

REGISTROS DE SEDIMENTOS LACUSTRES DE LA VEGETACIÓN DEL HOLOCENO E HISTORIA DEL FUEGO EN EL PÁRAMO DE COSTA RICA¹

Sally P. Horn

Department of Geography, University of Tennessee,
Knoxville TN 37996, Estados Unidos de América
Correo electrónico: shorn@utk.edu

Brandon L. League

Department of Geography, University of Tennessee,
Knoxville TN 37996, Estados Unidos de América

RESUMEN. Se examinaron el polen, las esporas de pteridófitas (helechos y plantas afines) y los fragmentos de carbón en un núcleo de sedimento lacustre de 5,6 m de largo, recogido con un barreno del suelo presente en el fondo del Lago de las Morrenas 1, y los fragmentos de carbón en un núcleo de sedimento de 1,1 m de largo, recogido del piso en el fondo del Lago de Chirripó, para poder reconstruir la vegetación postglacial y la historia de fuego del páramo de Chirripó. El Lago de las Morrenas 1 –el más grande del Valle de las Morrenas en el Parque Nacional Chirripó– se encuentra actualmente ubicado en un área de vegetación paramuna, no arbolada; aparentemente ha estado en ese estado desde la deglaciación hace aproximadamente unos 10.000 años de radiocarbono. Los espectros de polen sugieren que no hubo cambios pronunciados en la vegetación desde que el hielo se retiró. Los porcentajes de gramíneas (Poaceae) y otros taxones paramunos declinaron hacia arriba, mientras que los porcentajes de ciertos taxones subalpinos, montano bajos y de tierras bajas se incrementaron levemente. Estos cambios quizás reflejen tanto el impacto de la actividad humana prehistórica como la poca migración hacia arriba de taxones forestales, debido al calentamiento climático postglacial. Los núcleos recuperados de ambos lagos contienen abundantes fragmentos de carbón tanto microscópicos (examinados a través de láminas para microscopio) como macroscópicos (cuantificados mediante tamizaje),

-
1. Traducido por Marta E. Juárez Ruiz y Joselyne Hoffmann, revisado por Maarten Kappelle. Este capítulo contiene algunas secciones y figuras que fueron publicadas originalmente en el artículo: Horn, S.P. 1993. Postglacial vegetation and fire history of the Chirripó páramo of Costa Rica, *Quaternary Research* 40: 107–116. Este material se reproduce aquí con el permiso del Quaternary Research Center de la Universidad de Washington.

lo cual indica que hubo incendios iniciados por humanos o por la actividad de relámpagos, quemando el páramo de Chirripó en diferentes ocasiones. El registro de carbón macroscópico del Lago Chirripó abarca los últimos 4.000 años de radiocarbono y muestra picos en la actividad de los incendios, que generalmente coinciden con las secciones correspondientes del registro de carbón microscópico del Lago de las Morrenas 1. Las secciones más superiores de ambos núcleos muestran tasas de acumulación (*influx*) de carbón más bajas que las de secciones más profundas, lo cual sugiere que los intervalos recurrentes entre incendios recientes en el páramo de Chirripó no carecen de precedentes. Un análisis de alta resolución del carbón macroscópico en intervalos contiguos de 1 cm del núcleo recogido en el Lago de las Morrenas 1 confirma que, a través del Holoceno, los fuegos quemaron la vegetación dentro de la cuenca del lago y revela la presencia de variaciones en las tasas de acumulación (*influx*) de carbón, que pueden apuntar hacia la variabilidad del clima holocénico.

ABSTRACT. We examined pollen, pteridophyte (ferns and fern-allies) spores, and charcoal in a 5.6 m long sediment core from Lago de las Morrenas 1, and charcoal in a 1.1 m long sediment core from Lago Chirripó, to reconstruct postglacial vegetation and fire history in the Chirripó páramo. Lago de las Morrenas 1, the largest lake in the Valle de las Morrenas of Chirripó National Park, is presently surrounded by treeless páramo vegetation and has apparently been so since deglaciation approximately 10,000 radiocarbon years ago. Pollen spectra suggest no pronounced changes in vegetation since ice retreat. Pollen percentages for Gramineae and other páramo taxa decline upward, whereas percentages for certain subalpine, lower montane, and lowland forest taxa increase slightly; these changes may reflect the impact of prehistoric human activity as well as slight upslope migration of forest taxa owing to postglacial climatic warming. Cores from both lakes contain abundant microscopic charcoal (examined on microscope slides) as well as macroscopic charcoal (quantified by sieving), indicating that fires set by people or lightning have repeatedly burned the Chirripó páramo. The microscopic charcoal record from Lago Chirripó spans the last 4,000 radiocarbon years and shows peaks in fire activity that generally match peaks in the corresponding section of the Lago de las Morrenas 1 microscopic charcoal record. The uppermost sections of both sediment cores show lower charcoal influx rates than some deeper sections, suggesting that recent fire recurrence intervals in the Chirripó páramo are not unprecedented. A high-resolution analysis of macroscopic charcoal in contiguous 1-cm intervals of the Lago de las Morrenas 1 core confirms that fires burned within the lake watershed throughout the Holocene, and reveals variations in charcoal influx that may signal Holocene climate variability.

Introducción

La presencia de lagos permanentes de origen glacial dentro de la zona del páramo de Chirripó ofrece la oportunidad de estudiar la historia postglacial de la vegetación y el fuego, a través del estudio de los granos de polen y los fragmentos de carbón acumulados, junto con otros componentes sedimentarios, sobre el piso del fondo de los lagos. Junto con colegas y asistentes de la Universidad de Tennessee y vecinos de San Gerardo de Rivas, Pérez Zeledón, hemos podido recolectar algunos núcleos no perturbados de los sedimentos lacustres del Lago Chirripó y de varios lagos en el Valle de las Morrenas. En este capítulo, nos concentramos en los resultados

del análisis de carbón de un núcleo de sedimento recuperado del Lago Chirripó, que abarca los últimos 4.000 años de radiocarbono, y de un estudio más detallado de carbón y polen presentes en un núcleo de sedimento del Lago de las Morrenas 1, cubriendo de este modo el período que va desde la deglaciación de la cuenca hace unos 10.000 años de radiocarbono hasta el presente. Estos estudios demuestran que la vegetación que existió sobre el macizo del Chirripó en el período del Holoceno temprano es muy similar a la que se presenta el día de hoy en la cuenca, y que fuegos iniciados por seres humanos o por relámpagos ocurrieron a través de todo este período.

Nuestros estudios de los registros de sedimentos lacustres de la historia del fuego y de la vegetación en la zona del páramo de Chirripó complementan una investigación cercana, hecha en el sitio conocido como la Tubera de La Chonta, que reveló, con base en el análisis de los granos de polen fósil de los sedimentos de esta turbera, que la vegetación paramuna tenía una distribución mucho más amplia en el pasado, cubriendo áreas de la Cordillera de Talamanca que hoy en día son ocupadas por bosques montanos nubosos (Islebe y Hooghiemstra 1997, este libro).

Este capítulo también complementa el estudio de las comunidades acuáticas de diatomeas descubiertas a través de otro análisis de los sedimentos lacustres del Lago de las Morrenas 1 (Haberyan y Horn 1999, este libro).

Materiales, métodos y resultados

Aspectos ambientales

El páramo de Chirripó, con sus 5.000 hectáreas (ha), es el de mayor extensión en la cadena de páramos que ocupan los picos más altos de la Cordillera de Talamanca, en el sur de Costa Rica (Fig. 1). El Lago de Chirripó (3.520 m de altitud, 7,8 ha de superficie) y el Lago de las Morrenas 1 (3.477 m de altitud, 5,6 ha de superficie) ocupan las cuencas del lecho rocoso de porciones superiores de dos valles glaciares, ubicados sobre las faldas oeste (Valle de los Lagos) y norte (Valle de las Morrenas) del Cerro Chirripó (3.819 m de altitud), el cerro más alto de Costa Rica (Fig. 2). Otros capítulos de este libro describen la limnología y el ambiente geomorfológico de los lagos y el clima y la vegetación actual del páramo de Chirripó. Hastenrath (1973), Orvis y Horn (2000, este libro), Lachniet y Seltzer (en prensa) y Lachniet *et al.* (este libro) ofrecen más información sobre la historia de la glaciación de los valles de los lagos y las Morrenas.

