



Universidad
Complutense
Madrid



POLITÉCNICA

RECUPERACIÓN DE LA COMUNIDAD VEGETAL TRAS 600 AÑOS DE ABANDONO DE LA AGRICULTURA VIKINGA EN GROENLANDIA

MÁSTER UNIVERSITARIO EN RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS

PRESENTADO POR:

ÁLVARO MORENO MARTIN

DIRECTOR:

DAVID MORENO MATEOS

TUTOR ACADÉMICO:

JUAN ANTONIO DELGADO

DELGADO
SAEZ JUAN
ANTONIO -
50449770Y

Firmado digitalmente
por DELGADO SAEZ
JUAN ANTONIO -
50449770Y
Fecha: 2019.09.19
10:36:08 +02'00'

En Madrid, a 22 de Septiembre de 2019

ÍNDICE

Resumen	2
Abstract	3
Introducción	4
Hipótesis y objetivos	8
Material y Métodos	8
• Zona de estudio	8
• Diseño de muestreo y toma de datos	9
• Identificación, caracterización y digitalización de las comunidades de plantas	11
• Análisis estadísticos de la biodiversidad alfa y beta de las comunidades	12
Resultados	13
• α-Biodiversidad	13
• β-Biodiversidad	14
Discusión	16
• Identificación de los distintos estados ecosistémicos y su relación con el ecosistema de referencia	16
• Influencia del clima subártico y de las características edáficas en la dinámica del ecosistema groenlandés y su repercusión en la sucesión ecológica	18
• Consecuencias de las perturbaciones vikingas en los estados ecosistémicos y su futura evolución temporal	19
• Futuros análisis	21
Conclusiones	22
Agradecimientos	23
Bibliografía	23
Anexo 1. Extracto de la base de datos usada. Abundancias relativas de las especies para cada asentamiento y estadio.	30

Resumen

El desarrollo de las distintas civilizaciones humanas ha supuesto una modificación significativa de los ecosistemas circundantes y de sus servicios ecosistémicos, teniendo como consecuencia más directa la simplificación de los ecosistemas con la consecuente pérdida de biodiversidad. Por ello en la actualidad, numerosas estrategias nacionales e internacionales buscan reducir y revertir esta degradación a través de acciones como la restauración de ecosistemas. Sin embargo, las acciones de restauración convencionales, son limitadas a la hora de recuperar los niveles de funcionalidad y dinámica ecosistémica propias de los estados ecológicos previos a la perturbación, fundamentando sus actuaciones en procesos a corto plazo.

Esta investigación plantea un nuevo marco analítico y temporal a partir de analizar cómo los ecosistemas groenlandeses evolucionan en la sucesión ecológica a largo plazo (672-1000 años), tras sufrir perturbaciones agrícolas durante 410 años de ocupación vikinga. Siendo esta escala temporal más acorde a la que operan los distintos procesos y dinámicas ecosistémicas. Para ello, se evaluó la composición florística de cuatro estados del ecosistema: degradado de *Poa*, degradado de *Calamagrostis*, transición y referencia, a través del estudio de la α y β -biodiversidad, donde se establecieron las relaciones evolutivas entre estos cuatro estadios y su futura evolución temporal.

Los resultados obtenidos muestran, que a pesar de que la última perturbación conocida data del 1450 d.C, la sucesión secundaria está anclada y limitada en los estados degradados donde en apenas 700 años han evolucionado. Destacando la direccionalidad evolutiva del degradado de *Calamagrostis* hacia los estados identificados como transición y referencia, y una divergencia evolutiva y desconocida del degradado de *Poa*.

A pesar de estos resultados iniciales, sería recomendable complementar esta información con el estudio de nuevas interacciones bióticas como: planta-hongo; planta-herbívoros, y ampliar el conocimiento sobre el tipo de perturbaciones vikingas sufridas y su repercusión en parámetros fisicoquímicos del ecosistema.

