text. Verändert nach PROSS & SCHMIEDL (2002).

Zusammenfassend sind quantitative Rekonstruktionen des Paläo-Salzgehalts auf der Basis von Dinozysten bisher für das Quartär und späte Pliozän möglich. Sie beruhen auf Transferfunktionen. Qualitative Aussagen zum Paläo-Salzgehalt beruhen zum einen auf morphologischen Änderungen spezifischer Taxa, wobei eine Verringerung des Salzgehalts oft mit einer Reduzierung der Fortsatzlängen einhergeht. Zum anderen beruhen sie auf dem gehäuftem Auftreten der *Homotryblium*-Gruppe (*Homotryblium* spp., *Polysphaeridium zoharyi*). Die Gattung *Homotryblium* ist erstmals aus dem frühen Paleozän bekannt (IAKOVLEVA et al. 2001) und stirbt im mittleren Miozän aus (BRINKHUIS 1994); *Polysphaeridium zoharyi* tritt erstmals im frühen Eozän auf und ist auch rezent noch vertreten (BUJAK & WILLIAMS 1979). Damit erlaubt die *Homotryblium*-Gruppe Aussagen zum Paläo-Salzgehalt für das gesamte Neogen und den größten Teil des Paläogens.

### **Proximal-distal-Signal und Wassertiefensignal**

Obwohl besonders der Transport von Zysten vom Kontinentalschelf in ozeanische Ablagerungsräume eine Interpretation erschweren kann (z.B. DALE & DALE 1992), weisen marine Dinozysten-Vergesellschaftungen ein deutliches Proximal-distal-Signal auf. Die Diversität zystenbildender Dinoflagellaten erreicht ihr Maximum im küstennahen Raum. Dieser Aspekt des Proximal-distal-Signals in Zystenvergesellschaftungen wurde früher wiederholt mit Änderungen der Wassertiefe in Verbindung gebracht (z.B. WALL et al. 1977). Neuere Untersuchungen an Rezentmaterial (z.B. MARRET & ZONNEVELD 2003; dort auch weitere Zitate) belegen jedoch, dass die Diversität vor allem von den lokalen Umweltbedingungen im Oberflächenwasser und dem Sauerstoffgehalt des Boden- und Porenwassers abhängt. Diese Faktoren wiederum zeigen oft einen Proximal-distal-Gradienten.

Im Hinblick auf die Anpassung vieler Dinoflagellatentaxa an spezifische Umweltbedingungen im Oberflächenwasser bildet die Nährstoffsituation einen wichtigen Faktor bei der Zusammensetzung proximaler und distaler Zystenvergesellschaftungen (vgl. Kap. 3). Laborversuche zeigen, dass viele ozeanische Vertreter des Phytoplanktons an extrem geringe Nährstoffgehalte im Oberflächenwasser adaptiert und unter den erhöhten Nährstoffkonzentrationen, wie sie im neritischen Raum auftreten, nicht lebensfähig sind (BRAND et al. 1983; DALE 1996).

Auf der anderen Seite ist durch Untersuchungen rezenter Dinozysten-Akkumulationsraten auf dem Meeresboden und in Sedimentfallen bekannt, dass mehrere Dinoflagellatentaxa, die typischer Weise in oligotrophen Lebensräumen vorkommen, auf eine erhöhte Nährstoffzufuhr mit gesteigerter Zystenproduktion reagieren (ZONNEVELD 1995, MONTRESOR et al. 1998, HARLAND & PUDSEY 1999, ZONNEVELD & BRUMMER 2000). Allerdings ist unter diesen Bedingungen die Steigerung der Zystenproduktion bei Taxa, die für stärker eutrophe Lebensräumen typisch sind, generell deutlich höher. Dies resultiert in einer

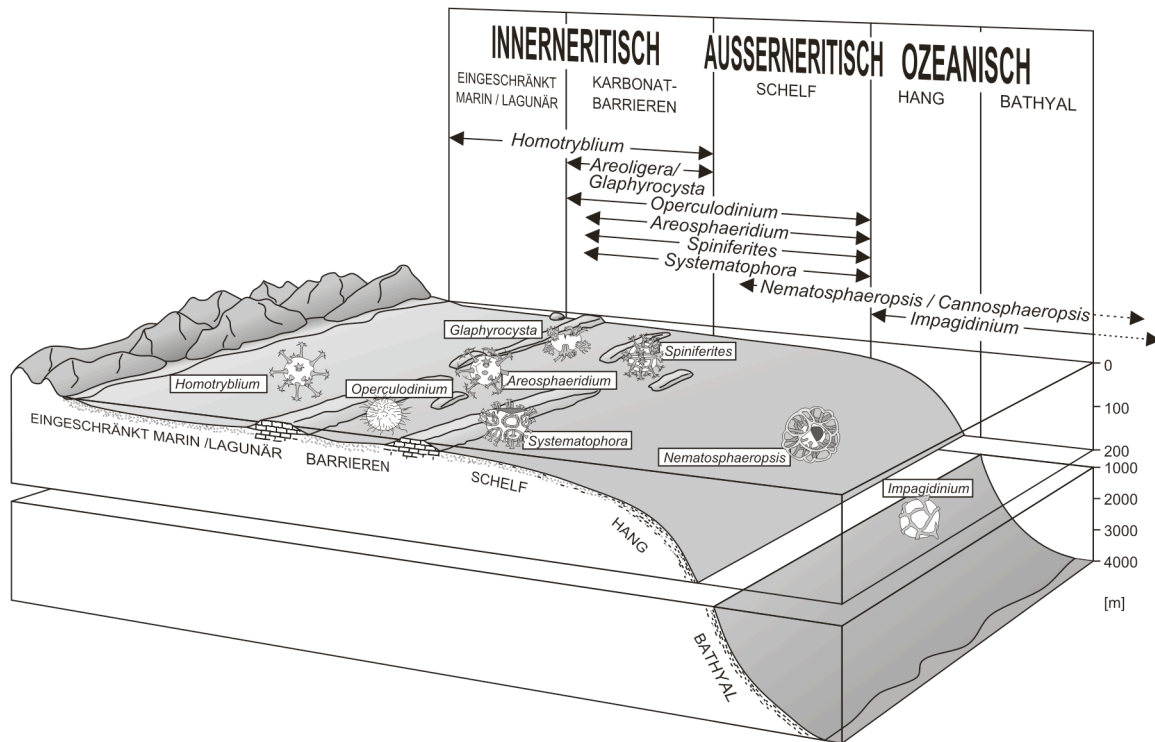


überproportionalen Zunahme Eutrophie-toleranter Zysten relativ zu Oligotrophie-toleranten Zysten bei einer Zunahme der Nährstoffzufuhr.

Auch der Salzgehalt scheint das Proximal-distal-Signal in Zystenvergesellschaftungen zu beeinflussen, obwohl hierzu bisher relativ wenig Informationen vorliegen (vgl. DALE 1996). Die Mehrzahl der zystenbildenden Dinoflagellaten im küstennahen Bereich sind euryhalin und dadurch relativ unempfindlich gegenüber Salzgehaltsschwankungen, wie sie bei der Durchmischung ästuariner und normalmariner Wassermassen auftreten. Dies impliziert eigentlich eine weitgehende Bedeutungslosigkeit des Salzgehalts als Faktor bei der Proximal-distal-Differenzierung von Dinozysten-Vergesellschaftungen. In die gleiche Richtung weist die Beobachtung, dass die globale Verbreitung rezenter Dinozysten nicht signifikant mit Salzgehaltsgradienten des Oberflächenwassers korreliert (MARRET & ZONNEVELD 2003). Lokal kann der Salzgehalt dennoch einen wichtigen Steuerungsfaktor darstellen, wie die Ergebnisse von Korrespondenzanalysen an Zystenvergesellschaftungen aus dem Oberpliozän Süditaliens zeigen. Sie belegen, dass Salzgehaltsschwankungen tatsächlich eine Rolle bei der Ausprägung von Proximal-distal-Gradienten zukommt (VERSTEEGH & ZONNEVELD 1994). Diese Beobachtungen werden durch Untersuchungen an quartären Zystenvergesellschaftungen der hohen Breiten unterstützt. Transferfunktionen ergaben hier einen hohen Korrelationskoeffizienten zwischen den tatsächlich gemessenen Salzgehalten und den Rekonstruktionen auf der Basis von Dinozysten (z.B. DE VERNAL et al. 2000; vgl. Kap. 5).

In einer Pionierarbeit über die Verbreitung rezenter Dinozysten untersuchten WALL et al. (1977) das Auftreten verschiedener Zystentaxa entlang neritisch-ozeanischer Transekte. Unterschiede entlang der Transekte ergaben sich bezüglich des Auftretens oder Fehlens einzelner Taxa sowie der relativen Häufigkeiten innerhalb der Zystenvergesellschaftungen. Die Resultate von WALL et al. (1977) wurden inzwischen durch weitere Studien bestätigt (z.B. EDWARDS & ANDRLE 1992; DALE 1996) und lassen sich wie folgt zusammenfassen: Der offenozeanische Raum wird sehr deutlich durch das Auftreten der Gattung *Impagidinium* charakterisiert. Unter der Annahme, dass die fossilen Umweltansprüche mit den Beobachtungen an rezentem Material übereinstimmen, ermöglicht *Impagidinium* eine Differenzierung zwischen extrem distalen und anderen, proximaleren Lebensräumen vom Zeitpunkt ihres ersten Auftretens im Eozän (FENSOME et al. 1993) bis heute.

Auf der Basis von Literaturangaben und eigenen Daten entwickelte BRINKHUIS (1994) ein schematisches Modell für die Zusammensetzung von Zystenvergesellschaftungen entlang eines Proximal-distal-Transekte am Beispiel des Eozän/Oligozän-Grenzbereichs in Nordostitalien (Abb. 15). Für den innerneritischen bis ozeanischen Bereich postulierte er eine Proximal-distal-Abfolge der *Homotryblium*-, *Areoligera/Glaphyrocysta*-, *Operculodinium*-, *Enneadocysta/Spiniferites*-, *Nematosphaeropsis/Cannosphaeropsis*- und *Impagidinium*-Gruppen. Dieses Schema wurde in anderen Arbeiten über paläogene und neogene Dinozysten übernommen und modifiziert (z.B. VERSTEEGH 1994; SANTARELLI 1997; PROSS & SCHMIEDL 2002).



**Abb. 15.** Schematisches Modell für die Zusammensetzung von Dinozysten-Assoziationen entlang eines Proximal-distal-Transekts im Obereozän und Unteroligozän Mittelitaliens. Verändert nach BRINKHUIS (1994).

Wie bereits in Kapitel 3.1.3 diskutiert, können die im Sediment überlieferten Zysten-Vergesellschaftungen durch unterschiedliche, taxonspezifische Widerstandsfähigkeit gegenüber dem im Boden- und Porenwasser enthaltenen Sauerstoff sekundär verändert werden. In quartären Vergesellschaftungen des zentralen Atlantiks, des Arabischen Meers und des Mittelmeers zeigen Zystentaxa mit landnahen relativen Häufigkeitsmaxima, die früher als charakteristisch für neritische Ablagerungsräume betrachtet wurden, die geringste Widerstandskraft gegen aerobe Zersetzung. Im Gegensatz dazu erweisen sich Taxa mit hohen relativen Häufigkeiten in offenozeanischen Sedimenten, die traditionell als für ozeanische Ablagerungsräume charakteristisch betrachtet wurden, als am wenigsten zersetzungsanfällig (ZONNEVELD et al. 1997, 2001; VERSTEEGH & ZONNEVELD 2002). Dies spricht dafür, dass ein Großteil der bisher dokumentierten Proximal-distal-Trends in quartären und präquartären Zystenvergesellschaftungen auf sekundäre Alteration zurückgeht. Da allerdings die Sauerstoff-Konzentrationen im Boden- und Porenwasser generell mit den Produktivitätsraten im Oberflächenwasser kovariieren und diese wiederum oft mit der Landentfernung gekoppelt sind, invalidiert der Nachweis sekundärer Alteration jedoch nicht notwendiger Weise die paläoökologischen Rekonstruktionen bisheriger Studien.

Aus dem Mesozoikum liegen Daten zum Proximal-distal-Signal in Zystenvergesellschaftungen bisher von der *Muderongia/Phoberocysta*-Gruppe (Oberjura bis Unterkreide; MONTEIL 1991) sowie der *Ctenidodinium/Mendicodinium*-Gruppe (Oberjura; FEIST-BURKHARDT & PITTET 1996) vor. An Hand von Material aus Australien, Südamerika

und Europa zeigte MONTEIL (1991), dass Formen ohne Fortsätze (d.h. Arten der Gattung *Muderongia*) in Sedimenten des äusseren Schelfs am häufigsten sind, während in der Gesamtmorphologie sehr ähnliche Zysten mit Fortsätzen (d.h. Arten der Gattung *Phoberocysta*) häufiger in Sedimenten des inneren Schelfs auftreten. Das beobachtete morphologische Kontinuum zwischen Zysten beider Gattungen veranlasste MONTEIL (1991) zu einer Synonymisierung von *Phoberocysta* mit *Muderongia*.