Recuperación de los núcleos de sedimentos lacustres

En enero de 1985 se recolectaron dos núcleos cortos (~1 m) de sedimento lacustre en el costado noreste del Lago Chirripó (Fig. 3), utilizando tubos plásticos (diámetro interno: 57 mm) equipados con pistones de caucho. Este núcleo, llamado Núcleo Chirripó 1985-I, se recogió a una profundidad de 9 m, unos 30 m lago

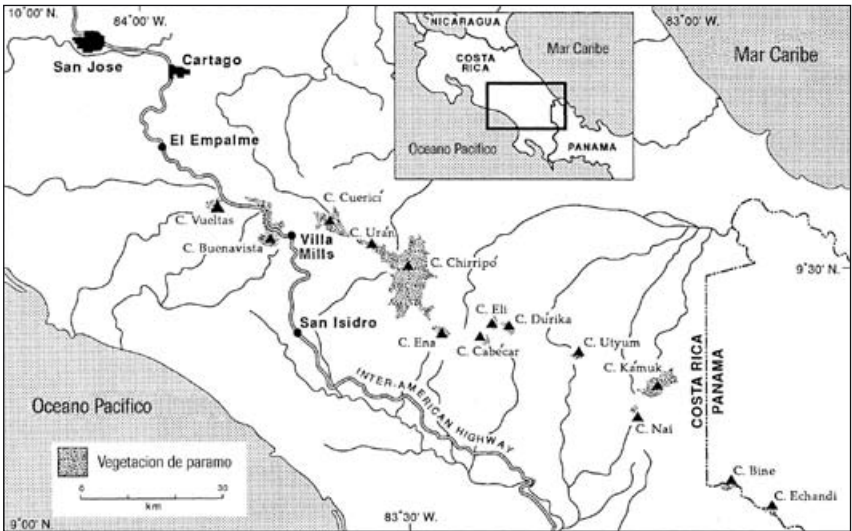


Figura 1. Los páramos de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. La extensión de la vegetación de páramo se base en Gómez (1986) y las hojas topográficas a una escala de 1:50.000 publicadas por el Instituto Geográfico Nacional (IGN) de Costa Rica. Reproducido de Horn (1993) con el permiso del *Quaternary Research Center*.

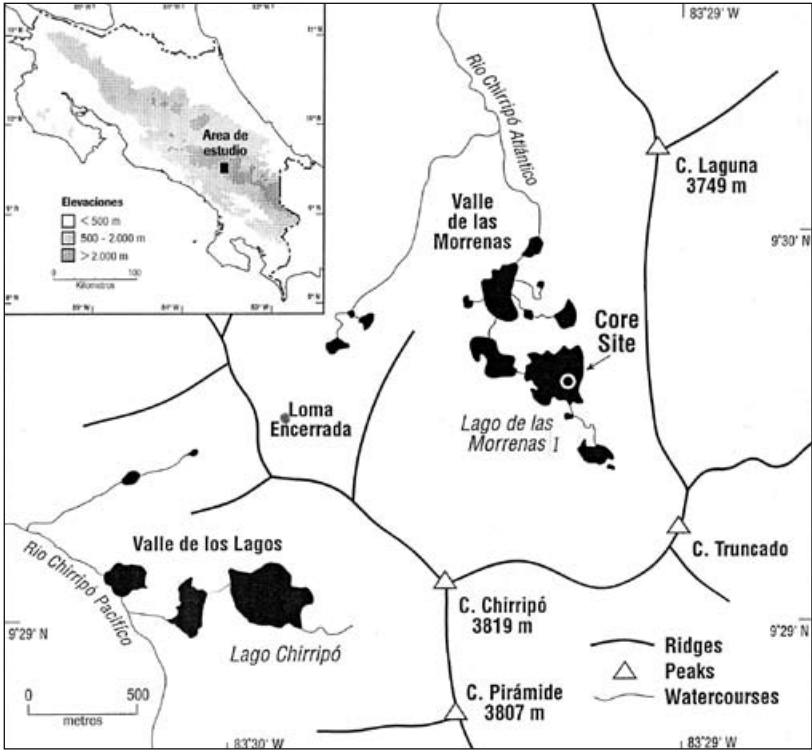


Figura 2. Los lagos glaciales que rodean el Cerro Chirripó, Costa Rica.

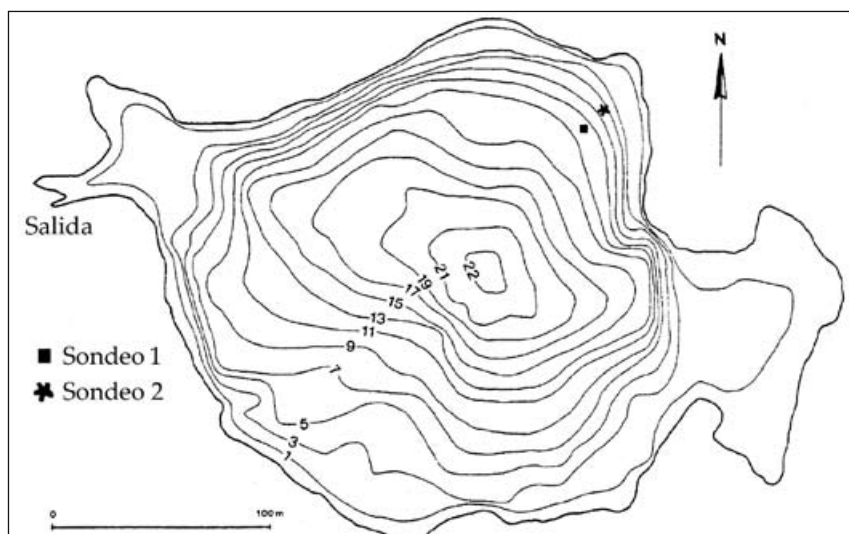


Figura 3. Ubicación de los sitios donde se recolectaron los núcleos de sedimento en el Lago Chirripó. Batimetría de acuerdo con Göcke *et al.* (1981).

adentro; tenía 0,77 cm de largo en el momento de la recolección y, después de encogerse, midió finalmente unos 0,50 cm. Un segundo núcleo, el Núcleo Chirripó 1985-II, fue sondeado a una profundidad de 6 m, unos 20 m lago adentro; este, por su parte, tenía una longitud de 1,24 cm al recolectarlo y midió después de encogerse aproximadamente 1,10 cm.

Después de ser recolectados, los dos núcleos se guardaron en una posición erecta. Se hicieron pequeños huecos con un barreno, justamente por arriba de la zona de interacción entre el agua y el sedimento, con el fin de drenar el agua que se encontraba por encima. El Núcleo Chirripó 1985-I fue guardado unos 36 horas antes de sacarlo y colocarlo sobre una lámina limpia de plástico, con fines de muestreo. Para acelerar el proceso en el caso del Núcleo Chirripó 1985-II, se hicieron pequeños huecos de unos 3 mm de diámetro, a intervalos de 2 cm a lo largo del tubo, trabajando desde la parte superior y permitiendo que el agua saliera por cada hueco antes de que se hiciera otro hueco más. Casi inmediatamente después, los huecos se llenaron con lodo, mientras que el agua que pasaba por ellos era clara. Por debajo de los 50 cm, los sedimentos estaban bastante bien consolidados, por lo que muy poca agua salió por los huecos. Después de este proceso de drenaje, se partió el tubo plástico a lo largo del mismo y se sacaron muestras de la sección central del material de sedimento, a intervalos de 2 cm. Entre estos intervalos, los instrumentos de muestreo fueron cada vez lavados y enjuagados con agua filtrada (tamaño de los poros del filtro: 0,4 μm).

En enero de 1989 se sondeó el Lago de las Morrenas 1, utilizando equipo que permitió la recuperación de núcleos más largos, topándose a la vez con el lecho glacial que se encuentra por debajo de las capas de sedimentos lacustres orgánicos.

Se recuperaron núcleos en dos sitios en el profundo sector suroriental del lago (Fig. 4). Para recoger el sedimento superior se emplearon tubos plásticos similares a los utilizados en el muestreo del Lago Chirripó, mientras que para la recolección de sedimentos más profundos se utilizó un barreno o pistón de tipo *square-rod piston corer* (Wright *et al.* 1984). Se muestreó el sedimento superior en el campo, cortando y empacando las muestras del núcleo a intervalos de 2 cm, tal y como se hizo para los núcleos del Lago Chirripó. Se extrajeron las secciones del barreno tipo pistón sobre la plataforma del núcleo, que fueron envueltas en plástico y papel aluminio, antes de colocarlas en tubos plásticos para trasladarlas al laboratorio en la Universidad de Tennessee.