Palabras clave:

Biodiversidad; Degradación; Estadio ecosistémico; Perturbación antrópica; Sucesión ecológica.

Abstract

The development of different human civilizations has meant a significant modification of the surrounding ecosystems and their ecosystem services, creating a direct consequence of the simplification of the ecosystems with a subsequent loss of biodiversity. Therefore, at present, national and international strategies will seek to reduce and reverse this degradation through actions such as ecosystem restoration. However, systematic restoration actions are limited when recovering the levels of functionality and ecosystem dynamics of the ecological states prior to the disturbance, basing their operations on short-term processes.

This research proposes a new analytical and temporal framework based on analyzing how Greenlandic ecosystems evolve in the long-term ecological succession (672-1000 years), after suffering agricultural disturbances during 410 years of Viking occupation. The time scale is more in line with the different processes and ecosystem dynamics. For this analysis, the floristic composition of four states of the ecosystem was evaluated: *Poa* degraded, *Calamagrostis* degraded, transition and reference, through the study of α and β -biodiversity, where the evolutionary relationships between these four stages and their future temporal evolution were established.

The results indicated, that although the last known disturbance dates from 1450 AD, the secondary succession is stopped and limited in degraded states where they have evolved in only 700. This highlights the evolutionary directionality of the *Calamagrostis* degraded towards the states identified as transition and reference, and an evolutionary and unknown divergence of the *Poa* degraded.

Despite these initial results, it would be advisable to further complement this information with the study of new biotic interactions such as: plant-fungus; plant-herbivores, and expand current knowledge about the type of Viking disturbances suffered over time and their impact on physicochemical parameters of the ecosystem.

Keywords:

Biodiversity; Degradation; Ecosystem stage; Anthropic disturbance; Ecological succession

Introducción

Durante el paso de las distintas civilizaciones a lo largo de la historia de la humanidad, los ecosistemas de la Tierra han sufrido alteraciones en su composición y funcionamiento fruto de las actividades antrópicas (Pannolfi et al., 2003; Cardinale et al., 2006; Cardinale et al., 2012; Stephen et al., 2019). Las principales consecuencias de la actividad humana, han sido la degradación y alteración de sus propiedades características de los ecosistemas prístinos (75% de la superficie del planeta perturbada por la actividad humana) (Vitousek, et al., 1997; Watson et al., 2016), junto con una pérdida significativa de la biodiversidad (Wake y Vredendurg, 2008).

A partir de la revolución industrial comenzó la actual era geológica denominada Antropoceno (Smith y Zeder, 2013). Esta era, se caracteriza por el efecto global, a través del consumo de combustibles fósiles y de un cambio de las prácticas agrícolas convencionales por un manejo intensivo e industrializado de los agrosistemas (Robinson y Sutherland, 2002; Foley et al., 2004). Fruto de estas acciones, se han alterado procesos sistémicos esenciales entre los que destacan: el cambio climático, interferencia en el ciclo biogeoquímico del nitrógeno y pérdida de biodiversidad: genes, especies y rasgos biológicos (Rockstorm, 2009). Se estima que la actual tasa de extinción de especies es de 100 a 1,000 veces superior de lo que se podría considerar como natural, produciéndose un descenso de al menos un 20% de la abundancia media de especies nativas en la mayor parte de los biomas terrestres y estando el 30% de todas las especies de mamíferos, aves y anfibios en peligro de extinción en este siglo (Ceballos et al., 2015).