Ähnliche Beobachtungen sind aus dem Oberjura (Oxfordian) des Schweizer Jura bekannt (FEIST-BURKHARDT & PITTET 1996). *Ctenidodinium chondrum*, eine proximate Zyste mit deutlichen parasuturalen Leisten, und ornamentierte Formen der Gattung *Mendicodinium* treten hier in den distaleren Beckensedimenten gehäuft auf. In den Plattformkarbonaten dominiert dagegen die bisher unbeschriebene Zyste *Mendicodinium* sp. A, die *C. chondrum* morphologisch sehr nahe steht, aber nur schwach ornamentiert ist und keine parasuturalen Leisten ausbildet. Auf der Basis morphologischer Untersuchungen des *Ctenidodinium/Mendicodinium*-Komplexes interpretieren FEIST-BURKHARDT & PITTET (1996) die beiden Gattungen als eine morphologische Gruppe, wobei Unterschiede im jeweiligen Grad der Zystenornamentierung auf Unterschiede in den Umweltbedingungen zurückgeführt werden. Obwohl bislang nur sehr wenige Daten zum Proximal-distal-Signal in mesozoischen Dinozysten-Vergesellschaftungen vorliegen und die Beziehungen zwischen Zystenmorphologien und spezifischen Umweltparametern praktisch unbekannt sind, weisen die Arbeiten von MONTEIL (1991) und FEIST-BURKHARDT & PITTET (1996) doch darauf hin, dass sich die Beobachtungen zu Proximal-distal-Trends in paläogenen und neogenen Zystenvergesellschaftungen zumindest teilweise auf Vergesellschaftungen des Mesozoikums übertragen lassen.

Die Verbreitungsmuster rezenter Dinozysten zeigen, dass die Zystendiversität neben anderen Faktoren wie dem Nährstoffangebot und der Wassertemperatur (z.B. MATSUOKA 1992; DALE 1996) stark vom Stress und der Anzahl der Nischen im jeweiligen Ökosystem abhängt (z.B. PATTEN 1962; BRADFORD & WALL 1984). Deshalb sollte sich im Idealfall auch das Diversitätssignal als Indikator der relativen Küstenentfernung nutzen lassen. Dieser Ansatz wurde bisher für känozoische Dinozysten-Vergesellschaftungen validiert. Oligozäne Zystenvergesellschaftungen aus dem Mainzer Becken (Süddeutschland) zeigen einen Anstieg verschiedener Diversitätsindizes mit zunehmender Küstenentfernung (PROSS & SCHMIEDL 2002). Maximale Werte des Shannon-Wiener-Diversitätsindex  $H(S)$  wurden im Bereich des Beckenzentrums bei einer Küstenentfernung von ca. 15 km gemessen. Zystenvergesellschaftungen aus den eher intermediären und proximalen Ablagerungsräumen des Mainzer Beckens zeigen eine kontinuierliche Abnahme der Mittelwerte von  $H(S)$ . Die gleiche Entwicklung ist in den Werten für den Äquitätsindex  $E$  dokumentiert, der Auskunft über die Ausgeglichenheit einer Vergesellschaftung gibt (z.B. BUZAS & GIBSON 1969). Untersuchungen zur Artenzahl beobachteter Dinozysten in Abhängigkeit vom jeweiligen Meeresspiegelstand liegen aus dem Oligozän Belgiens (STOVER & HARDENBOL 1994), der Oberkreide und dem Unter-Paleozän Nordamerikas (HABIB & MILLER 1989; HABIB et al. 1992; MOSHKOVITZ & HABIB 1993) und aus dem obersten

Jura und der untersten Kreide Südostfrankreichs (MONTEIL 1993; STEFFEN & GORIN 1993) vor. Auf Grund ihrer Anwendung bei sequenzstratigraphischen Fragestellungen werden sie im nachfolgenden Unterkapitel diskutiert.

### Sequenzstratigraphische Anwendung

Wie im vorigen Kapitel gezeigt wurde, lassen die Zusammensetzung von Dinozysten-Vergesellschaftungen und die Diversität der Vergesellschaftungen im Idealfall Aussagen zur Küstenentfernung zu. Dies führte zur erfolgreichen Nutzung von Dinozysten in der Sequenzstratigraphie. Wie schon in Kapitel 2.2 angesprochen, besteht eine enge Beziehung zwischen der Zahl der Dinozysten-Arten durch die Zeit und der Meeresspiegelkurve nach HAQ et al. (1987). Hohe Artenzahlen treten bevorzugt zu Zeiten hohen Meeresspiegels auf (Abb. 2). Die bisher vorliegenden Arbeiten zur Rekonstruktion von Meeresspiegelschwankungen an Hand von Dinozysten beruhen entweder auf Verschiebungen in der Gesamtzusammensetzung der Zystenvergesellschaftungen oder aber auf Veränderungen der Diversität und der absoluten Zystenhäufigkeiten.

Auf der Basis von Verschiebungen in der Zusammensetzung der Zystenvergesellschaftungen rekonstruierten BRINKHUIS & BIFFI (1993) und BRINKHUIS (1994) Meeresspiegeländerungen verschiedener Ordnungen im Eozän/Oligozän-Grenzbereich Italiens. Eine Zunahme der prozentualen Häufigkeiten ausserneritischer bis ozeanischer Taxa wie *Nematosphaeropsis* spp. und *Impagidinium* spp. wurde als Indikator einer Transgression interpretiert, wogegen umgekehrt zunehmende prozentuale Häufigkeiten innerneritischer Taxa als Merkmal regressiver Abschnitte gewertet wurden. Die Ergebnisse weisen auf ein Intervall mit relativ niedrigem Meeresspiegel kurz vor der Eozän/Oligozän-Grenze hin, das die Autoren mit der Grenze zwischen den Zyklen dritter Ordnung TA4.2 und TA4.3 nach HAQ et al. (1988) korrelierten. Im frühesten Oligozän kam es zu einer weiteren ausgeprägten Regression, die mit der Typ-1-Sequenzgrenze TA4.3/4.4 nach HAQ et al. (1988) korreliert wurde. Beide dieser deutlich regressiven Episoden wurden von einer Abkühlung begleitet, die sich in einer prozentualen Zunahme von Zysten aus höheren Breiten äussert. Diese Beobachtung stützt das Bild einer glazieustatischen Kontrolle der Meeresspiegelkurve im späten Eozän und frühen Oligozän. Im Gegensatz dazu zeigte das Zystensignal für Zeiten schwächerer Meeresspiegeländerungen zwar Verschiebungen im jeweiligen Anteil neritischer bzw. ozeanischer Anzeiger, wies aber keine Temperaturänderungen auf. Die untergeordneten Meeresspiegeländerungen wurden deshalb als eine Folge lokaler bis regionaler tektonischer Aktivität interpretiert (BRINKHUIS 1994). Mit dem gleichen Ansatz differenzierten PETERS et al. (1998) zwischen tektonisch und eustatisch kontrollierten Meeresspiegelschwankungen im eozänen und oligozänen Pindos-Becken Griechenlands. Verschiebungen in den relativen Anteilen von Zysten-Ökogruppen, wie sie von BRINKHUIS (1994) definiert wurden, interpretierten POWELL et al. (1996) im Sinne einer "Sequenz-Biostratigraphie". Im oberen Paleozän und unteren Eozän Südostenglands

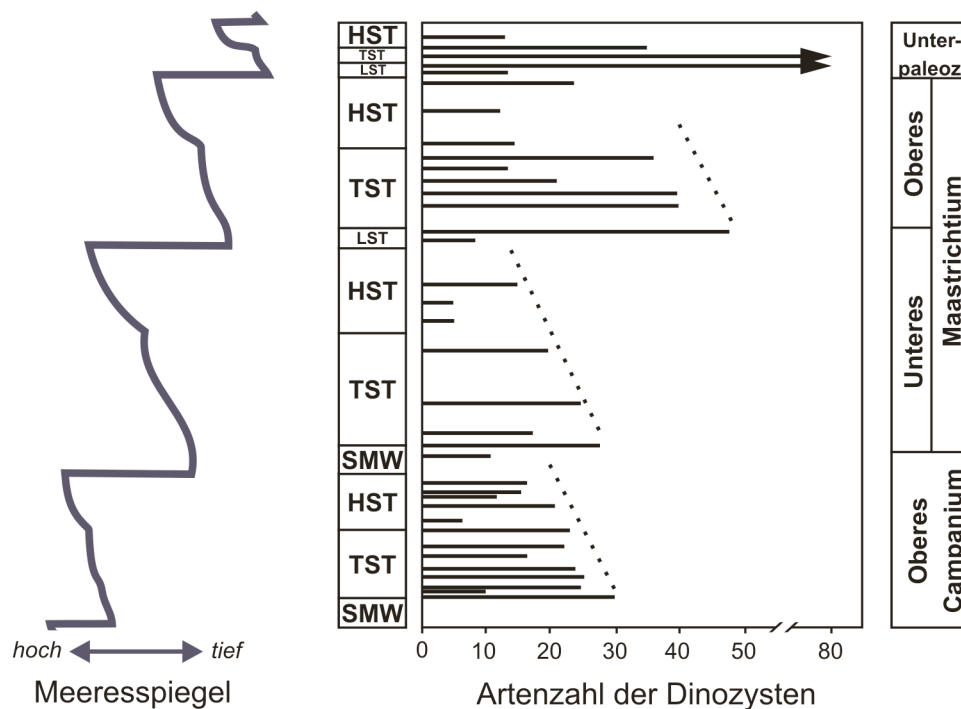
stellten sie acht Sequenzen fest, die sich mit der für den Nordsee-Zentralgraben entwickelten Sequenzstratigraphie korrelieren ließen.

An Hand der Diversität und absoluten Häufigkeiten von Dinozysten sowie dem Auftreten der Acritarchengattung *Paralecaniella* rekonstruierten SCHIOLER et al. (1997) Meeresspiegeländerungen im Typgebiet des Maastrichts (Oberkreide). Große Häufigkeiten von *Paralecaniella* wurden als Indikator randmariner Bedingungen oder nur schwachen marinen Einflusses gedeutet, wogegen reiche und diverse Dinozysten-Vergesellschaftungen ausserneritische Bedingungen widerspiegeln sollten. Stark wechselnde Dominanzen dieser beiden Palynomorphen-Vergesellschaftungen wurden als Resultat regressiver bzw. transgressiver Phasen interpretiert, die die Autoren mit drei Zyklen dritter Ordnung nach HAQ et al. (1988) korrelierten. Untergeordnete Schwankungen in den relativen Anteilen der oben genannten Vergesellschaftungen wurden dagegen auf regionale tektonische Aktivität zurückgeführt.

In einer Untersuchung der sequenzstratigraphischen Aussagekraft von Dinozysten im Unteroligozän Belgiens konnten STOVER & HARDENBOL (1994) zeigen, dass die Zahl der Zystentaxa im "transgressive systems tract" direkt oberhalb der Sequenzgrenze im Liegenden relativ abrupt anstieg. Im weiteren Verlauf der Sequenz blieb die Zahl der Taxa bis zum "early highstand" relativ konstant, um dann während des "late highstand" nach und nach abzunehmen. Das stratigraphische Einsetzen von Dinozysten fiel zum Großteil mit "transgressive systems tracts" zusammen, während das stratigraphische Aussetzen vieler Taxa innerhalb der "highstand systems tracts" beobachtet wurde. Eine mögliche Erklärung hierfür ist, dass die Transgressionen eine Erweiterung der Lebensräume zystenbildender Dinoflagellaten auf den Schelfen bewirkte, was zu einer verstärkten Evolution neuer Taxa führte. Umgekehrt wurde mit dem Einsetzen der jeweils nachfolgenden Regressionen der Lebensraum auf den Schelfen beschnitten, was zu einem verstärkten Selektionsdruck geführt haben könnte.

