Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe Coruña. 1998. Vol. 23, pp. 251-261

A 12,000 yr δ¹³C and δ¹⁵N isotopic record from Amboromena, Andringitra Massif, in Madagascar.

Registro isotópico de δ^{13} C y δ^{15} N de 12.000 años de antigüedad de Amboromena (Macizo de Andringitra, Madagascar).

LEIRA, M. & FERNANDEZ-MOSQUERA, D.

Profiles of percent carbon, nitrogen and phosphorus, carbon/nitrogen (C/N) ratios, percent organic matter and carbonates, and stable carbon (δ^{13} C) and nitrogen (δ^{13} N) from a 176 cm core were used to reconstruct environments of deposition in the Amboromena basin (Madagascar) during last 12,000 yr BP.

From these profiles three distinctively different stages in the basin evolution were apparent, which could have been result from the response to changes in the climatic conditions. Similar changes has been observed in other works about climate evolution in Madagascar and the African Tropics during the Late Quaternary.

Keywords: Madagascar, Andringitra Massif, stable isotopes, δ^{13} C, δ^{15} N, Late Quaternary, pale-oenvironmental reconstruction.

LEIRA, M. (Instituto Universitario de Xeoloxía, Universidade da Coruña, Campus da Zapateira s/n, 15071 A Coruña (España) e-mail: xemanel@mail2.udc.es); FERNANDEZ-MOSQUERA, D. (Instituto Universitario de Xeoloxía, Universidade da Coruña, Campus da Zapateira s/n, 15071 A Coruña (España) email: xemos@mail2.udc.es).

INTRODUCCION

Es bien conocido que los episodios glaciares, en su totalidad, vienen marcados por variaciones en la geometría orbital de la tierra que dicta la contribución estacional de la radiación solar durante ciclos de decenas a cientos de miles de años. Una vez alcanzada su madurez, las masas de hielo de varios km de espesor que se habian formado ayudaban a mantener las condiciones frías, a causa del enfriamiento y la sequedad del aire circundante y el reflejo de la radiación solar.

Por otra parte, se conoce poco acerca de la respuesta de los trópicos a los cambios climáticos principales durante el Cuaternario y siempre se ha aceptado de forma general que los trópicos se han mantenido lejos de la influencia directa de cualquiera de las grandes masas de hielo, y cualquier cambio en la insolación inducida por los cambios orbitales habría sido insignificante para las áreas tropicales.

En los últimos años se han aportado una serie de evidencias geoquímicas y geomorfológicas que han arrojado serias dudas sobre la idea de que el clima en los trópicos ha permanecido invariable a través de los ciclos glaciares y que evidencian importantes cambios climáticos en los trópicos durante el Último Máximo Glaciar (LGM) (METCALFE, 1993; THOMP-SON, 1998).

Sin embargo las fuerzas externas capaces de provocar este enfriamiento todavía no han podido ser identificadas. Simulaciones climáticas, incorporando los actuales patrones oceánicos de transporte de calor, muestran que durante las condiciones típicas que debieron prevalecer durante el enfriamiento en la Edad del Hielo se tuvo que producir un enfriamiento sustancial en los trópicos y subtrópicos (CHARLES, 1997; WEBB et al., 1997).

En este trabajo presentamos un registro paleoambiental de 12.000 BP a partir del análisis isotópico del sondeo obtenido en Amboromena (22° 14' S - 46° 55' N, 2.450 m) una llanura de inundación sobre una cubeta de alteración química, con una pequeña evacuación hacia el sur, en el Macizo de Andringitra en las montañas del sur de Madagascar (Fig. 1).