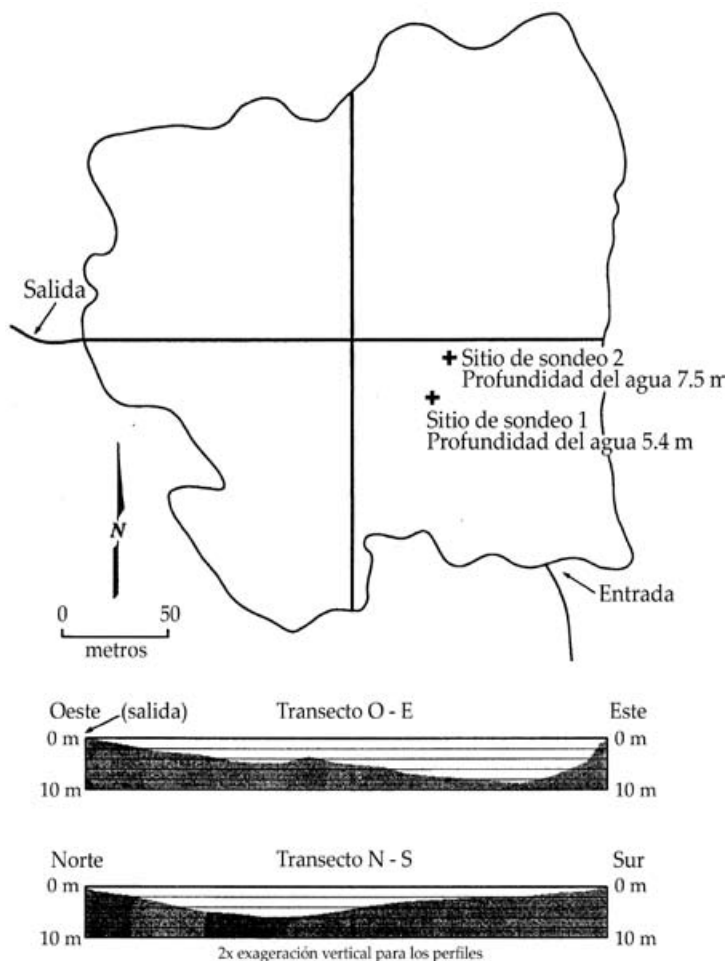


Figura 4. Ubicación de los sitios donde se recolectaron los núcleos de sedimento en el Lago de las Morrenas 1 y batimetría a lo largo de dos transectos. Reproducido de Horn (1993) con el permiso del *Quaternary Research Center*.

Análisis de los sedimentos y preguntas de la investigación

Se describió la estratigrafía de los núcleos de sedimentos en el campo y el laboratorio, y se determinó la cantidad de agua de las submuestras mediante un proceso de desecación durante una noche, a una temperatura de 100° C. Enseguida, se efectuó la pérdida a raíz de la ignición (loss on ignition, LOI), encendiendo las muestras secadas a temperaturas de 550° C y 1000° C para estimar el contenido de carbón orgánico y de carbonato, respectivamente (Dean 1974). Del Lago de las Morrenas 1 se escogió el núcleo recogido en el agua profunda (Morrenas 1 1989-II) para un análisis más detallado, y se envió sedimento de seis intervalos para las respectivas determinaciones de sus edades de radiocarbono. De la misma manera, se determinó la fecha (edad) para tres muestras provenientes del Núcleo Lago Chirripó 1985-II. Todas las edades de radiocarbono fueron determinadas en el Beta Analytic Laboratory en Florida.

Se evaluó la presencia de carbón en el Núcleo Lago Chirripó 1985-II, de unos 110 cm de largo, con el objetivo de ubicar los incendios que ocurrieron recientemente en el Páramo de Chirripó en una perspectiva de largo plazo (Horn 1989a, 1990). Esto se hizo con el fin de contestar preguntas tales como: ¿Fueron los fuegos paramunos de 1953, 1961 y 1976 eventos realmente poco usuales, o preservaron los sedimentos lacustres la prueba de otros fuegos que habían ocurrido durante períodos históricos más tempranos e incluso períodos prehistóricos?, ¿Podría la estratigrafía del carbón del núcleo sugerir que la frecuencia de los fuegos había aumentado a partir de la mitad de la década de 1950, debido a un mayor uso recreacional del páramo?

Para poder contestar tales preguntas, se estudió el carbón tanto a nivel macroscópico como microscópico. El carbón macroscópico consiste de fragmentos o partículas de madera, leña y hojas quemadas y carbonizadas, que son lo suficientemente grandes como para ser observadas a simple vista, mientras que el carbón microscópico consiste de partículas más pequeñas que se deben observar con un la ayuda de un microscopio. Sin embargo, no existe un límite claro entre estas dos clases de tamaño de carbón y, de hecho, la metodología del análisis muchas veces determina cual término se emplea para describir el carbón bajo estudio. Los palinólogos, por ejemplo, utilizan el carbón microscópico para referirse a fragmentos de carbón que se colocan sobre láminas para microscopio y se examinan con un microscopio binocular de luz, con una magnificación de alto poder (muchas veces 400x). Estos fragmentos se encuentran generalmente dentro del rango de tamaño que tienen los granos de polen que se están estudiando en las mismas láminas para microscopio, es decir, con tamaños de 5-125 μm en su máxima dimensión, aunque sí pueden haber parches más grandes sobre las láminas para microscopio, dependiendo de cómo se procesó la muestra con sedimento. En contraste, el carbón macroscópico se examina a simple vista o con un microscopio para diseccionar, después de retener material lavado a través de un tamizaje en un platillo de tipo petri. Los tamaños de acoplamiento de la red (mesh sizes) de los tamices que se utilizan para estudiar el carbón macroscópico son generalmente más grandes que los granos de polen (a menudo en el rango de 125-500 μm), aunque algunos

investigadores han empleado tamices con tamaños de acoplamiento (mesh sizes) no mayores de 63 μm , en su análisis cuantitativo de carbón sedimentado (Whitlock y Millsbaugh 1996). En tales casos, el rango de tamaño del carbón “macroscópico” y “microscópico” puede tener un cierto traslape.

Treinta muestras de sedimento del núcleo Chirripó 1985 II fueron procesadas para análisis de carbón microscópico, usando una versión modificada de la técnica del ácido nítrico descrita por Swain (1973). Este proceso difiere de los métodos de preparación de polen usados en la Turbera La Chonta (Islebe y Hooghiemstra, este volumen) y el Lago de las Morrenas 1 (abajo), en los cuales el polen y la mayor parte de la materia orgánica que no es carbón se remueve mediante un extenso tratamiento con ácido nítrico caliente y concentrado. Sin embargo, las muestras preparadas usando este método no pueden usarse para el análisis de polen. Swain (1973) y Corlett (1979) encontraron que los contenidos de carbón de las muestras preparadas usando digestión de ácido nítrico eran similares a las preparadas usando técnicas normales de preparación de polen. Tras una experimentación más detallada, Clark (1983) determinó que la digestión extensa en ácido nítrico reduce la cantidad de carbón en las muestras, pero que las relatividades entre las muestras se mantenían y podían conducir a las mismas interpretaciones. Este autor concluyó que cualquiera de los dos métodos era aceptable para el análisis microscópico, y que si solo se iban a examinar fragmentos de carbón, el método de digestión nítrico era más rápido.

Antes del tratamiento químico (detalles en Horn 1989a), las 30 muestras de sedimento de Chirripó 1985 II (de 1,2 cc en volumen cada una) fueron tamizadas por medio de crisoles perforados con hoyos de 700 μm de diámetro, para remover las partículas de carbón más grandes así como restos de plantas u otra materia mineral. Luego, las muestras fueron tratadas con ácido hidrofúorico para remover los silicatos, antes de tratarlas durante una hora en una concentración (70%) de ácido nítrico. Después de este paso, a cada muestra le agregamos una tableta que contenía un número conocido de esporas de *Lycopodium*, como control para permitir el cálculo de concentración y flujo de carbón (Stockmarr 1971). En el procesamiento estándar de polen, las tabletas de control se agregan antes del tratamiento químico, para poder usar las cuentas de esporas con el fin de determinar las concentraciones de granos de polen o los fragmentos de carbón antes del procesamiento, es decir, en las muestras originales. Hacerlo de esta manera no era posible en este caso, ya que las esporas habrían sido destruidas en el tratamiento de ácido nítrico. Los valores de carbón presentados reflejan las concentraciones posteriores a la digestión de ácido nítrico, la cual podría haber destruido algunas partículas, y deberían mejor considerarse como concentraciones de carbón mínimas. Dado que todas las muestras fueron tratadas idénticamente, las relatividades entre ellas deberían haberse mantenido.