Eine ähnliche Beziehung zwischen Dinozysten-Artenzahl und Meeresspiegeländerungen ist aus dem Kreide/Tertiär-Grenzbereich der südlichen Vereinigten Staaten (HABIB & MILLER 1989; HABIB et al. 1992; MOSHKOVITZ & HABIB 1993) und aus dem Oberjura und der Unterkreide (Tithonium und Berriasium) Südostfrankreichs (MONTEIL 1993; STEFFEN & GORIN 1993) bekannt. Innerhalb einzelner sequenzstratigraphischer Zyklen erreichen die Artenzahlen in der Oberkreide und dem Unterpaläogen der südlichen Vereinigten Staaten ein Minimum in Sedimenten des "lowstand" und ein Maximum an der Basis des "transgressive systems tracts" (Abb. 16; HABIB & MILLER 1989; HABIB et al. 1992; MOSHKOVITZ & HABIB 1993). Speziell für den Bereich der Kreide/Tertiär-Grenze erwies sich die Auswertung der Dinozysten-Artenzahlen zur Rekonstruktion von Meeresspiegeländerungen als besonders gut geeignet, da zystenbildende Dinoflagellaten im Gegensatz zu kalkigen Mikrofossilien hier kein Aussterbeereignis zeigen (HABIB et al. 1992). Auch für das Tithonium und Berriasium des Vocontischen Beckens (Südostfrankreich) ist eine Korrelation der Artenzahlen und absoluten Häufigkeiten von Dinozysten mit der regionalen Sequenzstratigraphie belegt (MONTEIL 1993;

STEFFEN & GORIN 1993). "Lowstand systems tracts" werden auch hier regelmäßig durch geringe Artenzahlen charakterisiert. Innerhalb der "transgressive systems tracts" kommt es zu einem Anstieg der Artenzahlen und absoluten Häufigkeiten, wobei beide Parameter ihre Maxima an der "maximum flooding surface" erreichen. Entsprechend weisen "highstand systems tracts" anfangs hohe Artenzahlen und absolute Häufigkeiten, in Richtung auf die Sequenzgrenzen dann eine rasche Abnahme beider Parameter auf.



**Abb. 16.** Korrelation der Diversität von Dinozysten mit der Sequenzstratigraphie in der Oberkreide und dem untersten Paleozän der südlichen Vereinigten Staaten. Diversitätsmaxima treten an der Basis von "transgressive systems tracts" (TST) auf, während Diversitätsminima in die "lowstand systems tracts" (LST) fallen. HST - "highstand systems tract", SMW = "shelf margin wedge". Verändert nach MOSHKOVITZ & HABIB (1993).

Zusammenfassend zeigt das Dinozysten-Signal eine starke Proximal-distal-Differenzierung. Sie liegt darin begründet, dass Dinoflagellaten vom Nährstoffgehalt, dem Stress und dem Salzgehalt ihrer Umgebung abhängig sind. Das Proximal-distal-Signal ist zum einen in Verschiebungen im Artenspektrum innerhalb von Zystenvergesellschaftungen, zum anderen in Änderungen der Diversität und der absoluten Häufigkeiten dokumentiert. Seine deutliche Ausprägung hat zur erfolgreichen Nutzung in der Sequenzstratigraphie geführt.

### Signal der Durchlüftung des Bodenwassers und der Wassersäule

Die Sauerstoffbedingungen bei der Bildung mariner Sedimente haben große Bedeutung für die Bildung von Kohlenwasserstoffen. Gleichzeitig kontrolliert die Verfügbarkeit von Sauerstoff die Diversität und Häufigkeiten vieler mariner Biota und liefert paläozeanographische, paläogeographische und paläoklimatische Informationen. Entsprechend wurden verschiedene paläontologische, sedimentologische und geochemische Ansätze entwickelt, um die Paläo-Sauerstoffsituation bei der Ablagerung mariner Sedimente zu rekonstruieren (vgl. ALLISON et al. 1995).

Rezentuntersuchungen von Dinozysten zeigen, dass die Verfügbarkeit von Sauerstoff bei der Exzystierung eine wichtige Rolle spielt. Anaerobe Bedingungen verhindern bei rezenten Dinozysten die Exzystierung vollständig, und unter Niedrigsauerstoff-Verhältnissen ist die Exzystierung reduziert (ANDERSON et al. 1987, KREMP & ANDERSON 2000, PERSSON 2001). Da Dinozysten auf den Schelfen vor der Exzystierung typischerweise den Meeresboden erreichen (z.B. DALE 1983) und deshalb den Umweltbedingungen des Bodenwassers und der Sedimentoberfläche ausgesetzt sind, könnten Zystenvergesellschaftungen des Kontinentalschelfs ein Signal der benthischen Durchlüftung zeigen. Mehrere Arbeiten über Zystenvergesellschaftungen kretazischer und paläogener organischreicher Schelfsedimente belegen Änderungen der Vergesellschaftungen, die mit Variationen in der benthischen Sauerstoffsituation korrelieren. Sedimente, die unter Sauerstoffabreicherung abgelagert wurden, zeigen eine Reduzierung der Diversität und Verschiebungen innerhalb der Zystenspektren (JARVIS et al. 1988; MARSHALL & BATTEN 1988; LECKIE et al. 1992; PROSS 2001b).

Ein Modell für die Reaktion zystenbildender Dinoflagellaten des Schelfs auf eine Sauerstoffabreicherung im Bodenwasser und in der Wassersäule wurde an Hand von Material aus dem Unteroligozän Süddeutschlands entwickelt (PROSS 2001b). Zystenvergesellschaftungen Sauerstoff-abgereicherter Intervalle des Mainzer Beckens zeigen nicht nur eine gegenüber den Normalbedingungen reduzierte Diversität, sondern auch hohe prozentuale Häufigkeiten der Art *Thalassiphora pelagica*. Die Anteile dieses Taxons an den Zystenvergesellschaftungen korrelieren invers mit dem Sauerstoffgehalt des Bodenwassers, wie er auf der Basis benthischer Foraminiferen ermittelt wurde. Im Gegensatz zu fast allen anderen Dinozysten verfügen die meisten Exemplare von *T. pelagica* über eine flügelartige Membran, die möglicherweise ein Absinken verhinderte und so einen holoplanktischen Lebenszyklus ermöglichte. Das beobachtete Verbreitungsmuster wird dahingehend gedeutet, dass es die Auswirkung benthischer Sauerstoffabreicherung auf Dinoflagellaten mit benthischem Ruhezystenstadium darstellt (Abb. 17). Sauerstoffmangel verhinderte die Exzystierung dieser Taxa, was zu einer Reduzierung der Diversität führte. *Thalassiphora pelagica* als wahrscheinlich holoplanktisches Taxon war davon nicht betroffen. Darüber hinaus korreliert auch die Verteilung unterschiedlicher Morphotypen von *T. pelagica*, die als ontogenetische Stadien innerhalb des Zystenstadiums gedeutet werden (BENEDEK & GOCHT 1981), mit der Sauerstoff-Verfügbarkeit. Horizonte mit der stärksten Sauerstoff-

Abreicherung und den höchsten Anteilen an *T. pelagica* werden durch maximale Anteile junger, nicht vollständiger entwickelter *T.-pelagica*-Morphotypen charakterisiert. Dieses Muster spiegelt möglicherweise die Ausdehnung einer Sauerstoff-Minimum-Zone vom benthischen Bereich in die höhere Wassersäule wider, so dass auch ein holoplanktisches Taxon wie *T. pelagica* vom Sauerstoffmangel betroffen wurde. Der zystale Teil des *T.-pelagica*-Lebenszyklus wurde unterbrochen, was zur Erhaltung ontogenetisch junger Exemplare im Sediment führte (PROSS 2001b). Bei der Umsetzung dieses Modells kommt drei Umweltfaktoren eine Schlüsselrolle zu: Um ein benthisches Signal zu liefern, müssen die Zysten mit Ausnahme von *T. pelagica* vor der Exzystierung den Meeresboden erreichen; dafür ist es erforderlich, dass die Wassertiefe 150-200 m nicht übersteigt. Weiterhin muss sich Sauerstoffabreicherung zumindest temporär in die Wassersäule erstrecken, und niedrigenergetische hydrodynamische Verhältnisse sind nötig, damit die Thanatozönose an der Sedimentoberfläche ein integriertes Bild der Biozönosen zystenbildender Dinoflagellaten in der darüberliegenden Wassersäule liefert. Diese Faktoren treffen auf Schelfgebiete mit Sauerstoff-Abreicherung im Allgemeinen zu. Trotzdem erscheinen weitere Untersuchungen notwendig, um die Anwendbarkeit dieses Modells auf Zystenvergesellschaftungen aus anderen, unter Sauerstoffmangel abgelagerten Schelfsedimenten und auf andere Abschnitte des Paläogens zu überprüfen. Unabhängig davon geht das oben vorgestellte Modell von einem Konzept für die Ontogenese der *T.-pelagica*-Zyste aus, das von demjenigen rezenter zystenbildender Dinoflagellaten stark abweicht, und bleibt damit zu einem gewissen Grad spekulativ. Allerdings ist die Zystenbildung selbst der meisten rezenten Dinoflagellaten nur unvollständig bekannt, und alternative Wege der Zystenbildung erscheinen angesichts der Komplexität der Dinoflagellaten sehr gut möglich (KOKINOS & ANDERSON 1995).

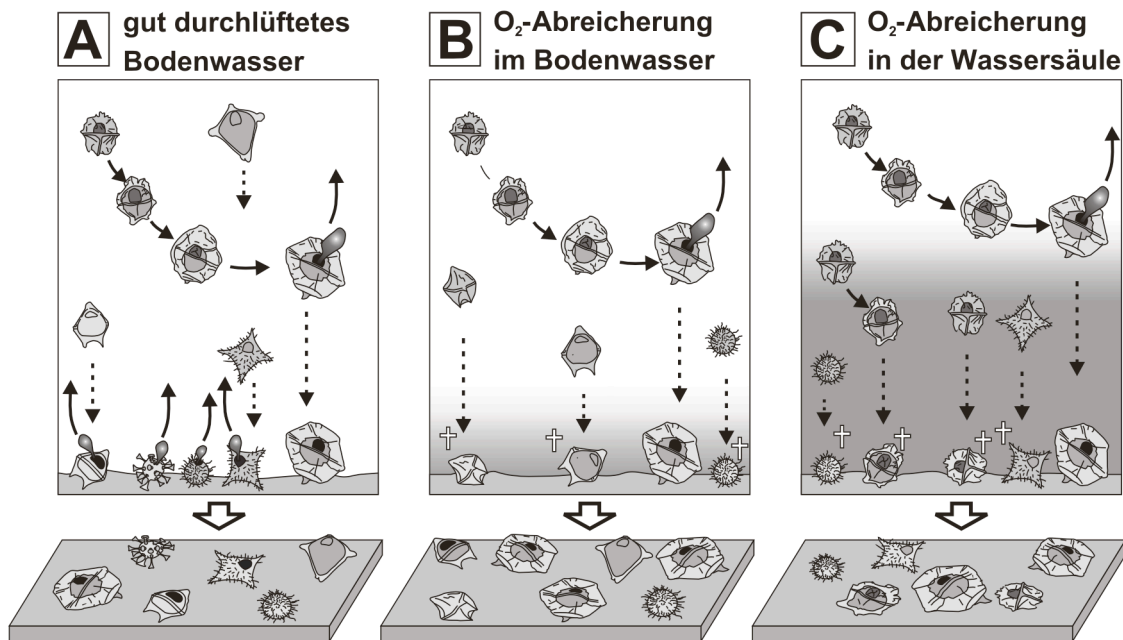
Von Untersuchungen an rezenten und spätquartären Zystenvergesellschaftungen ist bekannt, dass die Durchlüftung des Boden- und Porenwassers zu einer sekundären Reduktion der Zystendiversität führen kann (vgl. Kapitel 3.1.3). Zysten der Gattungen *Protoperidinium* und *Echinidinium* sind relativ anfällig gegen aerobe Zersetzung, wogegen Zysten der Gattung *Impagidinium* sowie *Nematosphaeropsis labyrinthus* relativ widerstandsfähig sind. Variationen in den Akkumulationsraten dieser Zysten reflektieren also taphonomische Einflüsse bzw. Änderungen der Produktivität. Ähnliche Verläufe der Akkumulationsraten beider Gruppen lassen eine gute Erhaltung mit möglicherweise geringem Sauerstoffgehalt im Boden- bzw. Porenwasser vermuten, wogegen Unterschiede in den Akkumulationsraten beider Gruppen auf aerobe Zersetzung hindeuten. Der Vergleich der Akkumulationsraten beider Gruppen ermöglicht damit, mögliche Wechsel in der Durchlüftung des Boden- bzw. Porenwassers zu erfassen.