El uso de los isótopos estables de elementos biológicamente importantes,



Fig. 1. Mapa mostrando la localización del área de trabajo.

como carbono y nitrógeno, se justifica por la amplia variedad de procesos biológicos y químicos que causan fraccionamiento de los isótopos estables en el sedimento lo que permite hacer conjeturas acerca de la historia climática y de las condiciones ambientales. El isótopo estable del carbono (13C) sufre un fraccionamiento debido a la fotosíntesis. Por ello, puede ser un importante reflejo de la productividad, tipo de vegetación y otros factores biológicos LAJTHA & MARSHALL, 1994). También puede obtenerse una valiosa información paleoambiental a partir del isótopo estable del nitrógeno (15N), ya que permite estimar la contribución de la fijación del nitrógeno simbiótica a la economía total de la planta y la variación sistemática en los valores de ¹⁵N según el tipo de vegetación (SHEARER & KOHL, 1986).

Nuestro estudio pretende aumentar el conocimiento sobre los cambios ambientales durante el Holoceno en el sur de los trópicos en respuesta a los factores climáticos.

AMBIENTE ACTUAL

El macizo de Andringitra está formado por una sucesión de relieves residuales que se pueden identificar como una parte de la superficie primitiva de Gondwana (VIDAL ROMANÍ et al., 1997). La parte alta del Andringitra —entre 2.000 y 2.500 m— se puede considerar como el resto de una superficie de erosión subaérea de edad preterciaria (PETIT, 1971).

El clima puede definirse como frío y húmedo de tipo tropical montañoso con dos estaciones claramente diferenciadas; una estación fría y seca que transcurre de mayo a octubre y una estación húmeda y cálida entre noviembre y abril (PETIT, 1971).

La estación fría y seca se halla caracterizada por la severidad de las temperaturas, la amplitud térmica diaria (mayor de 30° C) y la rápida degradación de las temperaturas (descensos de 15-20° C en 15 minutos). La temperatura diurna suele oscilar entre 15-20° C y son frecuentes las heladas nocturnas, pudiendose alcanzar -12 o -15° C aunque los valores más frecuentes son -2 a -5° C. Las precipitaciones tienen una media mensual de 40-60 mm.

Durante la estación húmeda y cálida las temperaturas son elevadas (máxima ligeramente inferior a 30°C y la mínima nocturna nunca inferior a 0° C, oscilando entre 2 y 7° C) y precipitaciones abundantes (400 mm de media mensual) que representan el 80% de la precipitación anual. La existencia de esta temperatura mínima nocturna tan baja es muy importante porque revela el papel del frío en este sistema montañoso, incluso durante la estación seca.

La vegetación está dominada por el matorral de ericáceas (Philippia) y plantas xerofíticas (PETIT, 1971). En las grandes cubetas y charcas estacionales los Sphagnum, Senecio y Cyperus se desarrollan copiosamente. Las compuestas y leguminosas están representadas por una multitud de especies, es especialmente abundante el género Helichrysum. Es bastante frecuente aunque no muy abundante una especie muy característica, la Dombeya manantha. La vertiente noroeste de la cadena está prácticamente desértica. Destacan una especie particular de palmera, Ravenea glauca, que aparece hasta los 2.100 m y la Mimosa andringitrensis entre 1.600 y 1.800 m. En la parte central y meridional la *Philippia* alcanza la cota de los 2.550 m, las vertientes rocosas poseen una vegetación xerofítica y los líquenes y musgos tiene una distribución muy densa. Pequeños bambús ocupan el fondo de estrechas gargantas. A partir de los 2.400 m el paisaje mineral predomina sobre el vegetal, pero algunos replanos o barranqueras con una fuente de agua casi permanente presentan una vegetación característica de charcas y turberas (*Sphagnum*, *Senecio, Cyperus y Philippia*).

Este escalonamiento de la vegetación, así como las asociaciones entre las distintas especies, permiten una comparación con el Kilimandjaro. En efecto, el estrato vegetal que en la montaña malgache aparece entre 2.200 y 2.650 se halla entre 3.500 y 4.200 m en las pendientes meridionales del Kilimandjaro (PETIT, 1971).