Los residuos de carbón se montaron en láminas para microscopio, usando aceite de silicón como medio, y se examinaron con un aumento de 500x. Los fragmentos variaron en color de marrón claro y gris a marrón rojizo y negro, debido al blanqueado de algunas partículas por el ácido nítrico (Swain 1973). El área de carbón en las láminas

para microscopio se determinó usando un conteo de puntos (Clark 1982). Esta técnica consiste en aplicar una retícula de lentes de aumento con una alineación de puntos en los cuales caen las partículas de carbón. Al rastrear los números y el total de las áreas de los campos de vista en los cuales se aplicaron los puntos, es posible calcular la densidad del área de carbón en la lámina para microscopio. Estos valores, junto con los conteos de *Lycopodium* en las mismas áreas de vista con el microscopio y en los datos de contenido y acumulación de sedimento en el agua, pueden entonces usarse para calcular la concentración de carbón en la muestra original (expresada como área de carbón por volumen o masa de sedimento) o el flujo de carbón anual (área de carbón por cm² por año). Aplicamos de 1.200 a 2.000 puntos a cada lámina, al mover el campo de vista a través de transectos paralelos espaciados cada 1 mm. Este número de puntos generalmente da estimados de área de la densidad del carbón con errores relativos por debajo del 10%, según se calculó con base en Clark (1982).

Nuestro estudio inicial de los sedimentos del Lago de las Morrenas 1 se concentró en el polen, así como en el carbón microscópico en el núcleo de Morrenas 1-1989 II (Horn 1993). El objetivo de los análisis de polen y carbón en este largo registro de sedimento era examinar la historia de la vegetación, junto con la historia de los fuegos durante el período de ~10.000 ¹⁴C de años después de la deglaciación. Removimos muestras para análisis microscópicos de polen y carbón en intervalos de 15 a 20 cm; las procesamos usando los procedimientos normales (10% HCl, 10% KOH, tamizando con una pantalla de 125 μ m, 52% HF, acetolisis; Berglund 1986), y montamos los residuos en láminas para microscopio usando aceite de silicona como medio. Con excepción de dos muestras de "harina glacial" (*glacial flour*) que necesitaron tratamiento extenso con HF para remover silicatos, todas las muestras fueron tratadas idénticamente para permitir la comparación de las concentraciones de carbón (Clark 1984).-

Para permitir el cálculo de las concentraciones y el flujo de polen y carbón, agregamos esporas de control de *Lycopodium*, como hicimos con las muestras de sedimentos del Lago Chirripó, en este caso antes del procesamiento de las muestras. Varias especies de *Lycopodium* son nativas del páramo de Chirripó, pero para nuestra suerte la mayoría de ellas produce esporas que se diferencian morfológicamente de las esporas de control. Procesamos una muestra de sedimento de la superficie del lago sin agregar esporas de control, y en un conteo de 300 granos de polen observamos solo dos esporas nativas de *Lycopodium* que se parecían a las esporas de control. Concluimos que, al agregar las esporas de control, era poco probable que hubiera errores significativos en nuestro estudio.

Identificamos granos de polen en las muestras de Lago de las Morrenas 1, usando láminas de referencia de polen de especímenes de herbarios de plantas que crecen en los páramos y en los bosques montanos y de tierras bajas de Costa Rica. También consultamos claves y descripciones publicadas. Contamos de 250 a 300 granos de polen, sin incluir esporas y polen indeterminado, en láminas para microscopio de 31 niveles en el núcleo Morrenas 1989 II. También identificamos carbón microscópico en las mismas láminas para análisis de polen, nuevamente usando el conteo de puntos

y aplicando de 2.000 a 3.800 puntos para cada lámina. Para la mayoría de las muestras, esto era suficiente para estimar la densidad por área de carbón con errores relativos de 10 a 30% (Clark 1982); unas cuantas muestras contenían muy poco carbón y tenían errores relativos más altos.

Para ayudar en la interpretación del espectro del polen en los sedimentos del Lago de las Morrenas 1, analizamos los granos de polen de los sedimentos de su superficie (superficie del núcleo 1989 II y una muestra dragada), de la del Lago Chirripó (superficie del núcleo Chirripó 1985 II) y de cinco esferas de musgo recolectadas en los bosques montanos junto al sendero que va desde San Gerardo de Rivas hasta el páramo de Chirripó. Los fragmentos de musgo de 10 a 15 cm³ en volumen fueron suavemente agitados en agua destilada y el líquido supernatante fue entonces tamizado por medio de una malla de 250 µm y centrifugado. Estos materiales y las muestras dragadas de la superficie fueron procesados usando el mismo procedimiento utilizado en las muestras del núcleo, y se contabilizaron un total de 200 a 300 granos de polen, excluyendo granos indeterminados y esporas.

Después de completar los anteriores estudios y de un análisis de diatomeas en el mismo núcleo (Haberyan & Horn 1999, este libro), cortamos secciones del pistón del núcleo Morrenas 1 1989-II en secciones contiguas de 1 cm y tamizamos en húmedo una submuestra de 10 cc de cada intervalo, para producir un registro de alta resolución de la estratigrafía de carbón macroscópica del núcleo. También removimos y tamizamos muestras del núcleo cercano a la superficie que habíamos guardado en un tubo plástico y seccionado en el campo.

Para este estudio, estuvimos particularmente interesados en determinar la estratigrafía de grandes partículas de carbón que serían retenidas en un colador con una red de 500 µm. Dado que nuestras láminas de polen del núcleo contenían carbón que traspasaba coladores con una medida de red de 125 µm, también tratamos de cuantificar el carbón colándolo y separándolo en clases intermedias por tamaño: específicamente las partículas que pasarían a través de una red de 250 µm pero quedarían retenidas en una red de 125 µm. Diseñamos un procedimiento para colar como en nido, con base en los estudios de Whitlock y Millspaugh (1996) de carbón en sedimentos de lago del Parque Nacional Yellowstone en Estados Unidos de América, y examinamos el carbón retenido en los coladores usando un microscopio para diseccionar a un bajo nivel de aumento (detalles en League y Horn 2000).

Examinamos carbón microscópico en rebanadas contiguas de 1 cm del núcleo de Morrenas 1 1989-II, para mejorar las condiciones a partir de nuestro previo estudio de carbón microscópico. Nuestro énfasis en partículas más grandes que 500 µm asegura que los fuegos representados son de origen local (Clark 1988, Patterson *et al.* 1987, Millspaugh y Whitlock 1995), es decir, que se quemaron dentro de la zona del páramo. Nuestro esquema de muestras contiguas para carbón microscópico proporciona más detalles que nuestros datos de carbón microscópico, el cual se hizo con base en muestras a intervalos suficientemente anchos para evitar o eliminar cambios significativos en la actividad del fuego.

Estratigrafía y cronología de los sedimentos

El núcleo de 5,6 m de largo de Morrenas 1 1989-II estaba compuesto por sedimento orgánico oscuro del lago (10 YR 2/1) en transición a sedimento mineral gris (Munsell 5Y 4/1) en la base. La estratigrafía del núcleo Chirripó 1985-II consistía de sedimento orgánico oscuro del lago con dos capas distintas de carbón macroscópico. Las fechas de radiocarbono para ambos núcleos (Cuadro 1) indican secuencias normales de estratigrafía, cubriendo los últimos 10.000 años de radiocarbono en el Lago de las Morrenas y los últimos 4.000 años de radiocarbono en el Lago Chirripó.

La determinación de las edades de radiocarbono para Morrenas 1 1989-II indica un mayor promedio de acumulación de sedimento a finales del Holoceno.

Cuadro 1
Edades (fechación radiocarbono¹) de los núcleos del Lago Chirripó 1985-II y del Lago de las Morrenas 1 1989-II

Número de Laboratorio	Intervalo de Sedimento (cm)	Edad ¹⁴ C No Calibrada (años antes del presente)	Rango de Edad Calibrada (años antes del presente $\pm 2\Delta$)
<i>Chirripó - 1985-II</i>			
β -15728	028–036	1.180 $\pm$ 070	1.270 – 940
β -15729	054–056	2.430 $\pm$ 100	2.750 – 2.180
β -12376	080–110	4.110 $\pm$ 090	4.850 – 4.410
<i>Morrenas 1 - 1989-II</i>			
β -30431	081–111	1.230 $\pm$ 170	1.510 – 790
β -30432	215–236	3.100 $\pm$ 090	3.470 – 3.080
β -30433	315–335	4.250 $\pm$ 090	5.040 – 4.530
β -30434	415–435	6.830 $\pm$ 120	7.930 – 7.440
β -30435	515–527	8.900 $\pm$ 100	10.240 – 9.600
β -31787	527–543	10.140 $\pm$ 120	12.360 – 11.230

1. La determinación de las edades de radiocarbono se realizó en el *Beta Analytic Laboratory*. Las calibraciones se actualizaron para este capítulo utilizando la versión 4.3 del programa *CALIB Radiocarbon Age Calibration* (Stuiver y Reimer 1993) y se basan en el juego de datos de Stuiver *et al.* (1998).