### **Zusammenfassung und Schlussfolgerungen**

Organischwandige Dinoflagellatenzysten bilden ein wichtiges Werkzeug für die Rekonstruktion mariner Umweltbedingungen des Käno- und Mesozoikums. Auf Grund ihrer



relativ hohen Widerstandsfähigkeit gegenüber chemischen Lösungsprozessen und ihrer Häufigkeit in neritischen Lebensräumen ergänzen die Umweltsignale, die von Dinozysten abgeleitet werden können, die Informationen, die auf der Basis traditionell stark genutzter Mikrofossilgruppen wie Foraminiferen, kalkigem Nannoplankton, Diatomeen oder Radiolarien gewonnen werden.



**Abb. 17.** Schematisches Modell für die Reaktion zystenbildender Dinoflagellatenpopulationen im Unteroligozän des Mainzer Beckens, Süddeutschland, auf Veränderungen in der Durchlüftung der Wassersäule und des Bodenwassers nach PROSS (2001b). A: Während Perioden guter Durchlüftung konnten die Dinoflagellaten am Meeresboden exzystieren. Die Diversität der zystenbildenden Dinoflagellaten war hoch. B: Sauerstoff-Abreicherung am Meeresboden verhinderte die Exzystierung vieler Dinoflagellaten und führte zu einer Abnahme der Diversität. *Thalassiphora pelagica* war hiervon nicht betroffen, weil die Exzystierung in der Wassersäule erfolgte. C: Eine Ausdehnung der Sauerstoff-Abreicherung in die Wassersäule verhinderte schließlich auch die Vollendung des *T.-pelagica*-Lebenszyklus, so dass ontogenetisch frühe Morphotypen zur Ablagerung gelangten. Weitere Erläuterungen im Text. Verändert nach PROSS (2001b).

Nach dem heutigen Stand des Wissens sind marine Dinozysten sensible Indikatoren für Produktivität, Temperatur und Salzgehalt im Oberflächenwasser, wobei das Temperatur- und Salzgehaltssignal an Hand spätpliozäner bis rezenter Zysten quantitativ erfasst werden kann. Gleichzeitig weisen Dinozysten-Vergesellschaftungen ein deutliches Proximal-distal-Signal auf. Dieses Signal ist nicht nur für die Rekonstruktion der Paläo-Umweltbedingungen von Bedeutung, sondern hat durch seine Anwendbarkeit auf sequenzstratigraphische Fragestellungen auch wirtschaftliche Relevanz. Schließlich weisen neuere Untersuchungen darauf hin, dass sich Dinozysten für die Rekonstruktion der Sauerstoff-Situation im Boden-

und Porenwasser mariner Lebensräume, in Schelfgebieten auch der Wassersäule verwenden lassen.

Zukünftige Arbeiten auf dem noch relativ jungen, sich aber dynamisch entwickelnden Gebiet der (Paläo)ökologie von Dinozysten werden sicherlich eine Verbesserung und Verfeinerung bisher existierender Ansätze mit sich bringen, wobei sich sowohl die Qualität und Quantität der Ausgangsdaten wie auch die Aussagekraft und Zuverlässigkeit paläoökologischer Interpretationen weiter erhöhen wird. Großes Potenzial birgt die Anwendung dieser Ansätze auf Habitate und Zeitintervalle, die bisher noch relativ wenig analysiert wurden, obwohl sie teilweise sehr reiche Zystenvergesellschaftungen enthalten. Beispiele hierfür sind Süßwasser-Lebensräume von der späten Trias bis heute und marine Lebensräume besonders von der mittleren Trias bis in die Kreide.

### Dank

H. GOCHT danken wir für wertvolle Anregungen und Diskussionen. M. ABERHAN und J. MATTHIESSEN danken wir für ihre kritische und konstruktive Durchsicht des Manuskripts. Die vorliegende Arbeit wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Projekt PR 651/1-1) unterstützt. Dies ist RCOM Nr. xxx, Europrox Nr. xxx.

### Literatur

- ALLISON, P.A.; WIGNALL, P.B. & BRETT, C.T. 1995. Palaeo-oxygenation: Effects and recognition. - In: BOSENCE, D.W.J. & ALLISON, P.A., Hrsg., Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils. Geological Society Special Publication 83: 97-112.
- ANDERSON, D.M.; COATS, D.W. & TYLER, M.A. 1985. Encystment of the dinoflagellate *Gyrodinium unkenatum*: temperature and nutrient effects. - Journal of Phycology 21: 200-206.
- ANDERSON, D.M. & KEAFER, B.A. 1985. An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gymnodinium tamarensis*. - Nature 325: 616-617.
- ANDERSON, D.M. & LINDQUIST, N.L. 1985. Time-course measurements of phosphorus depletion and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* Lebour. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 86: 1-13.
- ANDERSON, D.M.; TAYLOR, C.D. & ARMBRUST, E.V. 1987. The effects of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. - Limnology and Oceanography 32: 340-351.
- AYRES, M.G.; BILAL, M.; JONES, R.W.; SLENTZ, L.W.; TARTIR, M. & WILSON, A.O. 1982. Hydrocarbon habitat in main producing areas, Saudi Arabia. - American Association of Petroleum Geologists Bulletin 66: 1-9.
- BACKHOUSE, J. 1988. Late Jurassic and Early Cretaceous palynology of the Perth Basin, western Australia. - Geological Survey of Western Australia Bulletin 135: 1-233.
- BAINS, S.; NORRIS, R.D.; CORFIELD, R.M. & FAUL, K.L. 2000. Termination of global warmth at the Paleocene/Eocene boundary through productivity feedbacks. - Nature 407: 171-174.

- BATTEN, D.J.; GRAY, J. & HARLAND, R. 1999. Palaeoenvironmental significance of a monospecific assemblage of dinoflagellate cysts from the Miocene Clarkia Beds, Idaho, USA. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 153: 161-177.
- BATTEN, D.J. & LISTER, J.K. 1988. Early Cretaceous dinoflagellate cysts and chlorococcalean algae from freshwater and low salinity palynofacies in the English Wealden. - *Cretaceous Research* 9: 337-367.
- BENEDEK, P.N. VON & GOCHT, H. 1981. *Thalassiphora pelagica* (Dinoflagellata, Tertiär): Elektronenmikroskopische Untersuchung und Gedanken zur Paläobiologie. - *Palaeontographica (B)* 180: 39-64.
- 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. Life Sciences Research Report* 44: 1-34.
- BERTRAND, P.; SHIMMIELD, G.; MARTINEZ, P.; GROUSSET, F.; JORISSEN, F.; PATERNE, M.; PUJOL, C.; BOULOUBASSI, I.; BUAT MENARD, P.; PEYPUQUET, J.-P.; BEAUFORT, L.; SICRE, M.-A.; LALLIER-VERGES, E.; FOSTER, J.M. & TERNOIS, Y. 1996. The glacial ocean productivity hypothesis: The importance of regional temporal and spatial studies. - *Marine Geology* 130: 1-9.
- BIEBOW, N. 1996. Dinoflagellatenzysten als Indikatoren der spät- und postglazialen Entwicklung des Auftriebsgeschehens vor Peru. - *Geomar Report* 57: 1-100.
- BINDER, B.J. 1986. The physiology of dormancy and germination in cysts of the marine dinoflagellate *Scropsiella trocoidea*. - Dissertation Woods Hole Oceanographic Institution, Massachusetts Institute of Technology, 181 S.
- BINDER, B.J. & ANDERSON, D.M. 1986. Green light mediated photomorphogenesis in a dinoflagellate resting cyst. - *Nature* 322: 659-661.
- BLANCO, J. 1995. Cyst production in four species of neritic dinoflagellates. - *Journal of Plankton Research* 17: 165-182.
- BOESSENKOOL, K.P.; BRINKHUIS, H., SCHÖNFELD, J. & TARGARONA, J. 2001. North Atlantic sea-surface temperature changes and the climate of western Iberia during the last deglaciation; a marine palynological approach. - *Global and Planetary Change* 30: 33-39.
- BOLD, H.C. 1973. *Morphology of Plants*. - 668 p., New York (Harper).
- BOYD, P.W.; WATSON, A.J.; LAW, C.L.; ABRAHAM, E.R.; TRULL, T.; MURDOCH, R.; BAKKER, D.C.E.; BOWIE, A.R.; BUESSELER, K.O.; CHANG, H.; CHARETTE, M.; CROOT, P.; DOWNING, K.; FREW, R.; GALL, M.; HADFIELD, M.; HALL, J.; HARVEY, M.; JAMESON, G.; LAROCHE, J.; LIDDICOAT-M.; LING, R.; MALDONADO, M.; MCKAY, R.M.; NODDER, S.; PICKMERE, S.; PRIDMORE, R.; RINTOUL, S.; SAFI, K.; SUTTON, P.; STRZEPEK, R.; TANNEBERGER, K.; TURNER, S.; WAITE, A.; & ZELDIS, J. 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. - *Nature* 407: 695-702.
- BRADFORD, M.A. & WALL, D.A. 1984. The distribution of Recent organic-walled dinoflagellate cysts in the Persian Gulf, Gulf of Oman, and northwestern Arabian Sea. - *Palaeontographica (B)* 192: 16-84.
- BRAND, L.E.; SUNDE, W.G. & GUILLARD, R.R.L. 1983. Limitation of marine phytoplankton reproductive rates by zinc, manganese, and iron. - *Limnology and Oceanography* 28: 1182-1198.
- BRASIER, M.D. 1985. Fossil indicators of nutrient levels. 1: Eutrophication and climate change. - In: BOSENCE, D.W. & ALLISON, P.A., Hrsg., *Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils. Geological Society Special Publication* 83: 113-132.
- BRENNER, W. 1998. Grundlagen und Anwendungsmöglichkeiten der Mikro-Absorptionsphotometrie für organischwandige Mikrofossilien. - *Geomar Report* 76:1-141.

- BRENNER, W. 2001. Organic-walled microfossils from the central Baltic Sea, indicators of environmental change and base for ecostratigraphic correlation. - *Baltica* 14: 40-51.
- BRENNER, W.W. & BIEBOW, N. 2001. Missing autofluorescence of recent and fossil dinoflagellate cysts - an indicator of heterotrophy? - In: LUTERBACHER, H., PROSS, J. & WILLE, W., Hrsg., *Studies in Dinoflagellate Cysts in Honour of Hans Gocht*, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 219: 229-240.
- BRINKHUIS, H. 1994. Late Eocene to Oligocene dinoflagellate cysts from the Priabonian type-area (northeast Italy): Biostratigraphy and paleoenvironmental interpretation. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 121-163.
- BRINKHUIS, H. & BIFFI, U. 1993. Dinoflagellate cyst stratigraphy of the Eocene/Oligocene transition in central Italy. - *Marine Micropaleontology* 22: 131-183.
- BRINKHUIS, H.; BUJAK, J.P.; SMIT, J.; VERSTEEGH, G.J.M. & VISSCHER, H. 1998. Dinoflagellate-based sea surface temperature reconstructions across the Cretaceous-Tertiary boundary. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141: 67-83.
- BRINKHUIS, H.; POWELL, A.J. & ZEVENBOOM, D. 1992. High-resolution dinoflagellate cyst biostratigraphy of the Oligocene/Miocene transition interval in Northwest and Central Italy. - In: HEAD, M.J. & WRENN, J.H., Hrsg., *Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs*: 219-258, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- Buckley, D.E. & Cranston, R.E. 1988. EARLY DIAGENESIS IN DEEP SEA TURBIDITES: THE IMPACT OF PALEO-OXIDATION ZONES? - *GEOCHIMICA ET COSMOCHEMICA ACTA* 52: 2925-2939.
- BUJAK, J.P. 1984. Cenozoic dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bering Sea and the northern North Pacific. - *Micropaleontology* 30: 180-212.
- BUJAK, J.P. & BRINKHUIS, H. 1998. Global warming and dinocyst changes across the Paleocene/Eocene epoch boundary. - In: AUBRY, M.-P.; LUCAS, S. & BERGGREN, W.A., Hrsg., *Late Paleocene-Early Eocene Climatic and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records*: 277-294, New York (Columbia University Press).
- BUJAK, J.P. & WILLIAMS, G.L. 1979. Dinoflagellate diversity through time. - *Marine Micropaleontology* 4: 1-12.
- BUZAS, M.A. & GIBSON, T.G. 1969. Species diversity: Benthonic foraminifera in western North Atlantic. - *Science* 163: 72-75.
- COCCIONI, R.; BASSO, D.; BRINKHUIS, H.; GALEOTTI, S.; GARDIN, S.; MONECHI, S. & SPEZZAFERRI, S. 2001. Marine biotic signals across a late Eocene impact layer at Massignano, Italy: Evidence for long-term environmental perturbations? - *Terra Nova* 12: 258-263.
- CROUCH, E.M. 2001. Environmental change at the time of the Paleocene-Eocene biotic turnover. - *University of Utrecht Laboratory of Palaeobotany and Palynology Contributions Series* 14: 1-216.
- CROUCH, E.M.; HEILMANN-CLAUSEN, C.; BRINKHUIS, H.; MORGANS, H.E.G.; ROGERS, K.M.; EGGER, H. & SCHMITZ, B. 2001. Global dinoflagellate event associated with the late Paleocene thermal maximum. - *Geology* 29: 315-318.
- 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. 1983. Dinoflagellate resting cysts: "Benthic plankton". - In: FRYXELL, G.A., Hrsg., *Survival Strategies of the Algae*: 69-136, Cambridge (Cambridge University Press).
- DALE, B. 1996. Dinoflagellate cyst ecology: Modeling and geological applications. - In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C., Hrsg., *Palynology: Principles and Applications*: 1249-1276, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).