MATERIAL Y METODOS

Se realizó un sondeo de 176 cm de espesor en el centro de la cubeta de Amboromena utilizando una sonda rusa. De la muestra estudiada se extrajeron alicuotas a intervalos de 8 cm, que se homogeneizaron en un molino de bolas de ágata hasta un tamaño mayor de 25µm con el fin de preparar la muestra para los análisis geoquímicos. Se realizó una datación por ¹⁴C convencional a 164 cm de profundidad con un resultado de 11.580 ± 145 BP.

Materia orgánica y carbonatos:

El contenido en materia orgánica se determinó por diferencia de pesada después de calentar una alicuota de 0,5 g a 550°C durante 2 horas. El contenido en carbonatos se halló de igual manera pero a una temperatura de 925°C durante 4 horas (BENGTSSON & ENELL, 1986).

Análisis elemental :

El contenido total en carbono y nitrógeno se midió en un Analizador Elemental (EA) Carlo-Erba 1108 CHN. Los análisis se efectuaron por triplicado con una reproducibilidad analítica mejor que el 0,1 %.

La determinación de fósforo total en el sedimento se realizó siguiendo el procedimiento descrito por BENGTSSON & ENELL, 1986. Brevemente, 0,5 g de cada alícuota después de una digestión ácida con HNO3 concentrado, se solubilizaron en HCl 0,1N. Alícuotas de 0,5 ml de cada disolución de sedimento junto con una mezcla de reactivos que contenía molibdato amónico ((NH4)6M07O24•4H2O) se disolvieron en agua destilada. En estas condiciones se forma la especie fosfomolibdato que se determina por espectrofotometría UV-VIS a una longitud de onda de 882 nm. Para hacer la medida se empleó un espec-Elmer trofotómetro UV-VIS Perkin Lambda 11. La reproducibilidad fue del ±0,1%.

Isótopos estables :

Alrededor de 5mg de muestra pulverizada se analizaron por triplicado en un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas estables (SIRMS) Finigan-Mat Delta Plus acoplado a un EA Carlo-Erba 1108 CHN. Las relaciones isotópicas ¹³C/¹²C y ¹⁵N/¹⁴N se expresan en unidades «delta» (δ(‰)) respecto de los estándares PDB y nitrógeno atmosférico (MARIOTTI, 1984) respectivamente. La reproducibilidad analítica fue mejor que el 0,1% para el carbono y mejor que el 0,2% para el nitrógeno.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados obtenidos de los análisis de materia orgánica, carbonato, carbono, nitrógeno, fósforo, δ^{13} C y δ^{15} N se muestran de forma abreviada en la tabla 1 y en la figura 2.

Materia Orgánica y Carbonatos:

El contenido en materia orgánica experimenta una tendencia general al aumento con un episodio entre 96 y 128 cm en el que se produce un fuerte incremento hasta valores superiores al 20% para después volver a la tendencia inicial. En la parte más superior del testigo se observa un paulatino aumento en el contenido en materia orgánica hasta alcanzar valores próximos al 20 % a techo de la secuencia.

Los carbonatos se mantienen a niveles muy bajos (~1%) en toda la secuencia excepto entre 96 y 128 cm. Etapa en la se llega a alcanzar un valor máximo de 1,6% a 104 cm de profundidad. Este incremento en el contenido en carbonatos, relativamente constante en toda la secuencia excepto en ese intervalo,

TABLA 1. Resumen de los resultados obtenidos de los análisis realizados en el sedimento de Amboromena