Lluvia de polen moderno

La Fig. 5 resume los porcentajes de distintos taxones de polen y esporas en los sedimentos y esferas de musgo de la superficie de los lagos. Estos datos proporcionan información sobre la moderna acumulación de polen o “lluvia” en distintas comunidades vegetales del macizo del Chirripó. El polen de roble o encino (*Quercus*) domina en todas las muestras, aún los sedimentos de la superficie del lago,

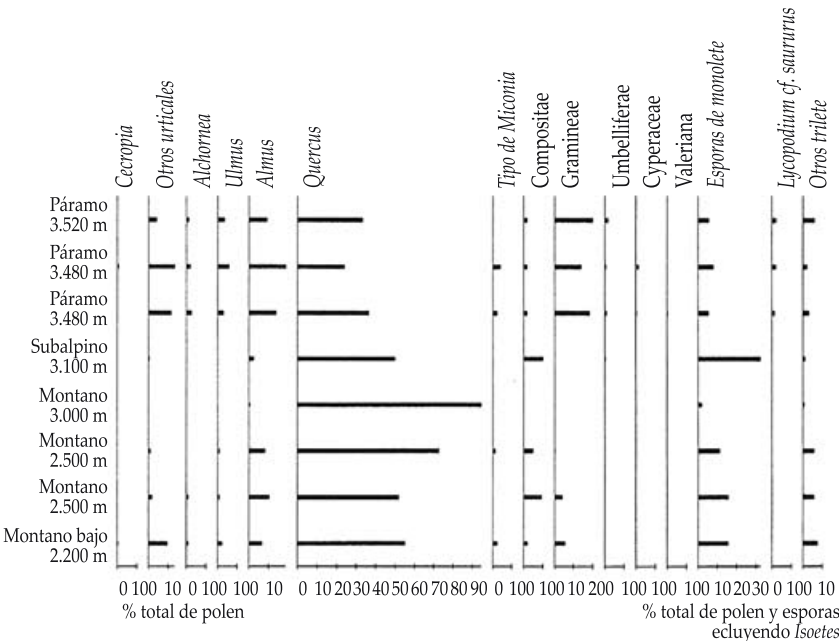


Figura 5. Lluvia de polen moderno en el páramo de Chirripó y los bosques montanos adyacentes. La muestra lacustre superior del páramo corresponde a la parte superior del núcleo tomado de Morrenas 1989-II, que es la misma de las Figs. 6-8. La tercera muestra lacustre es una muestra superficial (recogida con una draga) del Lago de las Morrenas. Las muestras del bosque se originan en las esferas de musgo recolectadas. Reproducido de Horn (1993) con el permiso del Quaternary Research Center.

recolectados más allá del límite más alto de árboles de roble, pero alcanza los valores más altos en la muestra montana más alta. El polen de gramíneas (pasto, zacate) es más abundante en las muestras de páramo y es escaso o ausente en las muestras colectadas a menor elevación que el límite de árboles.

Los porcentajes de otros taxones son consistentes con sus rangos de elevación, como se resume en Kappelle (1991) y Kappelle *et al.* (1991). Islebe y Hooghiemstra (1997) presentaron un estudio más detallado de la lluvia de polen moderno en el páramo de Chirripó y en los bosques subalpinos y montanos adyacentes. Su estudio, totalmente basado en las esferas de musgo, también mostró altos porcentajes de polen de *Quercus* en el páramo. Al comparar los datos de su estudio de esferas de musgo del páramo con las muestras de sedimento de la superficie del lago en la Fig. 5, se revela que los porcentajes de polen de gramíneas (Poaceae) y compuestas (Asteraceae) son mayores en los musgos de páramo que en los sedimentos del lago, y que los porcentajes de polen de *Quercus* y *Alnus* son mayores en los sedimentos del lago que en los musgos. Estas diferencias pueden reflejar diferencias en la capacidad de dispersión de diferentes taxones de plantas, y en particular en la muy exitosa dispersión del polen de árboles por los vientos pendiente arriba.

Resultados de los análisis de polen y carbón

Los resultados de los análisis de polen y carbón del núcleo Morrenas 1 1989-II se muestran en cuatro figuras. La Fig. 6 muestra el principal polen y taxones de espora, y los radios de esporas de *Isoetes* en relación con el polen y el área de fragmento de carbón en relación con polen. Los tipos de polen se organizan aproximadamente por el más alto límite de la fuente de taxones. La Fig. 7 muestra complejas curvas de polen con taxones agrupados por tipo de vegetación, junto con curvas para contenido orgánico y carbonatos, concentración de polen y flujo de polen. La Fig. 8 muestra concentraciones microscópicas de carbón y flujos tanto en el núcleo Morrenas 1989-II como en el Chirripó 1985-II, junto con una comparación escalada de los dos registros de carbón. Para hacer posible esta comparación, convertimos profundidades en los núcleos en edades estimadas con base en la interpolación lineal entre fechas de radiocarbono no calibradas.

La Fig. 9 muestra el registro del carbón macroscópico más detallado, derivado del posterior tamizado de muestras contiguas en el núcleo Morrenas 1989-II (League y Horn, 2000). Podemos fácilmente contabilizar las partículas de carbón retenidas en el colador de 500 μm , expresado en la Fig. 9 como el flujo anual de carbón en el sitio del

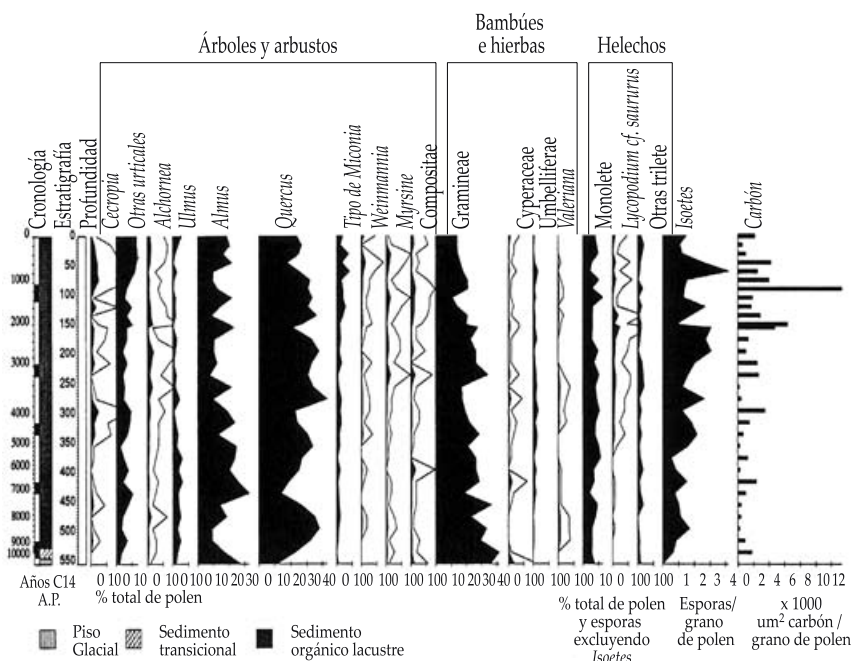


Figura 6. Diagrama de polen (porcentajes) para el núcleo Lago de las Morrenas 1 1989-II. Las curvas suplementarias no sombreadas son exageraciones con una magnitud de 5x. La curva de otros Urticales combina los conteos para granos de dos o tres poros que no son de *Cecropia*. Se muestran los valores de carbón como la razón del área de carbón fragmentado y los granos de polen. Reproducido de Horn (1993) con el permiso del Quaternary Research Center.