- DALE, B. 2000. Dinoflagellate cysts as indicators of cultural eutrophication and industrial pollution in coastal sediments. - In: MARTIN, R.E., Hrsg., Environmental Micropaleontology: 305-321, Dordrecht (Kluwer Academic/Plenum Publishers).
- DALE, B. & DALE, A.L. 1992. Dinoflagellate contributions to the deep sea. - Ocean Biocoenosis Series 5: 1-77.
- DALE, B. & FJELLSA, A. 1994. Dinoflagellate cysts as paleoproductivity indicators: State of the art, potential and limits. - 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: 521-537, Berlin (Springer).
- DALE, B.; THORSEN, T.A. & FJELLSA, A. 1999. Dinoflagellate cysts as indicators of cultural eutrophication in the Oslofjord, Norway. - Estuarine, Coastal and Shelf Science 48: 371-382.
- DAVEY, R.J. 1971. Palynology and palaeo-environmental studies with special reference to the continental shelf sediments of South Africa. - In: FARINACCI, A. & MATTEUCCI, R., Hrsg., Proceedings of the Second Planktonic Conference, Roma, 1970: 331-347.
- DAVEY, R.J. & ROGERS, J. 1975. Palynomorph distribution in recent offshore sediments along two traverses off South West Africa. - Marine Geology 18: 213-225.
- DE VERNAL, A.; GOYETTE, C. & RODRIGUES, C.G. 1989. Contribution palynostratigraphique (dinokystes, pollen et spores) à la connaissance de la mer de Champlain: coupe de Saint Cezaire, Québec. - Canadian Journal of Earth Sciences 26: 2450-2464.
- DE VERNAL, A.; HILLAIRE-MARCEL, C.; TURON, J.-L. & MATTHIESSEN, J. 2000. Reconstruction of sea-surface temperature, salinity, and sea-ice cover in the northern North Atlantic during the last glacial maximum based on dinocyst assemblages. - Canadian Journal of Earth Sciences 37: 725-750.
- DE VERNAL, A. & MUDIE, P.J. 1992. Pliocene and Quaternary dinoflagellate cyst stratigraphy in the Labrador Sea: Paleoenvironmental implications. - In: HEAD, M.J. & WRENN, J.H., Hrsg., Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs: 329-436, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- DE VERNAL, A.; ROCHON, A.; TURON, J.-L. & MATTHIESSEN, J. 1998. Organic-walled dinoflagellate cysts: Palynological tracers of sea-surface conditions in middle to high latitude marine environments. - Geobios 30: 905-920.
- DE VERNAL, 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.
- DE VERNAL, A.; TURON, J.-L. & GUIOT, J. 1994. Dinoflagellate distribution in high-latitude marine environments and quantitative reconstruction of sea-surface salinity, temperature and seasonality. - Canadian Journal of Earth Sciences 31: 48-62.
- DE VERNAL, A.; MATTHIESSEN, J.; MUDIE, P.J.; ROCHON, A.; BOESSENKOOL, K.P.; EYNAUD, F.; GRØSFJELD, K.; GUIOT, J.; HAMEL, D.; HARLAND, R.; HEAD, M.J.; KUNZ-PIRRUNG, M.; LOUCHEUR, V.; PEYRON, O.; POSPELOVA, V.; RADI, T.; TURON, J.-L. & VORONINA, E. 2001. Dinoflagellate cyst assemblages as tracers of sea-surface conditions in the northern North Atlantic, Arctic and sub-Arctic seas: the new "n-677" data base and its application for quantitative paleoceanographic reconstruction. - Journal of Quaternary Science 16: 681-698.
- DE VERTEUIL, L. & NORRIS, G. 1996. Middle to upper Miocene *Geonettia clineae*, an opportunistic coastal embayment dinoflagellate of the *Homotryblium* complex. - Micropaleontology 42: 263-284.
- DEVILLERS, R. & DE VERNAL, A. 2000. Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments of the northern North Atlantic in relation to nutrient content and productivity in surface waters. - Marine Geology 166: 103-124.

- 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.
- DODSWORTH, P. 1995. A note of caution concerning the application of quantitative palynological data from oxidized preparations. - *Journal of Micropaleontology* 14: 6.
- 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: 259-288*, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- ELLEGAARD, M. 2000. Variations in dinoflagellate cyst morphology under conditions of changing salinity during the last 2000 years. - *Review of Palaeobotany and Palynology* 109: 65-81.
- EMERSON, S. & HEDGES, J.I. 1988. Processes controlling the ocean carbon content of open ocean sediments. - *Paleoceanography* 3: 621-634.
- 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.
- FEIST-BURKHARDT, S. & PITTET, B. 1996. Dinoflagellate cyst distribution patterns in Upper Oxfordian shallow marine carbonates and marls from the Swiss Jura Mountains. - *Abstracts of the Ninth International Palynological Congress: 42*, Houston.
- FENSOME, R.A.; MACRAE, R.A.; MOLDOVAN, J.M.; TAYLOR, F.J.R. & WILLIAMS, G.L. 1996a. The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. - *Paleobiology* 22: 329-338.
- FENSOME, R.A.; TAYLOR, F.J.R.; NORRIS, G.; SARJEANT, W.A.S.; WHARTON, D.I. & WILLIAMS, G.L. 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates. - *Micropaleontology (Special Publication)* 7: 1-351.
- FIRTH, J. V. 1996. Upper middle Eocene to Oligocene dinoflagellate biostratigraphy and assemblage variations in Hole 913B, Greenland Sea. - In: THIEDE, J.; MYRHE, A.M.; FIRTH, J.V.; JOHNSON, G.L. & RUDDIMAN, W.F., Hrsg., *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 151: 203-242.
- FIRTH, J.V. & CLARK, D.L. 1998. An early Maastrichtian organic-walled phytoplankton cyst assemblage from an organic-rich black mud in Core FI-533, Alpha Ridge: Evidence for upwelling conditions in the Cretaceous Arctic Ocean. - *Marine Micropaleontology* 34: 1-27.
- FÜTTERER, D. 1978. Distribution of calcareous dinoflagellates in Cenozoic sediments of Site 366, eastern North Atlantic. - In: LANCELOT, Y., SEIBOLD, E. et al., Hrsg., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project* 41, 709-737.
- GAINES, G. & TAYLOR, F.J.R. 1984. Extracellular digestion in marine dinoflagellates. - *Journal of Plankton Research* 6: 1057-1061.
- GODHE, A.; NORÉN, F.; KULENSTIERNA, M.; EKBERG, C. & KARLSON, B. 2001. Relationship between planktonic dinoflagellate abundance, cysts recovered in sediment traps and environmental factors in the Gullmar Fjord, Sweden. - *Journal of Plankton Research* 23: 923-938.
- GOODMAN, D.K. 1987. Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments. - In: TAYLOR, F.J.R., Hrsg., *The Biology of Dinoflagellates. Botanical Monographs* 21: 649-722.
- GRADSTEIN, F.M.; KRISTIANSEN, I.L.; LOEMO, L. & KAMINSKI, M.A. 1992. Cenozoic foraminiferal and dinoflagellate cyst biostratigraphy of the central North Sea. - *Micropaleontology* 38: 101-137.
- GRØSFJELD, K.; LARSEN, E.; SEJRUP, H.P.; DE VERNAL, A.; FLATEBØ, T.; VESTBØ, M.; HAFLIDASON, H. & AARSETH, I. 1999. Dinoflagellate cysts reflecting surface-water conditions in Voldafjorden, western Norway during the last 11.300 years. - *Boreas* 28: 403-415.
- GUIOT, J. 1990. Methodology of the last climatic cycle reconstruction in France from pollen data. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80: 49-69.
- HABIB, D. & MILLER, J.A. 1989. Dinoflagellate species and organic facies evidence of marine transgression and regression in the Atlantic coastal plain. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 74: 23-47.

- HABIB, D.; MOSHKOVITZ, S. & KRAMER, C. 1992. Dinoflagellate and calcareous nannofossil response to sea-level change in Cretaceous-Tertiary boundary sections. - *Geology* 20: 165-168.
- HALLEGRAEFF, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. - *Phycologia* 32: 79-99.
- HAQ, B.U.; HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. - *Science* 235: 1156-1167.
- HAQ, B.U.; HARDENBOL, J.; VAIL, P.R. et al. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea level change. - In: WILGUS, C.K.; HASTINGS, B.S. et al., Hrsg., *Sea Level Changes: An Integrated Approach*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 42: 71-108.
- HARLAND, R. & PUDSEY, C.J. 1999. Dinoflagellate cysts from sediment traps deployed in the Bellingshausen, Weddell and Scotia seas, Antarctica. - *Marine Micropaleontology* 37: 77-99.
- HEAD, M.J. 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. - In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C., Hrsg., *Palynology: Principles and Applications: 1197-1248*, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- HECKEL, P.H. 1974. Carbonate buildup in the geologic record: a review. - In: LAPORTE, L.F., Hrsg., *Reefs in Time and Space*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 18: 90-154.
- HOCHULI, P.A. & FRANK, S.M. 2000. Palynology (dinoflagellate cysts, spores, and pollen) and stratigraphy of the Lower Carnian Raibl Group. - *Eclogae geologicae Helveticae* 93: 429-443.
- HORNER, R.A. 1985. *Sea ice biota*. - 215 S., Boca Raton (CRC Press).
- HUBER, G. & NIPKOW, F. 1922. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O.F.M. - *Zeitschrift für Botanik* 14: 337-371.
- HUBER, G. & NIPKOW, F. 1923. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O.F.M. - *Flora* 116: 114-215.
- IAKOVLEVA, A.I.; BRINKHUIS, H. & CAVAGNETTO, C. 2001. Late Palaeocene-Early Eocene dinoflagellate cysts from the Turgay Strait, Kazakhstan; correlations across ancient seaways. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 172: 243-268.
- ISHIKAWA, A. & TANIGUCHI, A. 1996. Contribution of benthic cysts to the population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, northeast Japan. - *Marine Ecology Program Series* 140: 169-178.
- JACOBSON, D.M. & ANDERSON, D.M. 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates: Feeding behaviour and mechanisms. - *Journal of Phycology* 22: 249-258.
- JACOBSON, D.M. & ANDERSON, D.M. 1996. Widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates. - *Journal of Phycology* 32: 279-285.
- JARVIS, I.; CARSON, G.A.; COOPER, M.K.E.; HART, M.B.; LEARY, P.N.; TOCHER, B.A.; HORNE, D. & ROSENFELD, A. 1988. Microfossil assemblages and the Cenomanian-Turonian (late Cretaceous) Oceanic Anoxic Event (OAE). - *Cretaceous Research* 9: 3-103.
- KEAFER, B.A.; BUESSELER, K.O. & ANDERSON, D.M. 1992. Burial of living dinoflagellate cysts in estuarine and nearshore sediments. - *Marine Micropaleontology* 20: 147-161.
- KEUPP, H. 1991. Fossil calcareous dinoflagellate cysts. - In: RIDING, R., Hrsg., *Calcareous Algae and Stromatolites: 267-286*, Berlin (Springer).
- KOKINOS, J.P. & ANDERSON, D.M. 1995. Morphological development of resting cysts in cultures of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* (= *L. machaerophorum*). - *Palynology* 19: 143-166.
- KÖTHE, A. 1990. Paleogene dinoflagellates from Northwest Germany. - *Geologisches Jahrbuch* 118: 1-111.