Prof.(cm)	M. O. (%)	CO3 (%)	C (%)	N (%)	P (%)	C/N	N/P	C/P	δ15N	δ13C
8	24,8	0,9	13,55	0,91	0,05	14,93	18,2	271	5,63	-25,01
16	19,66	0,9	10,05	0,63	0,04	15,88	15,75	251,25	6,43	-25,49
24	19,8	1	10,29	0,61	0,05	16,87	12,2	205,8	6,1	-24,95
32	17,22	1,1	8,8	0,53	0,03	16,64	17,67	293,33	5,52	-25,21
40	17,7	1,2	8,8	0,51	0,02	17,3	25,5	440	3,92	-24,85
48	17,28	1,1	8,83	0,47	0,04	18,94	11,75	220,75	4,08	-24,88
56	15,1	1,1	7,95	0,45	0,03	17,49	15	265	4,75	-24,68
64	13,56	1	6,93	0,38	0,02	18,24	19	346,5	3,33	-24,72
72	15,5	1,1	7,59	0,43	0,03	17,51	14,33	253	3,07	-24,71
80	16,63	1,1	8,5	0,4	0,02	21,37	20	425	3,09	-24,44
88	10,5	1	5,13	0,31	0,03	16,51	10,33	171	2,19	-24,22
96	12,44	1,3	6,36	0,34	0,05	18,71	6,8	127,2	2,08	-24,38
104	22,5	1,6	13,04	0,66	0,04	19,9	16,5	326	1,9	-24,3
112	20,39	1,5	10,42	0,49	0,23	21,34	2,13	45,3	2,19	-24,67
120	19	1,5	10,95	0,45	0,05	24,22	9	219	2,67	-24,01
128	9,9	1,2	5,06	0,27	0,06	18,75	4,5	84,33	2,39	-24,7
136	8,6	1,1	4,39	0,22	0,02	19,88	11	219,5	3,01	-24,76
144	10,47	1,2	5,35	0,21	0,07	26,08	3	76,43	3,22	-25,3
152	7,5	1	3,49	0,16	0,03	21,25	5,33	116,33	4,3	-25,43
160	6,1	1	3,12	0,13	0,03	24,02	4,33	104	4,13	-25,46
168	4,6	0,9	2,09	0,08	0,02	25,44	4	104,5	1,53	-25,44
176	7,79	1	3,98	0,17	0,05	23,38	3,4	79,6	2,72	-25,27



Fig. 2. Perfiles en las abundantes relativas (%) de materia orgánica, carbonatos, carbono, nitrógeno y fósforo: relaciones isotópicas ¹³C y ¹³N (‰); relación C/N.

podría indicar una fuente de producción autóctona. Habida cuenta de la litología de la cuenca, pobre en carbonatos, un aumento en su concentración sólo podría ser debido a una precipitación en medio acuoso como resultado del incremento en la producción primaria. La precipitación de carbonatos se produciría debido a la utilización fotosintética del CO₂ por los macrófitos y la flora litoral sumergida. Un cambio hacia condiciones climáticas más húmedas ha sido registrado por diversos autores (GASSE & VAN CAMPO, 1998; SIFEDDINE et al., 1995) en el Lago Tritrivakely en Madagascar entre 9.000-6.000 BP y en el Este de Africa para el mismo período (STAGER et al., 1997; GASSE, 1998).

Carbono, Nitrógeno y Fósforo:

Los valores de carbono son en un principio relativamente bajos, incrementándose gradualmente en la parte más profunda del sondeo. A 128 cm de profundidad se produce un importante incremento en el contenido en carbono, alcanzando su máximo a 104 cm de profundidad decreciendo después hasta valores de 6% similares a los del sedimento más profundo. El contenido en carbono vuelve a aumentar hacia la parte superior del perfil. La correlación, altamente significativa (r_s= 0,989, p < 0,0001) entre la materia orgánica y el carbono, evidencia el origen orgánico de éste último.

El aumento en materia orgánica y carbono entre 96 y 128 cm probablemente refleja un aumento de la productividad y/o un mayor desarrollo de la vegetación. El aumento de la productividad primaria podría conducir a condiciones de anoxia. En estas condiciones se acumularía más cantidad de materia orgánica y se favorecería su preservación.