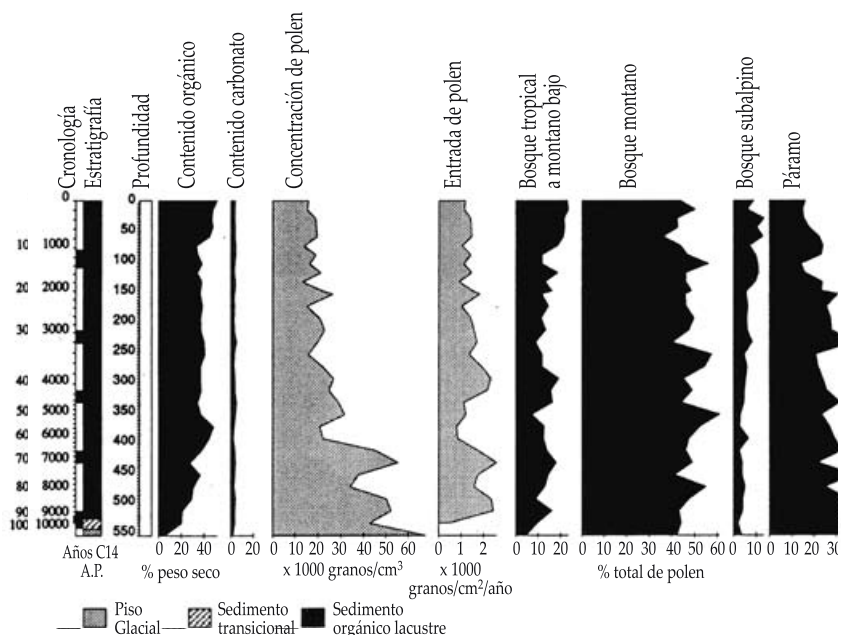


Figura 7. Diagrama de polen compuesto para el núcleo de Morrenas 1 1989-II, incluyendo las curvas para el contenido orgánico y de carbonato y la concentración y el flujo de polen. Las agrupaciones de los tipos de polen para las curvas de polen compuesto son: (a) Tropical a Montano bajo: *Cecropia*, otros *Urticales*, *Acalypha*, *Alchornea*, *Piper*, *Myrtaceae*, *Ulmus*, *Alfaroa* y *Bocconia*; (b) Montano: *Alnus*, *Quercus*, *Podocarpus*, *Myrica*, *Hedyosmum*, *Drimys*, *Ilex*, *Clethra*, *Cornus*; (c) Subalpino: tipo *Miconia*, *Weinmannia*, *Myrsine*, *Garrya*, *Ericaceae* y *Compositae* (*Asteraceae*); (d) Páramo: *Gramineae* (*Poaceae*), *Cyperaceae*, *Valeriana*, *Umbelliferae* (*Apiaceae*), *Geranium*, *Acaena* y *Caryophyllaceae*. Las agrupaciones se basan en Kappelle (1991), Kappelle et al. (1991), Burger (1977) y Hartshorn (1983). Reproducido de Horn (1993) con el permiso del Quaternary Research Center.

núcleo durante los pasados 10.000 años de radiocarbono. La mayoría de las muestras también contenía fragmentos más pequeños de carbón, que quedaron atrapados en el colador con medidas de red 250 μm y 125 μm .

Sin embargo, abundantes y pequeñas esferas fecales de zooplancton que quedaron atrapadas en estos coladores oscurecían el carbón y hacían la cuantificación imposible. Las brechas en los registros de carbón de la Fig. 9 indican secciones del núcleo que fueron removidas para la datación de radiocarbono y no estaban disponibles para el tamizado de carbón. El intervalo más amplio de las muestras en el núcleo cerca de la superficie afecta la apariencia de la parte más alta del gráfico de flujo.

El carbón macroscópico del núcleo Chirripó 1985-II estaba concentrado en dos horizontes distintivos en la parte superior del núcleo (Fig. 8), pero todas menos una de las 30 muestras de este núcleo, procesadas para el análisis de carbón microscópico, contenían al menos un fragmento de carbón mayor de 700 μm en tamaño que se quedaba atrapado en el tamizado inicial (S. Horn, datos no publicados).

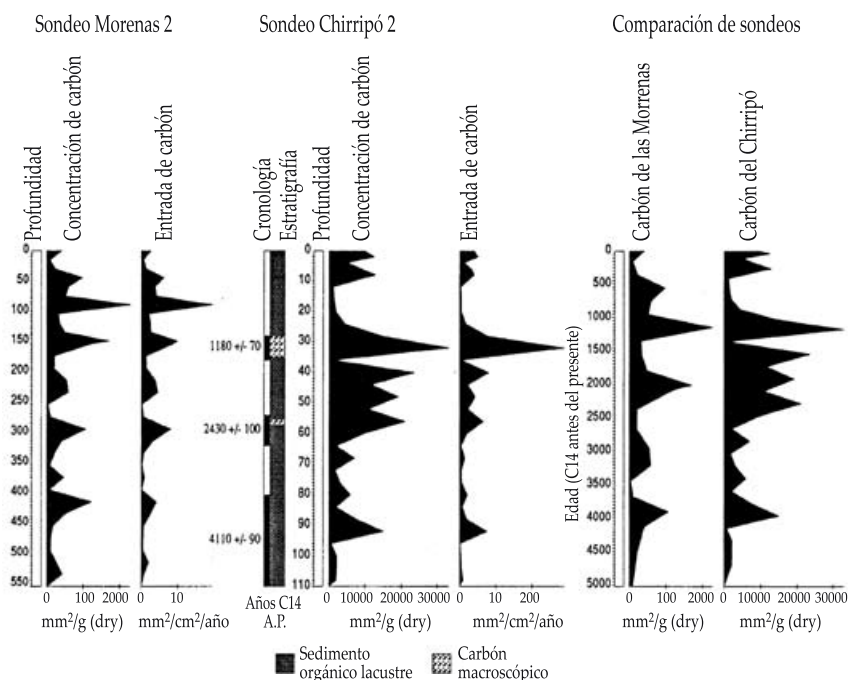


Figura 8. Estratigrafía de carbón microscópico de los núcleos de sedimentos de las Morrenas 1989-II y Chirripó 1985-II, y comparaciones escaladas de los dos registros con una edad interpolada en lugar de la profundidad en el eje Y. Las áreas de carbón se basan en conteos de puntos sobre las laminas microscópicas; véase el texto para mayores detalles. Reproducido de Horn (1993) con el permiso del *Quaternary Research Center*.

Discusión

El Registro de polen del Lago de las Morrenas 1

Pequeños y porosos granos de polen de Urticales (Urticaceae, Moraceae y Ulmaceae exclusivos de *Ulmus*) están bien representados en los sedimentos de Morrenas 1 1989-II. Debido a la difícil diferenciación genética y familiar, aquí solo distinguimos a *Cecropia* y clasificamos otros por el número de poros (combinado en los diagramas). Los árboles de crecimiento rápido del género *Cecropia* son comunes en los bosques secundarios que se encuentran desde el nivel del mar hasta 2.400 m en Costa Rica (Burger 1977) y pueden actuar como indicadores de la perturbación del bosque. El grupo de los Urticales no diferenciados incluye taxones del bosque sucesional y maduro. En los Urticales no hay plantas que sean nativas del páramo, pero el polen sube por el viento desde los bosques de tierras bajas, premontanos y montanos bajos que incluyen *Cecropia* y géneros tales como *Brosimum*, *Castilla*, *Chlorophora*, *Lozanella*, *Trema* y *Trophis*. Otros árboles y arbustos de estos bosques que están representados en el registro de polen incluyen *Alchornea*, *Ulmus*, *Acalypha*, *Alfaroa*, *Bocconia*, *Piper* y *Myrtaceae*.

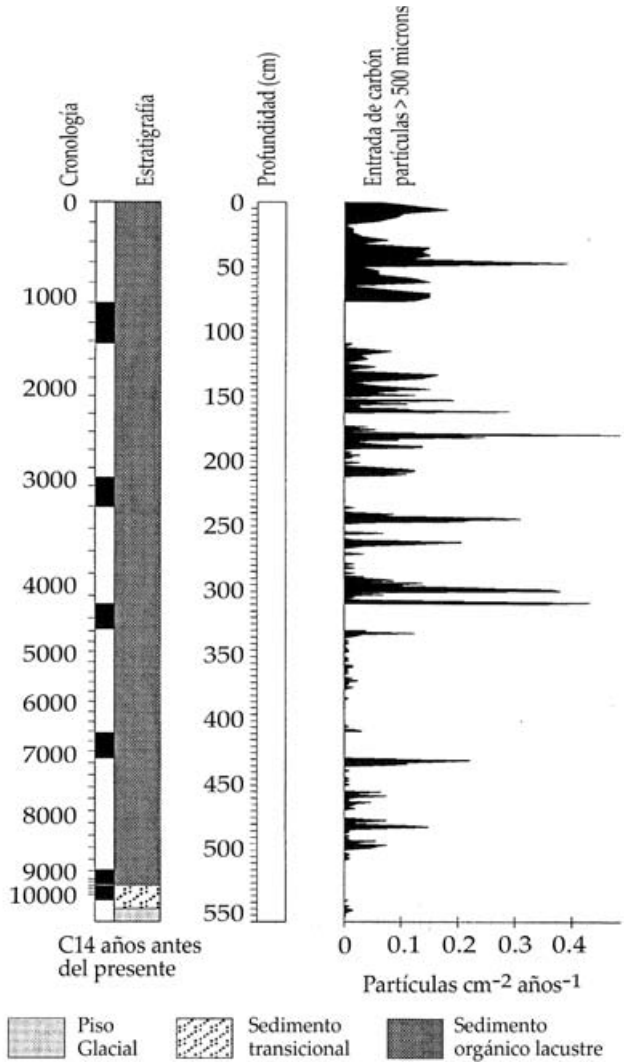


Figura 9. Estratigrafía de carbon microscópico del núcleo de sedimentos de las Morrenas 1989-II. El flujo de carbón se basa en conteos de fragmentos de carbón en muestras contiguas de sedimento, recogidas en un tamiz con una red de acoplamiento (*mesh sieve*) de 500 μm . Véase el texto para mayores detalles.