- KOULI, K.; BRINKHUIS, H. & DALE, B. 2001. *Spiniferites cruciformis*: a fresh water dinoflagellate cyst? - Review of Palaeobotany and Palynology 113: 273-286.
- KREMP, A. & ANDERSON, D.M. 2000. Factors regulating germination of resting cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea. - Journal of Plankton Research 22: 1311-1327.
- KREMP, A. & HEISKANEN, A.-S. 1999. Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. - Marine Biology 134: 771-777.
- KRUTZSCH, W. 1962. Die Mikroflora der Geiseltalbraunkohle, Teil III. Süßwasserdinoflagellaten aus subaquatisch gebildeten Blätterkohlenlagen des mittleren Geiseltales. - Hallesches Jahrbuch für Mitteldeutsche Erdgeschichte 4: 40-45.
- LE HÉRISSE, A.; MASURE, E.; AL RUWAILI, M. & MASSA, D. 2000. Revision of *Arpylorus antiquus* from the Silurian: The end of a myth. - Abstracts 10th International Palynological Congress: 88, Nanjing.
- LECKIE, D.A.; SINGH, C.; BLOCH, J.; WILSON, M. & WALL, J. 1992. An anoxic event at the Albian-Cenomanian boundary: the Fish Scale Marker Bed, northern Alberta, Canada. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 92: 139-166.
- LEJEUNE-CARPENTIER, M. & SARJEANT, W.A.S. 1981. Restudy of some larger dinoflagellate cysts and an acritarch from the Upper Cretaceous of Belgium and Germany. - Annales de la Société Géologique de Belgique 104: 1-39.
- LESSARD, E.J. & SWIFT, E. 1985. Species-specific grazing rates of heterotrophic dinoflagellates in oceanic waters, measured with a dual-label radioisotope technique. - Marine Biology 87: 289-296.
- LEWIS, J. & HALLET, R. 1997. *Lingulodinium polyedrum* (*Gonyaulax polyedra*), a blooming dinoflagellate. - Oceanography and Marine Biology Annual Review 35: 97-161.
- LEWIS, J.; HARRIS, A.S.D.; JONES, K.J. & EDMONDS, R.L. 1999. Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. - Journal of Plankton Research 21: 343-354.
- LEWIS, J., ROCHON, A. & HARDING, I. 1999. Preliminary observations of cyst-theca relationships in *Spiniferites ramosus* and *Spiniferites membranaceus* (Dinophyceae). - Grana 38: 113-124.
- LEWITUS, A.J.; GLASGOW, H.B.J. & BURKHOLDER, J.-A.M. 1999. Kleptoplastidy in the toxic dinoflagellate *Pfiesteria piscicida* (Dinophyceae). - Journal of Phycology 35: 303-312.
- MACRAE, R.A.; FENSOME, R.A. & WILLIAMS, G.L. 1996. Fossil dinoflagellate diversity, originations, and extinctions and their significance. - Canadian Journal of Botany 74: 1687-1694.
- MANUM, S.B. & THRONDSSEN, T. 1986. Age of Tertiary formations on Spitsbergen. - Polar Research 4: 103-131.
- MARASOVIC, I. 1989. Encystment and excystment of *Gonyaulax polyedra* during a red tide. - Estuarine, Coastal and Shelf Sciences 28: 35-41.
- MARASOVIC, I.; GACIC, M.; KOVACEVIC, V.; KRSTULOVIC, N.; KUSPILIC, G.; PUCHER-PETKOVIC, T.; ODZAK, N. & SOLIC, M. 1991. Development of a red tide in the Kastela Bay (Adriatic Sea). Marine Chemistry 32: 375-385.
- MARRET, F. 1994. Distribution of dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east Equatorial Atlantic (Gulf of Guinea). - Review of Palaeobotany and Palynology 84: 1-22.
- MARRET, F. & ZONNEVELD, K.A.F. 2003. Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. - Review of Palaeobotany and Palynology 2507: 167-200.
- MARSHALL, K.L. & BATTEN, D.J. 1988. Dinoflagellate cyst associations in Cenomanian-Turonian "black shale" sequences of northern Europe. - Review of Palaeobotany and Palynology 54: 85-103.
- MATSUOKA, K. 1992. Species diversity of modern dinoflagellate cysts in surface sediments around the Japanese Islands. - In: HEAD, M.J. & WRENN, J.H., Hrsg., Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs: 33-53, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).



- MATSUOKA, K. 1999. Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblages: A case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. - *Science of the Total Environment* 231: 17-35.
- MATTHIESSEN, J. 1994. Verbreitung von marinen Palynomorphen-Vergesellschaftungen in rezenten Sedimenten des europäischen Nordmeeres. - *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Abhandlungen)* 194: 1-24.
- MATTHIESSEN, J. 1996. Dinoflagellate cyst evidence of Holocene environmental conditions off Greenland. - *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 1995: 271-286.
- MATTHIESSEN, J. & BRENNER, W. 1996. Chlorococcalgalen und Dinoflagellatenzysten in rezenten Sedimenten des Greifswalder Bodden (südliche Ostsee). - *Senckenbergiana Maritima* 27: 33-48.
- MOLDOWAN, J.M. & TALYZINA, N.M. 1998. Biogeochemical evidence for dinoflagellate ancestors in the Early Cambrian. - *Science* 281: 1168-1170.
- MONTEIL, E. 1991. Morphology and systematics of the ceratioid group: A new morphographic approach. Revision and emendation of the genus *Muderongia* COOKSON & EISENACK 158. - *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf Aquitaine* 15: 461-505.
- MONTEIL, E. 1993. Dinoflagellate cyst biozonation of the Tithonien and Berriasian of South-East France. Correlation with the sequence stratigraphy. - *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf Aquitaine* 17: 249-273.
- MONTRESOR, M.; ZINGONE, A. & SARNO, D. 1998. Dinoflagellate cyst production at a coastal Mediterranean site. - *Journal of Plankton Research* 20: 2291-2312.
- MOSHKOVITZ, S. & HABIB, D. 1993. Calcareous nannofossil and dinoflagellate stratigraphy of the Cretaceous-Tertiary boundary, Alabama, and Georgia. - *Micropaleontology* 39: 167-191.
- MUDIE, P.J. 1992. Circum-Arctic Quaternary and Neogene marine palynofloras: Paleoecology and statistical analysis. - In: HEAD, M.J. & WRENN, J.H., Hrsg., *Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs*: 347-390, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- MUDIE, P.J. 1996. Pellets of dinoflagellate-eating zooplankton. - In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C., Hrsg., *Palynology: Principles and Applications*: 1087-1089, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- MUDIE, P.J.; AKSU, A.E. & YASAR, D. 2001. Late Quaternary dinoflagellate cysts from the Black, Marmara and Aegean Seas: variations in assemblages, morphology and paleosalinity. - *Marine Micropaleontology* 43: 155-178.
- MUDIE, P.J. & HARLAND, R. 1996. Aquatic Quaternary. - In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C., Hrsg., *Palynology: Principles and Applications*: 843-877, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- MUDIE, P.J.; ROCHON, A. & LEVAC, E. 2002. Palynological records of red tide-producing species in Canada: past trends and implications for the future. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 180: 159-186.
- NEHRING, S. 1994a. Dinoflagellaten-Dauercysten in deutschen Küstengewässern: Vorkommen, Verbreitung und Bedeutung als Rekrutierungspotential. - *Berichte des Instituts für Meereskunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel* 259: 1-231.
- NEHRING, S. 1994b. Spatial distribution of dinoflagellate resting cysts in Recent sediments of Kiel Bight, Germany (Baltic Sea). - *Ophelia* 39: 137-158.
- NICOLL, R.S. & FOSTER, C.B. 1994. Late Triassic conodont and palynomorph biostratigraphy and conodont thermal maturation, North West Shelf, Australia. - *Journal of Australian Geology and Geophysics* 15: 1-101.

- NOHR-HANSEN, H. im Druck. Dinoflagellate cyst stratigraphy of the Palaeogene strata from the Hellefisk-1, Ikermiut-1, Kangamiut-1, Nukik-1, Nukik-2 and Qulleq-1 wells, offshore West Greenland. *Marine and Petroleum Geology*.
- NORRIS, R.D. & RÖHL, U. 1999. Carbon cycling and chronology of climate warming during the Paleocene/Eocene transition. - *Nature* 401: 775-778.
- NUZZO, L. & MONTRESOR, M. 1999. Different excystment patterns in two calcareous cyst-producing species of the dinoflagellate genus *Scrippsiella*. - *Journal of Plankton Research* 21: 2009-2018.
- OLLI, K. & ANDERSON, D.M. 2002. High encystment success of the dinoflagellate *Scrippsiella* cf. *lachrymosa* in culture experiments. - *Journal of Phycology* 38: 145-156.
- ORR, W.N. & CONLEY, S. 1976. Siliceous dinoflagellates in the northeast Pacific rim. - *Micropaleontology* 22: 92-99.
- PATTEN, B.C. 1962. Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. - *Journal of Marine Research* 20: 57-75.
- PERSSON, A. 2001. On the ecology of cyst-producing dinoflagellates on the Swedish west coast. - Dissertation Department of Marine Botany, Göteborg University, 115 S.
- PETERS, F.J.C.; HOEK, R.P.; BRINKHUIS, H.; WILPSHAAR, M.; DE BOER, P.L.; KRIJGSMAN, W. & MEULENKAMP, J.E. 1998. Differentiating glacio-eustasy and tectonics; a case study involving dinoflagellate cysts from the Eocene-Oligocene of the Pindos Foreland Basin (NW Greece). - *Terra Nova* 10: 245-249.
- PEYRON, O. & DE VERNAL, A. 2001. Application of artificial neural networks (ANN) to high-latitude dinocyst assemblages for the reconstruction of past sea-surface conditions in Arctic and sub-Arctic seas. - *Journal of Quaternary Science* 16: 699-709.
- PFIESTER, L.A. & ANDERSON, D.M. 1987. Dinoflagellate reproduction. - In: TAYLOR, F.J.R., Hrsg., *The Biology of Dinoflagellates*. Botanical Monographs 21: 611-648.
- POWELL, A.J. 1992 (Hrsg.). *A Stratigraphic Index of Dinoflagellate Cysts*. - 229 S., London (Chapman & Hall).
- POWELL, A.J.; BRINKHUIS, H. & BUJAK, J.P. 1996. Upper Paleocene - Lower Eocene dinoflagellate cyst sequence biostratigraphy of southeast England. - In: KNOX, R.W. O'B.; CORFIELD, R.M. & DUNAY, R.S., Hrsg., *Correlation of the Early Paleogene in Northwest Europe*. Geological Society Special Publication 101: 145-183.
- POWELL, A.J.; LEWIS, J. & DODGE, J.D. 1992. The palynological expressions of post-Paleogene upwelling: a review. - In: SUMMERHAYES, C.P.; PRELL, W.L. & EMEIS, K.C., Hrsg., *Upwelling Systems: Evolution since the Early Miocene*: 215-226, London (The Geological Society).
- PROSS, J. 2001a. Dinoflagellate cyst biogeography and biostratigraphy as a tool for palaeoceanographic reconstructions: An example from the Oligocene of western and northwestern Europe. - In: LUTERBACHER, H.; PROSS, J. & WILLE, W., Hrsg., *Studies in Dinoflagellate Cysts in Honour of Hans Gocht*, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 219: 207-219.
- PROSS, J. 2001b. Paleo-oxygenation in Tertiary epeiric seas: Evidence from dinoflagellate cysts. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166: 369-381.
- PROSS, J. & SCHMIEDL, G. 2002. Early Oligocene dinoflagellate cysts from the Upper Rhine Graben (SW Germany): Paleoenvironmental and paleoclimatic implications. - *Marine Micropaleontology* 45: 1-24.
- ROCHON, A.; DE VERNAL, A.; SEJRUP, H.-P. & HAFLIDASON, H. 1998. Palynological evidence of climatic and oceanographic changes in the North Sea during the last deglaciation. - *Quaternary Research* 49: 197-207.