El contenido en nitrógeno exhibe una variación a lo largo de la secuencia similar a la observada para la materia orgánica y el carbono. La acumulación de nitrógeno en el sedimento es mayormente (> 90%) de origen orgánico (MARTINOVA, 1993). El contenido en nitrógeno se mueve en el rango de valores entre 0,13 y 0,91%. La parte más profunda del perfil es la más pobre en nitrógeno (0,08-0,27%) con valores característicos de suelos con alto contenido mineral.

Los valores de fósforo son bajos (0,02-0,07%) durante todo el perfil. Pero alrededor de 112 cm se produce un abrupto incremento alcanzando su valor más alto (0,23%). Probablemente, son varios los mecanismos que pueden provocar valores tan elevados. Por un lado, las condiciones de anoxia en un medio con una alta productividad y de aguas someras, provocaría la liberación del fósforo del sedimento hacia el agua debido a un gradiente en el potencial redox entre agua y sedimento (WETZEL, 1981). Por otra parte, la disminución de la concentración de Ca2+ al precipitarse como carbonato provocaría un aumento en la concentración de fósforo procedente del apatito (Ca₅(PO₄)₃OH) (GOL-TERMAN & DE GROOT, 1994). Además, condiciones más húmedas provocarían un aumento de la meteorización en la cuenca y consecuentemente un mayor aporte de fósforo inorgánico.

C/N:

Respecto al índice C/N, este puede ayudarnos a definir la naturaleza de la materia orgánica. Los valores de C/N descienden hasta valores cercanos a 25 a 168 cm de profundidad a un mínimo de 15 a 8 cm, con algunas marcadas fluctuaciones a 144, 120 y 80 cm en las que esta relación se incrementa de forma apreciable (valores superiores a 20 en algunos casos) para después volver a caer.

Los valores altos de C/N podrían indi-

car una gran influencia de una vegetación compuesta por plantas ricas en celulosa que poseen índices característicos > 20 (ROBINSON et al., 1993).

Desde 72 cm hasta la superficielos valores permanecen entre 14 y 19. La materia orgánica terrestre se caracteriza por tener valores > 12 (THORNTON & McMANUS, 1994). Se han descrito valores C/N para el humus en el rango entre 10 y 20 (LAMI et al., 1994).

De todos modos esta medida refleja una mezcla de las distintas fuentes de materia orgánica, composición de la vegetación y degradación biológica. por otra parte el hecho de medir nitrógeno total puede hacer que la presencia de nitrógeno inorgánico artificialmente crease bajos índices.

δ¹³C:

El δ^{13} C es prácticamente constante a lo largo de todo el perfil oscilando sus valores entre -25,49% y -24,01%, rango característico de las plantas terrestres conocidas como C3, típicas de climas templados (STUIVER, 1975), que utilizan la ruta fotosintética de Calvin-Benson. Las plantas C3 tienen un menor contenido en ¹³C respecto a las C4 debido a la discriminación isotópica de la enzima ribulosa-difosfato carboxilasa (O'LEARY, 1981), mostrando un δ^{13} C medio de -27%. Entre 128 y 80 cm se produce un ligero enriquecimiento en el contenido en ¹³C. Este aumento sería consecuente con la presencia de una vegetación sumergida cuya actividad fotosintética provocaría la precipitación de carbonatos. El contenido en ¹³C de éstos, procedentes de la disolución de las rocas silicatadas del

substrato, es aproximadamente el mismo que el del CO₂ atmosférico, un -25% de media (HAKANSSON, 1985), lo que explicaría el pequeño incremento observado en el δ^{13} C.

δ¹⁵N:

Los valores de δ^{15} N oscilan entre 1,53‰ y 6,43‰. El valor mínimo al principio de la serie se corresponde con la menor abundancia en materia orgánica. Los valores más bajos aparecen entre 88 y 128 cm (1,9-2,67‰). Estos valores tan bajos son consistentes con la existencia de una fuente atmosférica (HASSAN et al., 1997) que se halla mínimamente fraccionada y con la existencia de vegetación acuática sumergida o flotante (0-4‰) (KEOUGH et al., 1996). Los valores más altos son coherentes con la influencia de una vegetación emergida (2-6‰) (KEOUGH et al., 1996) y se encuentran en la parte superior del perfil (4,08-6,43‰).