Dentro de los actuales bosques montanos de la Cordillera de Talamanca, los mayores productores de polen son *Quercus* y *Alnus* (Horn 1993, Rodgers y Horn 1996, Islebe y Hooghiemstra 1997) y el polen de ambos taxones es abundante en todas las muestras de polen de Morrenas 1. Otros tipos de polen de árboles y arbustos incluyen los de *Miconia*, *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Myrsine*, *Myrica*, *Hedyosmum*, *Clethra*, *Cornus* y *Drimys*. *Miconia* y *Wienmannia* también se pueden encontrar en los bosques subalpinos

en el límite de árboles del macizo Chirripó. *Myrsine*, *Garrya* y varias especies de Compositae y Ericaceae crecen en estos bosques subalpinos y también a mayores elevaciones en el páramo (Weber 1959; Horn 1989b, Kappelle 1991).

El polen de las gramíneas es el tipo de polen dominante en el páramo. Mucho del polen de pasto en las muestras de Morrenas 1 es grande (>40 μm), con poros en forma de anillo. Definitivamente, el polen de los pastos del páramo neotropical no se puede separar por género usando un microscopio de luz pero, con base en el trabajo de Hooghiemstra (1984) y Salgado-Laboriau (1984), parece que mucho del polen de pasto en los sedimentos de Morrenas 1 puede atribuirse al bambú dominante en el páramo, *Chusquea subtessellata*. Otros taxones herbáceos del páramo representados en el registro del sedimento son Cyperaceae, Umbelliferae (Apiaceae), *Valeriana*, *Acaena* y *Geranium*.

Se encontró una diversidad de esporas de pteridófitas en las muestras de polen, que se clasificaron principalmente por morfología debido a un material de referencia incompleto. Entre los taxones identificados, los tipos de espora más comunes fueron aquellos de la planta acuática *Isoetes*, que crecen en estanques y lagos glaciales del páramo del Chirripó, y *Lycopodium saururus*, una planta terrestre afín a los helechos que produce esporas foveoladas diferentes de las esporas de control *Lycopodium*.

El diagrama de los porcentajes (Fig. 6) y las curvas de complejidad (Fig. 7) muestra pocos cambios pronunciados. Los porcentajes de gramíneas son más altos en la base del núcleo, en el lodo glacial depositado mientras el hielo se retiraba del Valle de las Morrenas y se movía hacia arriba. La hierba del páramo *Valeriana* alcanza mayores valores durante intervalos a partir del temprano y el mediano Holoceno. Los porcentajes de polen de ciertos árboles y arbustos de los bosques subalpinos y de tierras bajas a montano bajos aumentan en el núcleo, también alcanzando sus puntos más altos a finales del Holoceno; *Alnus* muestra mayores valores a principios y mediados del Holoceno.

Registros de carbón del Lago de las Morrenas 1 y del Lago Chirripó

El registro de carbón microscópico de 10.000 ^{14}C años AP del Lago de las Morrenas 1 confirma y extiende el registro de 4.000 ^{14}C años AP del Lago Chirripó (Fig. 8). Las concentraciones y el flujo son mayores en el núcleo de Chirripó, en parte debido a la mayor proximidad con la costa, pero también a causa de diferencias en la preparación de las muestras (por ej., tamizando con una red de 700 μm en vez de una de 125 μm). Las estratigrafías de los dos núcleos son similares: ambos registros muestran distintos picos a ca. 1.180 y 3.800 ^{14}C años AP, y el pico del registro de Morrenas 1 a ~2000 ^{14}C años AP yace en una sección de altos valores de carbón en el registro del Chirripó. El registro de Morrenas 1 1989-II no conserva capas diferenciadas de carbón macroscópico, pero el pico más alto del registro (a 90 cm) parece corresponder al primer horizonte de carbón en el núcleo de Chirripó 1985-II, y el siguiente más alto (160 cm) podría corresponder al horizonte más bajo de carbón.

El registro de carbón macroscópico de Morrenas 1 1989-II (Fig. 9) muestra muchas de estas mismas características y es una mejora con respecto a los dos registros previos, porque se base en los análisis de carbón de muestras contiguas. En el estudio previo del carbón de la lámina de polen de este núcleo, las muestras fueron tomadas a intervalos de 20 cm que correspondían a 250-500 años. El intervalo de muestra se acercaba más al núcleo del Lago Chirripó, pero los fuegos podrían haberse “perdido” fácilmente entre los intervalos de muestra de ambos núcleos. El registro de carbón macroscópico de Morrenas 1 es además un mejor registro, ya que se concentra en carbón de más de 500 μm de tamaño y es un seguro indicador de quema local. Aunque las láminas de polen de este núcleo podrían representar fuegos en los bosques montanos por debajo del páramo, la presencia de carbón $>500 \mu\text{m}$ probablemente significa que hubo fuegos principalmente dentro de la cuenca del lago. Los dos horizontes de carbón grande en el núcleo 2 del Lago Chirripó y la notoria presencia de carbón $>700 \mu\text{m}$ en todas menos una de las muestras procesadas por el análisis de carbón, evidencia de igual forma la presencia de fuegos locales en la cuenca.

La estratigrafía de carbón macroscópica ofrece una fuerte evidencia de la antigüedad del fuego en el macizo de Chirripó. También indica que la frecuencia de los fuegos ha variado. El flujo de carbón es el más alto a finales del Holoceno (últimos $\sim 4.200 \text{ }^{14}\text{C}$ años), y el más bajo entre 6.800-4.200 ^{14}C años AP. Es interesante notar que los valores de carbón para los últimos 10 cm del núcleo (el pico más alto de carbón) son equivalentes o superados en numerosos intervalos a lo largo del núcleo. El mismo patrón se ve en el registro de Lago Chirripó (Fig. 8). Los fuegos recientes en el páramo han causado preocupación entre los administradores de este parque nacional (Horn 1998), pero las estratigrafías de ambos núcleos sugieren que las frecuencias de fuego recientes no son excepcionales. Similares frecuencias de fuegos pueden haber prevalecido en otros tiempos, debido a repetidos incendios causados por personas, rayos o ambos.

Interpretación paleoambiental

El espectro de polen en Las Morrenas indica que el macizo de Chirripó ha sostenido la vegetación sin árboles del páramo desde la deglaciación, hace unos 10.000 años de radiocarbono. Los registros de carbón de los dos lagos muestran que durante el Holoceno ocurrieron incendios. Los porcentajes de polen sugieren que el límite de los árboles ha sido relativamente estable desde justo después del retiro del hielo, o ha subido un poco. Estas conclusiones son consistentes con la perspectiva, expresada por Hartshorn (1983) y otros, de que el páramo constituye la vegetación natural del macizo del Chirripó.

El páramo de Chirripó, aunque es “natural” en el sentido de que existió y existiría sin la intervención humana, ha sido, sin embargo, perturbado por los seres humanos en este siglo y quizás durante milenios. Probablemente, al menos un poco del carbón sedimentario se derive de fuegos causados por los humanos, y el hecho

de que el flujo de carbón sea generalmente mayor a finales del Holoceno (los últimos ~4.200 ^{14}C años) podría reflejar una mayor presencia de asentamientos humanos en la zona boscosa aledaña. En la prehistoria, los habitantes nunca se asentaron en los páramos, pero algunos grupos indígenas sí habitaron sitios cercanos a baja y mediana altitud en las laderas de la cordillera y ocasionalmente cruzaban los páramos. Los fuegos en el páramo podrían haber ocurrido a raíz de la presencia de viajeros o cazadores o como consecuencia de fuegos que se originaron a elevaciones menores (inducidos con fines agrícolas o para la caza) y que, fuera del control humano, ascendieron después.

Pequeños incrementos en los porcentajes de ciertos tipos de polen, desde los bosques subalpinos y de tierras bajas hacia los bosques montanos bajos, a finales del Holoceno, también pueden señalar disturbios humanos que tuvieron lugar en los bosques justo por debajo del páramo de Chirripó. *Miconia*, *Weinmannia*, *Myrsine* y elementos de *Compositae* están bien representados en los bosques subalpinos actuales, que son transicionales entre los bosques montanos de roble-encino y el páramo de bambú en el macizo de Chirripó (Kappelle 1991). Su aumento en importancia a finales del Holoceno también puede reflejar la expansión de estas asociaciones transicionales debido a la quema del bosque montano. El pequeño aumento en el polen de *Cecropia* y otros *Urticales* podría señalar una mayor tala del bosque en las laderas bajas del macizo de Chirripó. Alternativamente, estos cambios podrían reflejar pequeños cambios en los rangos de elevación de estos taxones debido al calentamiento climático.