- RYTHER, J.H. & DUNSTAN, W.M. 1971. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. - *Science* 171: 1008-1013.
- SAETRE, M.L.L.; DALE, B.; ABDULLAH, M.I. & SAETRE, G.-P. 1997. Dinoflagellate cysts as possible indicators of industrial pollution in a Norwegian fjord. - *Marine Environmental Research* 44: 167-189.
- SANTARELLI, A. 1997. Dinoflagellate cysts and astronomical forcing in the Mediterranean Upper Miocene. - University of Utrecht Laboratory of Palaeobotany and Palynology Contributions Series 6: 1-141.
- SARJEANT, W.A.S. 1978. *Arpylorus antiquus* CALANDRA emend., a dinoflagellate cyst from the Upper Silurian. - *Palynology* 2: 167-179.
- SCHIOLER, P.; BRINKHUIS, H.; RONCAGLIA, L. & WILSON, G.J. 1997. Dinoflagellate biostratigraphy and sequence stratigraphy of the Type Maastrichtian (Upper Cretaceous), ENCI Quarry, The Netherlands. - *Marine Micropaleontology* 31: 65-95.
- SCHNEPF, E. & ELBRÄCHTER, M. 1992. Nutritional strategies in dinoflagellates; a review with emphasis on biological aspects. - *European Journal of Protistology* 28: 3-24.
- SCHRANK, E. 1988. Effects of chemical processing on the preservation of peridinoïd dinoflagellates; a case from the Late Cretaceous of NE Africa. - *Review of Palaeobotany and Palynology* 56: 123-140.
- SCHULZ, K.; ZONDERVAN, I.; RIEBESELL, U.; TIMMERMANS, K.; VELDHUIS, M. & GERRINGA, L. 2002. Influence of zinc limitation on organic production and calcification in *Emiliani huxleyi* (Coccolithophorids). - Abstracts of the Conference on coccolithophores - from molecular processes to global impact: 37, Ascona.
- SHIMMIELD, G.B. 1992. Can sediment geochemistry record changes in coastal upwelling palaeoproductivity? Evidence from northwest Africa and the Arabian Sea. - In: SUMMERHAYES, C.P.; PRELL, W.L. & EMEIS, K.C., Hrsg., *Upwelling Systems: Evolution since the Early Miocene*. Geological Society Special Publication 64: 29-46.
- STEFFEN, D. & GORIN, G. 1993. Palynofacies of the Upper Tithonian - Berriasian deep-sea carbonates in the Vocontian Trough (SE France). - *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf Aquitaine* 17: 235-247.
- STOVER, L.E.; BRINKHUIS, H.; DAMASSA, S.P.; DE VERTEUIL, L.; HELBY, R.J.; MONTEIL, E.; PARTRIDGE, A.; POWELL, A.J.; RIDING, J.B.; SMELROR, M. & WILLIAMS, G.L. 1996. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. - In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C., Hrsg., *Palynology: Principles and Applications: 641-750*, Dallas (American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation).
- STOVER, L.E. & HARDENBOL, J. 1994. Dinoflagellates and depositional sequences in the Lower Oligocene (Rupelian) Boom Clay Formation, Belgium. - *Bulletin de la Société belge de Géologie* 102: 5-77.
- SUESS, E. 1980. Particulate organic carbon flux in the oceans - surface productivity and oxygen utilization. - *Nature* 288: 260-263.
- TAPPAN, H. 1980. *The Paleobiology of Plant Protists*. - 1028 S., San Francisco (Freeman).
- TARGARONA, J.; WARNAAR, J.; BOESSENKOOL, K.P.; BRINKHUIS, H. & CANALS, M. 1999. Recent dinoflagellate cyst distribution in the North Canary Basin, NW Africa. - *Grana* 38: 170-178.
- TAYLOR, F.J.R. 1980. On dinoflagellate evolution. - *BioSystems* 13: 65-108.
- TAYLOR, F.J.R. 1987a. General group characteristics; special features of interest; short history of dinoflagellate study. - In: TAYLOR, F.J.R., Hrsg., *The Biology of Dinoflagellates*. Botanical Monographs 21: 1-23.
- TAYLOR, F.J.R. 1987b. General and marine ecosystems in TAYLOR, F.J.R. & POLLINGHER, U., Chapter 11: Ecology of dinoflagellates. - In: TAYLOR, F.J.R., Hrsg., *The Biology of Dinoflagellates*. Botanical Monographs 21: 399-501.

- TAYLOR, F.J.R. 1993. Current problems with harmful phytoplankton blooms in British Columbia waters. - In: SMAYDA, T.J. & SHIMIZU, Y., Hrsg., Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea: 699-703, Amsterdam (Elsevier).
- TAYLOR, D.L. & SELIGER, H.H., 1979. Toxic Dinoflagellate Blooms. - 505 S., North Holland (Elsevier).
- THORSEN, T.A. & DALE, B. 1997. Dinoflagellate cysts as indicators of pollution and past climate in a Norwegian fjord. - *The Holocene* 7: 433-446.
- TRENCH, R. 1987. Non-parasitic symbioses. - In: TAYLOR, F.J.R., Hrsg., *The Biology of Dinoflagellates*. Botanical Monographs 21: 530-570.
- TURON, J.-L. 1984. Le palynoplancton dans l'environnement actuel de l'Atlantique nord-oriental. Évolution climatique et hydrologique depuis le dernier maximum glaciaire. - *Memoire Institut Géologie du Bassin Aquitaine* 17: 1-313.
- TYRREL, T. 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. - *Nature* 400: 525-531.
- VERSTEEGH, G.J.M. 1994. Recognition of cyclic and non-cyclic environmental changes in the Mediterranean Pliocene: A palynological approach. - *Marine Micropaleontology* 23: 147-183.
- VERSTEEGH, G.J.M.; BRINKHUIS, H.; VISSCHER, H. & ZONNEVELD, K.A.F. 1996. The relation between productivity and temperature in the Pliocene North Atlantic at the onset of northern hemisphere glaciation: a palynological study. - *Global and Planetary Change* 11: 155-165.
- VERSTEEGH, G.J.M. & ZONNEVELD, K.A.F. 1994. Determination of (palaeo-)ecological preferences of dinoflagellates by applying Detrended and Canonical Correspondence analysis to Late Pliocene dinoflagellate cyst assemblages of the south Italian Singha section. - *Review of Palaeobotany and Palynology* 84: 181-199.
- VERSTEEGH, G.J.M. & ZONNEVELD, K.A.F. 2002. Use of selective degradation to separate preservation from productivity. - *Geology* 30: 615-618.
- VINK, A. im Druck. Calcareous dinoflagellate cysts in South and equatorial Atlantic surface sediments: diversity, distribution, ecology and potential for palaeoenvironmental reconstruction. - *Marine Micropaleontology*.
- VONHOF, H.B.; BRINKHUIS, H.; MONTANARI, A. & NEDERBRAGT, A. 2000. Global cooling accelerated by early late Eocene impacts? - *Geology* 28: 687-690.
- WALL, D. & DALE, B. 1974. Dinoflagellates in late Quaternary deep-water sediments of Black Sea. - In: DEGENS, E.T. & ROSS, D.A., Hrsg., *The Black Sea - Geology, Chemistry and Biology*. American Association of Petroleum Geologists Memoir 20: 364-380.
- WALL, D.; DALE, B. & HARADA, K. 1973. Descriptions of new fossil dinoflagellates from the late Quaternary of the Black Sea. - *Micropaleontology* 19: 18-31.
- WALL, D.; DALE, B.; LOHMAN, G.P. & SMITH, W.K. 1977. The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. - *Marine Micropaleontology* 2: 121-200.
- WEFER, G.; BERGER, W.H.; BIJMA, J. & FISCHER, G. 1999. Clues to ocean history: a brief overview of proxies. - In: FISCHER, G. & WEFER, G., Hrsg., *Use of Proxies in Paleoceanography. Examples from the South Atlantic*: 1-68, Berlin (Springer).
- WILLIAMS, D.B. & SARJEANT, W.A.S. 1967. Organic-walled microfossils as depth and shoreline indicators. - *Marine Geology* 5: 389-412.
- WILLIAMS, G.L. 1977. Dinoflagellate cysts, their classification, biostratigraphy and palaeoecology. - In: RAMSAY, A.T.S., Hrsg., *Oceanic Micropalaeontology*: 1231-1325, London (Academic Press).

- WOLFF, T.; GRIEGER, B.; HALE, W.; DÜRKOOP, A.; MULITZA, S.; PÄTZOLD, J. & WEFER, G. 1999. On the reconstruction of paleosalinities. - In: FISCHER, G. & WEFER, G., Hrsg., Use of Proxies in Paleoceanography. Examples from the South Atlantic: 207-228, Berlin (Springer).
- ZONNEVELD, K.A.F. 1995. Palaeoclimatical and palaeo-ecological changes during the last deglaciation in the Eastern Mediterranean; implications for dinoflagellate ecology. - Review of Palaeobotany and Palynology 84: 221-253.
- ZONNEVELD, K.A.F. 1997. Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments of the Arabian Sea (Northwestern Indian Ocean) in relation to temperature and salinity gradients in the upper water column. - Deep-Sea Research (II) 44: 1411-1444.
- ZONNEVELD, K.A.F. & BRUMMER, G.A. 2000. Ecological significance, transport and preservation of organic-walled dinoflagellate cysts in the Somali Basin, NW Arabian Sea. - Deep-Sea Research (II) 9: 2229-2256.
- ZONNEVELD, K.A.F.; HOEK, R.P.; BRINKHUIS, H. & WILLEMS, H. 2001b. Geographical distributions of organic-walled dinoflagellate cysts in surficial sediments of the Benguela upwelling region and their relationship to upper ocean conditions. - Progress in Oceanography 48: 25-72.
- ZONNEVELD, K.A.F.; VERSTEEGH, G.J.M. & DE LANGE, G.J. 1997. Preservation of organic-walled dinoflagellate cysts in different oxygen regimes: a 10,000 year natural experiment. - Marine Micropaleontology 29: 393-405.
- ZONNEVELD, K.A.F.; VERSTEEGH, G.J.M. & DE LANGE, G.J. 2001a. Palaeoproductivity and post-depositional aerobic organic matter decay reflected by dinoflagellate cyst assemblages of the Eastern Mediterranean S1 sapropel. - Marine Geology 172: 181-195.
- ZONNEVELD, K.A.F. 2003a. Chapter 5. Statistical Analysis. - In: MARRET, F. & ZONNEVELD, K.A.F., Hrsg., Atlas of Modern Organic-Walled Dinoflagellate Cyst Distribution. - Review of Palaeobotany and Palynology 2507:167-174.
- ZONNEVELD, K.A.F. 2003b. Chapter 4. Geographical distribution. - In: MARRET, F. & ZONNEVELD, K.A.F., Hrsg., Atlas of Modern Organic-Walled Dinoflagellate Cyst Distribution. - Review of Palaeobotany and Palynology 2507: 21-167.

## 8.9 Akademischer Werdegang

Name: Ulrich Kotthoff  
Geboren am: 12. November 1975  
Geboren in: Meschede  
Familienstand: verheiratet

### Studium & Ausbildung:

2003 – 12/2007  
(voraussichtlich) Promotion  
(Gutachter: Prof. Dr. Jörg Pross, Prof. Dr. Gerhard Schmiedl)

1997 – 2003 Geologie/Paläontologie  
Institut für Geowissenschaften, Universität Tübingen

Diplomnote: 1,3

- Diplomarbeit: „Fossile Honigbienen und andere Holometabola des Randecker Maars“ – Note: 1,0 (Gutachter/Betreuer: Prof. Dr. André Freiwald, Prof. Dr. Jes Rust)
- Diplomkartierung: „Geologische Kartierung des Nordostens des Nordostens Elbas“ – Note: 1,0 (Gutachter/Betreuer: Prof. Dr. Wolfgang Frisch, Dr. Ines Seeck)

1995 Abitur, Gymnasium OSB, Meschede

### Praktika:

1999 Ruhrlandmuseum Essen (4 Wochen)  
2001 Naturkundemuseum Münster (4 Wochen)

### Tagungsbeiträge/Poster

- 2007
- Kotthoff, U., Pross, J., Schmiedl, G. (2007): Vegetation and climate dynamics in the borderlands of the Aegean Sea during deposition of Sapropel S1 deduced from marine and terrestrial pollen records – International Conference and 97<sup>th</sup> Annual Meeting of the Geologischer Vereinigung e.V., Bremen.
  - Kotthoff, U., Pross, J., Müller, U.C., Peyron, O., Schmiedl, G., Schulz, H., Bordon, A. (2007): Terrestrial Vegetation Change in the Mediterranean Region associated with the Sapropel S1: Timing and Characteristics - ECORD Summer School on Paleooceanography, Bremen; gewählt zur besten mündlichen Präsentation.
  - Kotthoff, U., Pross, J., Müller, U.C., Peyron, O., Schmiedl, G., Schulz, H., Bordon, A. (2007): Palynological land-sea correlation in the Postglacial of the Aegean Sea: A terrestrial

- view on sapropel formation - EGU Annual Meeting 2007, Wien.
- 2006
- Kotthoff, U., Müller, U.C., Pross, J., Schmiedl, G., Schulz, H. (2006): Late Quaternary vegetation change documented in a marine pollen record from the Aegean Sea: „Who’s dunit this time?“ - 3rd Joint Meeting of the Palynology and Silicofossil groups of TMS, Utrecht.
- 2005
- Kotthoff, U., Müller, U.C., Pross, J., Schmiedl, G., (2005): Palynological land-sea correlation for the late Quaternary of the Aegean region: Comparing the effects of short-term climatic change on terrestrial and marine environments. – AGU Annual Meeting 2005, San Francisco.
- 2004
- Kotthoff, U. (2004): „Die fossile Biene *Apis armbrusteri* und eine Analyse ihrer Flügeladerung“ – Tagung der Paläontologischen Gesellschaft 2004, Göttingen.
  - Kotthoff, U. (2004): „Fliegen im Bienenkostüm: *Helophilus* und *Bombylius* als Beispiele für Mimikry am Miozänen Randecker Maar“ – Treffen der deutschen Paläoentomologen 2004, Bonn.
- 2003
- Kotthoff, U. (2003): „Honigbienenkonkurrenz am miozänen Randecker Maar?“ – Tagung der Paläontologischen Gesellschaft 2003, Mainz.
- 2002
- Kotthoff, U. (2002): „Konkurrenz am Vulkanschlot – Zwei Honigbienenarten aus dem Randecker Maar?“ – Posterwettbewerb der Geowissenschaftl. Fakultät Tübingen; 1. Platz.
- Publikationen:**  
eingereicht
- Kotthoff, U., Müller, U.C., Pross, J., van de Schootbrugge, B., Schmiedl, G., Lawson, I., Schulz, H. (eingereicht): Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the Aegean region: An integrated view based on pollen data from marine and terrestrial archives. – The Holocene.
  - Pross, J., Kotthoff, U., Schmiedl, G., Müller, U.C., Peyron, O., Tzedakis, C., Christanis, K., Emeis, K.-C. (eingereicht): Anatomy of the 8.2 kyr cooling event in the Aegean region: Imprint on terrestrial environments and implications for Sapropel S1 formation. – Quaternary Research.
- 2007
- Kotthoff, U., Pross, J., Müller, U.C., Peyron, O., Schmiedl, G., Schulz, H., Bordon, A. (im Druck): Timing and characteristics of terrestrial vegetation change in the NE Mediterranean region associated with the formation of marine Sapropel S1: A land-sea correlation. – Quaternary Science Reviews.