El uso del δ^{15} N como paleoindicador puede no ser fiable debido a que la relación isotópica original puede haberse perdido o solapado por alteración bioquímica anterior y/o posterior a la deposición. Los valores de δ^{15} N y contenido en nitrógeno muestran una baja correlación (r=0,51, pendiente=3,6) (Fig. 3) lo que revela la falta de relación y de enriquecimiento isotópico en ¹⁵N durante la diagénesis. La ausencia de tal tendencia revela que los procesos diagenéticos apenas han afectado a la relación isotópica original.

CONCLUSIONES

A la luz de los resultados obtenidos, podríamos distinguir tres etapas distintas



Fig. 3. Gráfica mostrando la recta de regresión del contenido de nitrógeno frente a δ^{13} N.

en la evolución de la cuenca. La primera de ellas , de 176 a 128 cm, caracterizada por un bajo contenido en materia orgánica y una relación C/N superior a 20 reflejan un ambiente árido, con presencia de una vegetación rica en celulosa.

En la segunda, de 128 a 88 cm, se produciría un cambio hacia condiciones más húmedas que en la etapa anterior. En estas condiciones podría desarrollarse un ambiente de aguas someras colonizado por una flora litoral y sumergida, que tendría como consecuencia un aumento en la productividad, la precipitación de carbonatos y la concentración de fósforo en el sedimento. El δ^{15} N en esta etapa es típico de plantas fijadoras del nitrógeno atmosférico, cuyo desarrollo se vería favorecido por la desaparición de las condiciones de aridez. Un periodo más húmedo ha sido también observado en otros trabajos realizados en Madagascar y Este de Africa que habría alcanzado su óptimo entre 9.000 y 6.000 BP.

Por último en la tercera etapa, desde 88 cm hasta la superficie del perfil, hay un aumento progresivo del contenido en materia orgánica provocado por la acumulación de restos vegetales. La relación C/N se encuentra en el rango descrito para suelos húmicos y el δ^{15} N se incrementa hasta valores acordes con una vegetación emergida y con la remineralización del nitrógeno orgánico que se produce durante el proceso de humificación.

AGRADECIMIENTOS

Los análisis SIRMS han sido realizados en los S.X.A.I. de la Universidade da Coruña, a cuyo equipo, en la persona de su director Dr. Miguel Maestro Saavedra, queremos agradecer la colaboración prestada. También queremos expresar nuestro agradecimiento a la Oficina del W.W.F. en Ambalavao por su inestimable ayuda y asistencia durante el trabajo de campo y especialmente a todo el equipo malgache que nos acompañó. Este trabajo es parte del Proyecto Andringitra Pic d'Ivohibe gestionado por la v «Association National pour la Gestion des Aires Protégées» (W.W.F.)