Las variaciones en el flujo del carbón también pueden reflejar cambios climáticos en el Holoceno. El carbón de los fuegos del páramo se concentra con preferencia cerca de los sedimentos cercanos a la orilla del lago. Si la sequía reduce los niveles del lago, estos sedimentos cercanos a la orilla del lago podrían ser expuestos y movidos de la orilla hacia los sitios del núcleo. Las sequías del Holoceno además aumentaron la capacidad de quemar del páramo. El clima presente favorece la ocurrencia de quemaduras, pero los bajos flujos de carbón de ~6.800 a 4.200 ^{14}C años AP sugieren que en esa época no lo era. La posibilidad de un clima más húmedo en el macizo de Chirripó en aquella época también podría explicar los altos porcentajes de *Alnus*. De hecho, en estudios paleoecológicos conducidos en Yucatán y Haití, entre otros, se ha notado la presencia de una fase de humedad que ocurrió a principios o mediados del Holoceno (Hodell *et al.* 1995).

Nuestros análisis de polen y carbón en los sedimentos del lago del macizo del Chirripó indican que, durante periodos variables de frecuencia de fuego y posible variación climática, la vegetación del páramo era probablemente similar a la que se encuentra hoy en el macizo Chirripó. Las poblaciones de plantas del páramo pueden haberse extendido y reducido al enfrentar los fuegos y los cambios en las condiciones climáticas, pero el registro de polen sugiere que no se han dado mayores cambios en la composición desde que el hielo se retiró.

Agradecimientos

Los núcleos de los sedimentos fueron recogidos del Lago Chirripó y el Lago de las Morrenas 1 con la asistencia en el campo de R. Horn, D. Baird, M. Mitchell, B. Kermath y L. Garita, y el apoyo logístico del Servicio de Parques Nacionales de Costa Rica (SPN, actualmente SINAC) y el Departamento de Geografía de la Universidad de Costa Rica. El trabajo de campo y los análisis de laboratorio fueron cofinanciados por becas recibidas de *National Geographic Society*, *National Science Foundation* (REU supplement to SBR-9512484), *U.S. Information Agency (Fulbright Program)*, *Association of American Geographers* y *University of Tennessee*. Agradecemos al gobierno de Costa Rica para facilitar ésta y otras investigaciones en el páramo del Chirripó, a E. Peterson, por la labor mecánica con el equipo de sondeo (barreno), y a K. Orvis y C. Harden por la valiosa discusión científica que pudimos sostener.

Referencias

- Bergland, B.E. (ed.). 1986. *Handbook of Holocene Paleoecology and Paleohydrology*. John Wiley. Chichester, Inglaterra. 869 pp.
- Burger, W. 1977. Moraceae. In: Burger, W. (ed.). *Flora Costaricensis*. Fieldiana Botany, New Series, 40: 94-215.
- Clark, J.S. 1988. Stratigraphic charcoal analysis on petrographic thin sections: application to fire history in northwestern Minnesota. *Quaternary Research* 30: 81-91.
- Clark, R.L. 1982. Point count estimation of charcoal in pollen preparations and thin sections of sediments. *Pollen et Spores* 24: 523-535.
- Clark, R.L. 1983. Fire history from fossil charcoal in lake and swamp sediments. Tesis de Doctorado. Australian National University, Canberra. 197 pp.
- Clark, R.L. 1984. Effects on charcoal of pollen preparation procedures. *Pollen et Spores* 26: 559-576.
- Corlett, R. T. 1979. Human impact on the subalpine vegetation of Mt. Wilhelm, Papua New Guinea. Tesis de Doctorado. Australian National University. Canberra. 177 pp.
- Dean, W.E., Jr. 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. *Journal of Sedimentary Petrology* 44: 242-248.
- Göcke, K., E. Lahmann, G. Rojas & J. Romero. 1981. Morphometric and basic limnological data of Laguna Grande de Chirripó, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 29(1): 165-174.
- Gómez, L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José. 327 pp.
- Haberyan, K.A. & S.P. Horn. 1999. A 10,000 year diatom record from a glacial lake in Costa Rica. *Mountain Research and Development* 19 (1): 63-70.
- Hastenrath, S. 1973. On the Pleistocene glaciation of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Zeitschrift für Gletscherkunde und Glazialgeologie* 9(1-2): 105-121.
- Hodell, D.A., J.H. Curtis & M. Brenner. 1995. Possible role of climate in the collapse of classic Maya civilization. *Nature* 375: 391-394.
- Hooghiemstra, H. 1984. Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: a continuous record of the last 3.5 million years. *Dissertationes Botanicae*, Bd. 79. 368 pp.

- Horn, S.P. 1989a. Prehistoric fires in the Chirripó páramo of Costa Rica: sedimentary charcoal evidence. *Revista de Biología Tropical* 37: 139-148.
- Horn, S.P. 1989b. Postfire vegetation dynamics in the Costa Rican páramos. *Madroño* 36(2): 93-114.
- Horn, S.P. 1990. Vegetation recovery after the 1976 páramo fire in Chirripó National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 38 (2): 267-275.
- Horn, S.P. 1993. Postglacial vegetation and fire history of the Chirripó páramo of Costa Rica. *Quaternary Research* 40: 107-116.
- Horn, S.P. 1998. Fire management and natural landscapes in the Chirripó páramo, Chirripó National Park, Costa Rica. Pp. 125-146. *In*: Zimmerer, K.S. & K.R. Young (eds.). *Nature's geography: New Lessons for Conservation in Developing Countries*. University of Wisconsin Press. Madison, Wisconsin.
- Islebe, G.A. & Hooghiemstra, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews* 16: 589-604.
- Kappelle, M. 1991. Distribución altitudinal de la vegetación del Parque Nacional Chirripó, Costa Rica. *Brenesia* 36: 1-14.
- Kappelle, M., N. Zamora & T. Flores. 1991. Flora leñosa de la zona alta (2000-3819 m) de la Cordillera de Talamanca. *Brenesia* 34: 121-144.
- Lachniet, M.S. & G.O. Seltzer. Late Quaternary glaciation of Costa Rica. *Geological Society of America Bulletin* 114. *En prensa / In press*
- League, B.L. & S.P. Horn. 2000. A 10,000 year record of páramo fires in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 16: 747-752.
- Millsbaugh, S.H. & C. Whitlock. 1995. A 750-year fire history based on lake sediment records in central Yellowstone National Park. *The Holocene* 5: 283-292.
- Orvis, K.H. & S.P. Horn. 2000. Quaternary glaciers and climate on Cerro Chirripó, Costa Rica. *Quaternary Research* 54: 24-37.
- Patterson III, W.A., K.J. Edwards & D.J. Macguire. 1987. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire. *Quaternary Science Reviews* 6: 3-23.
- Rodgers III, J.C. & S.P. Horn. 1996. Modern pollen spectra from Costa Rica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 124(1-2): 53-71.
- Salgado-Laboriau, M.L. 1984. Late Quaternary palynological studies in the Venezuelan Andes. *Erdwissenschaftliche Forschung* 18: 279-293.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13: 625-621.
- Stuiver, M. & P.J. Reimer. 1993. Extended C-14 database and revised Calib 3.0 C-14 age calibration program. *Radiocarbon* 35: 215-230.
- Stuiver, M., P.J. Reimer, E. Bard, J.W. Beck, G.S. Burr, K.A. Hughen, B. Kromer, G. McCormac, J. van der Plicht & M. Spurk. 1998. *INTCAL98* radiocarbon age calibration, 24,000-0 BP. *Radiocarbon* 40: 1041-1083.
- Swain, A. M. 1973. A history of fire and vegetation in northeastern Minnesota as recorded in lake sediments. *Quaternary Research* 3: 383-396.
- Weber, H. 1959. *Los Páramos Costarricense y su Concatenación Fitogeográfica con los Andes Suramericanos*. Instituto Geográfico Nacional. San José. 67 pp.
- Whitlock, C. & Millsbaugh, S.H. 1996. Testing the assumptions of fire history - an examination of modern charcoal accumulation in Yellowstone National Park, USA. *The Holocene* 6(1): 7-15.
- Wright, H.E., Jr., D.H. Mann & P.H. Glaser. 1984. Piston corers for peat and lake sediments. *Ecology* 65(2): 657-659.