- Pross, J., Tzedakis, P., Schmiedl, G., Christanis, K., Hooghiemstra, H., Müller, U.C., Kotthoff, U., Kalaitzidis, S., Milner, A. (2007): Tenaghii Philippon Re-Visited: Drilling a Continuous Lower-Latitude Terrestrial Climate Archive of the Last 250,00 Years. *Scientific Drilling* 5, 30-32.
- 2005 • Kotthoff, U. & Schmid, U. (2005): A new fossil hoverfly (Insecta, Diptera: Syrphidae) from the Randeck Maar (Early Miocene, SW Germany). – *Palaeontology* 48, 1091-1096.
- Kotthoff, U. (2005): Hymenoptera from the Randeck Maar (Early Miocene, SW Germany). – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B* 355, 25 pp.
- 2004 • Pross, J., Kotthoff, U. & Zonneveld, K.A.F. (2004): Die Anwendung organischwandiger Dinoflagellatenzysten zur Rekonstruktion von Paläoumwelt, Paläoklima und Paläozeanographie: Möglichkeiten und Grenzen. – *Paläontologische Zeitschrift*, 78 (1), 5-39.

### **Vorlesungen:**

- 2007 • Einführung in die Paläontologie: Arthropoden; Protisten
- Geologie I, Fossilien: Brachiopoden und Bivalven
- 2006 • Einführung in die Paläontologie: Arthropoden; Protisten
- 2005 • Einführung in die Paläontologie: Protisten; Biostratigraphie und Biogeographie
- Paläozeanographie: Plankton  
(alle am Institut für Geowissenschaften der Universität Frankfurt)

### **Mitgliedschaften in Fachvereinigungen:**

Paläontologische Gesellschaft

**Gutachtertätigkeiten:** Palaeontology



**8.10 Tafeln**

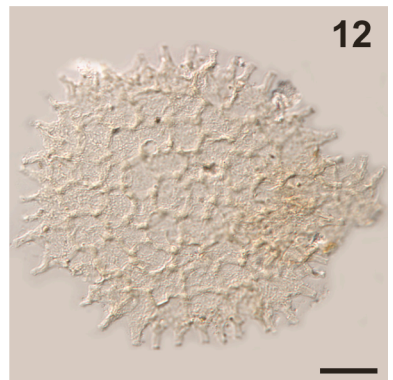
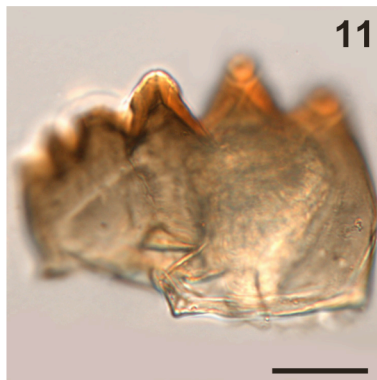
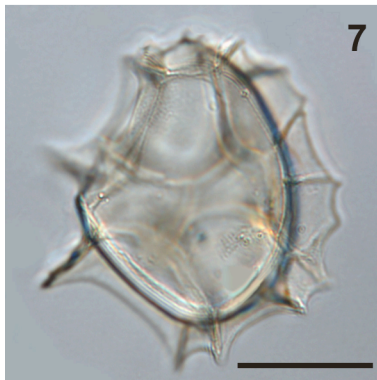
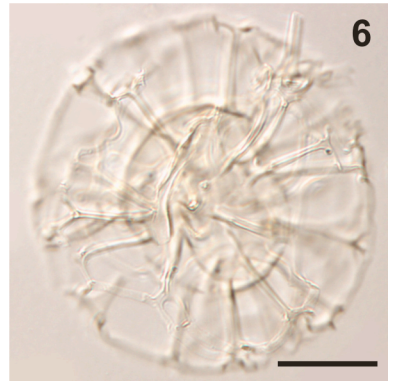
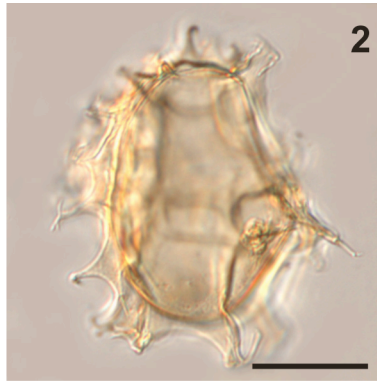
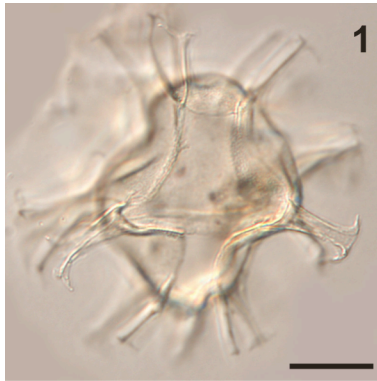
**Tafel I**

Kern GeoTü SL152  
Berg-Athos-Becken

1 <i>Spiniferites cruciformis</i>	Teufe 640 cm
2 <i>Spiniferites elongatus</i>	Teufe 640 cm
3 <i>Spiniferites pachydermus</i>	Teufe 85 cm
4 <i>Lingulodinium machaerophorum</i>	Teufe 535 cm
5 <i>Operculodinium centrocarpum</i>	Teufe 130 cm
6 <i>Nematosphaeropsis labyrinthus</i>	Teufe 535 cm
7 <i>Impagidinium aculeatum</i>	Teufe 85 cm
8 <i>Impagidinium patulum</i>	Teufe 100 cm
9 <i>Bitectadinium tepikiense</i>	Teufe 540 cm
10 <i>Tectadinium pellitum</i>	Teufe 635 cm
11 Scolecodontenkieferstück	Teufe 640 cm
12 <i>Pediastrum</i>	Teufe 640 cm

Maßstabsbalken entspricht jeweils 20µm.

Tafel I



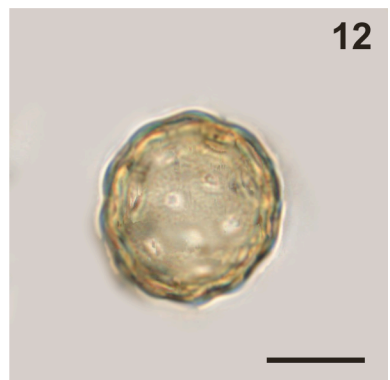
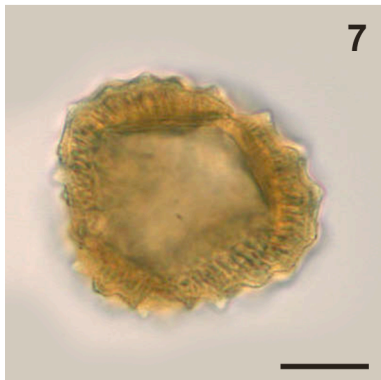
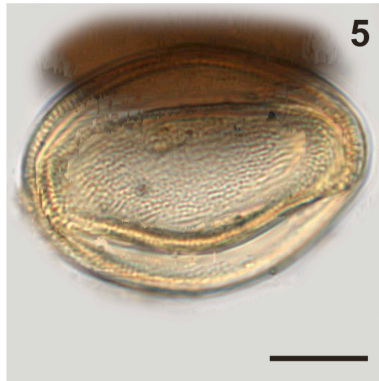
**Tafel II**

Kern GeoTü SL152  
Berg-Athos-Becken

1 <i>Ulmus</i>	Teufe 650 cm
2 <i>Tilia</i>	Teufe 330 cm
3 <i>Quercus robur</i>	Teufe 320 cm
4 <i>Quercus ilex</i>	Teufe 330 cm
5 <i>Acer</i>	Teufe 340 cm
6 <i>Ostrya</i> -Typ	Teufe 150 cm
7 <i>Saussurea</i> -Typ	Teufe 50 cm
8 <i>Echinops</i>	Teufe 500 cm
9 Cichorioideae	Teufe 600 cm
10 <i>Centaurea iacea</i> -Typ	Teufe 650 cm
11 <i>Artemisia</i>	Teufe 650 cm
12 Chenopodiaceae	Teufe 340 cm

Maßstabsbalken entspricht jeweils 10µm.

Tafel II



**Tafel III**

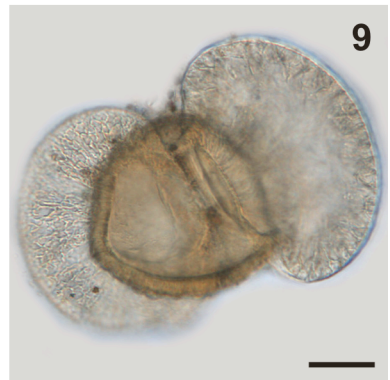
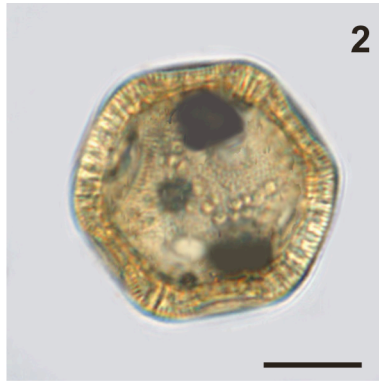
Kern GeoTü SL152  
Berg-Athos-Becken

1 <i>Ephedra</i>	Teufe 650 cm
2 Caryophyllaceae	Teufe 330 cm
3 <i>Sarcopoterium</i> -Typ	Teufe 320 cm
4 <i>Hedera</i>	Teufe 330 cm
5 <i>Drosera</i>	Teufe 340 cm
6 Poaceae	Teufe 150 cm
7 Cyperaceae	Teufe 50 cm
8 <i>Pinus</i>	Teufe 500 cm
9 <i>Abies</i>	Teufe 600 cm
10 <i>Picea</i>	Teufe 650 cm
11 Pteridophytina	Teufe 650 cm
12 Foraminiferentapete	Teufe 340 cm

Maßstabsbalken entspricht jeweils 10µm.



Tafel III



**Tafel IV**

Kern Phi2  
Drama-Becken

1 <i>Quercus ilex</i>	Teufe 450 cm
2 <i>Corylus</i>	Teufe 450 cm
3 Chenopodiaceae	Teufe 450 cm
4 <i>Quercus ilex</i>	Teufe 525 cm
5 <i>Corylus</i>	Teufe 525 cm
6 Chenopodiaceae	Teufe 580 cm
7 <i>Betula</i>	Teufe 640 cm
8 <i>Artemisia</i>	Teufe 647,5 cm
9 Cichorioideae ( <i>crepis-Typ</i> )	Teufe 580 cm
10 <i>Pinus</i>	Teufe 640 cm
11 Cyperaceae	Teufe 625 cm
12 <i>Lythrum</i>	Teufe 625 cm

Abb. 1-3: Rasterelektronenmikroskop  
Abb. 4-12: Lichtmikroskop

Maßstabsbalken entspricht jeweils 10µm.



Tafel IV