BIBLIOGRAFIA

- BENGTSSON, L., and ENELL, M. (1986). Chemical analysis. In «Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaehydrology.» (B. E. Berglund., Ed.), pp. 423-454. John Wiley & Sons, Chichester.
- CHARLES, C. (1997). Cool tropical punch of the ice ages. Nature 385, 681-683.
- GASSE, F. (1998). The evolution of African climates as evidenced by lake records. In «Past Global Changes and their Significance for the Future.» (P. I. P. Office, Ed.), pp. 11, University of London.
- GASSE, F. & VAN CAMPO, E. (1998). A 40,000yr Pollen and Diatom Record from Lake Tritivakely, Madagascar, in the Southern Tropics. Quaternary Research 49, 299-311.
- GOLTERMAN, H. L., and DE GROOT, C. J. (1994). Nouvelles connaissances des formes du phosphate: conséquences sur le cycle du phosphate dans les sédiments des eaux douces peu profondes. Annls Limnol. 30, 221-232.
- HAKANSSON, S. (1985). A review of various factors influencing the stable carbon isotope ratio of organic lake sediments by the change from glacial to post-glacial environmental conditions. Quaternary Science Reviews 4, 135-146.
- HASSAN, K. M., SWINEHART, J. B., and SPAL-DING, R. F. (1997). Evidence for Holocene environental change from C/N ratios, and ð13C and ð15N values in Swan Lake sediments, western Sand Hills, Nebraska. Journal of Paleolimnology 18, 121-130.
- KEOUGH, J. R., SIERSZEN, M. E., and HAGLEY, C. A. (1996). Analysis of a Lake Superior coastal food web with stable isotope techniques. Limnol. Oceanogr. 4, 136-146.
- LAMI, A., NIESSEN, F., GUILIZZIONI, P., MASAFERRO, J., and BELIS, C. A. (1994). Palaeolimnological studies of the eutrophication of volcanic Lake Albano (Central Italy). Journal of Paleolimnology 10, 181-197.
- LAJTHA, K. & MARSHALL, J. D. (1994). Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. K. Lajtha & R. H. Michener Eds. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 1-21.

- MARTINOVA, M. V. (1993). Nitrogen and phosphor compounds in bottom sediments: mechanisms of accumulation, transformation and release. Hydrobiologia 252, 1-22.
- METCALFE, S. E. (1993). Evolution of the Pretoria Saltpan - a diatom record spanning a full glacial-interglacial cycle. Hydrobiologia 269/270, 159-166.
- O'LEARY, M. H. (1988). Carbon isotope fractionation in plants. Phytochemistry 20, 553-567.
- PETIT, M. (1971). «Contribution à l'etude morphologique des reliefs granitiques à Madagascar.», Université de Tananarivo.
- ROBINSON, C., SHIMMIELD, G. B., and CREER, K. M. (1993). Geochemistry of Lago Grande di Monticchio, S. Italy. In «Paleolimnology of European Maar Lakes.» (J. F. W. Negendank, Zoltschka, B., Ed.), pp. 317-332. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- SHEARER, G. & KOHL, D. (1986). N₂ fixation in field settings estimations based on natural ¹⁵N abundance. Australian Journal of Plant Physiology, 13, 699-757.
- SIFEDDINE, F., LAGGOUN-DEFARGE, F., LALLIER-VERGES, E., DISNAR, J.-R., WILLIAMSON, D., GASSE, F., and GIBERT, E. (1995). La sédimentation organique lacustre en zone tropicale sud au cours des 36 000 dernières annés (Lac Tritrivakely, Madagascar). C.R. Acad. Sci. Paris 321, 385-391.
- STAGER, J. C., CUMMING, B., & MEEKER, L. (1997). A high-resolution 11,400-yr diatom record from Lake Victoria, East Africa. Quaternary Research 47, 81-89.
- STUIVER, M. (1975). Climate versus changes in 13C content of the organic component of lake sediments during the late Quaternary. Quaternary Research 5, 251-262.
- THOMPSON, L. G. (1998). Ice core evidence for climate change in the Tropics: Implications for our future. In «Past Global Changes and their Significance for the Future.» (P. I. P. Office., Ed.), pp. 5, University of London.
- THORNTON, S. F., & McMANUS, J. (1994). Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine sys-

tems: evidence from the Tay estuary, Scotland. Estuarine, Coastal and Shelf Science 38, 219-233.

VIDAL ROMANI, J. R., RAMANOHISON, H., & RABENANDRASANA, S. (1997). Géomorphologie granitique du Massif de l'Andringitra: Sa relation avec l'évolution de l'Ile pendant le Cénozoique. Cadernos Lab. Xeoloxico de Laxe. 22, 183-208.

WEBB, R. S., RIND, D. H., LEHMAN, S. J., HEALY, R. J., & SIGMAN, D. (1997). Influence of ocean heat transport on the climate of the Last Glacial Maximun. Nature 385, 695-699.