A pesar de ello, los ecosistemas previos a las perturbaciones antrópicas recientes, poseían unas propiedades que posteriormente fueron modificadas a causa de las acciones humanas tanto a un nivel estructural (composición e interacciones entre los elementos del sistema) como funcional (Balvanera, 2006). Con la actual tasa de degradación de los ecosistemas y de pérdida de biodiversidad, se está incrementando su vulnerabilidad ante futuras perturbaciones y reduciendo los umbrales de resistencia y resiliencia ante futuros impactos (Folke et al., 2004). Como consecuencia, esto está provocando la limitación y disminución de la capacidad de los ecosistemas para mantener su biodiversidad, funciones y los servicios ecosistémicos que proporcionan a la sociedad (Cardinale et al., 2012). Asimismo, a medida que se acumula la degradación antropogénica en los ecosistemas, la capacidad de estos para evolucionar y adaptarse a los cambios globales actuales, como el cambio climático, se ha vuelto cada vez más incierta e insegura (Sarrazin y Lecomte, 2016). Siendo los existentes esfuerzos destinados para reducir las tasas actuales de degradación de los ecosistemas y de la biodiversidad, en general, insuficientes para compensar los efectos del desarrollo de la humanidad (Johnson et al., 2017). Además, esto conlleva no cumplir con los objetivos internacionales de conservación propuestos para 2020 (Tittensor et al., 2014).

Para revertir esta tendencia, existen una serie de herramientas, siendo la restauración de ecosistemas una de las más importantes actualmente a nivel global. La restauración nos permite recuperar la biodiversidad, funciones y servicios ecosistémicos de los ecosistemas degradados (Rey Benayas et al., 2009). Múltiples agencias internacionales y gobiernos, e. g., la Comisión Europea (Parlamento Europeo 2012), están invirtiendo en este tipo de medidas a gran escala (Asamblea General de las Naciones Unidas 2015, Climate Focus 2016), llegando a proclamar la ONU este mismo año la Década de Naciones Unidas para la Restauración de los Ecosistemas para los años 2021-2030 (UN General Assembly, 2019). No obstante, estas estrategias son limitadas hasta el punto de que estudios globales sobre la evolución de miles de ecosistemas restaurados, encontraron una menor biodiversidad y funcionalidad en comparación con los ecosistemas de referencia (no perturbados) a largo plazo (<100 años) (Moreno-Mateos et al., 2012; Curran et al., 2014; Moreno-Mateos et al., 2017). Algunas de las posibles razones por las cuales este enfoque “tradicional” de la restauración limita los resultados obtenidos son i) el centrar los esfuerzos de la restauración en parámetros específicos (ej. control de la erosión, protección de la biodiversidad...) basados en las demandas actuales de la sociedad que ignoran la complejidad de los ecosistemas y ii) la falta de conocimiento acerca de la dinámica ecosistémica a largo plazo (>100 años) tras perturbaciones antrópicas.

Para superar estas limitaciones, se han propuesto nuevos estándares de restauración con una visión más integral que sugieren destinar los esfuerzos a restaurar atributos más complejos como: las relaciones tróficas, las interacciones planta-animal y los flujos de genes (McDonald et al., 2016). A pesar de ello, se desconoce la manera idónea de aplicar estas nuevas estrategias de restauración en la recuperación de la complejidad ecosistémica a largo plazo (Miraldo et al., 2016). Sin embargo, los datos aportados por el proyecto Retos (CGL2015-70452-R, Rebecom), donde se buscó construir una recuperación cronológica a través de las redes de interacción, en una antigua mina de hierro en el norte de Navarra (España) (Rodríguez-Uña et al., 2019), nos ha proporcionado unos cimientos teóricos y conceptuales sólidos para desarrollar nuestra investigación.

Este enfoque innovador, descrito anteriormente, se aplicó a nuestro caso de estudio. La cultura vikinga persistió en Groenlandia desde el 985 d.C hasta el 1.450 d.C, (aprox. 500 años de ocupación) generando importantes alteraciones ecosistémica perceptibles hasta nuestros días. Dicha civilización se instaló en Groenlandia en dos localizaciones, las primeras granjas (edificios separados) distribuidas en el sur y las posteriores (viviendas centralizadas) que se encuentran en la costa oeste hacia el interior (próximas a la actual ciudad de Nuuk) (Dugmore et al., 2009). Ambos tipos de asentamientos se caracterizaban por presentar una economía de subsistencia basada en el trueque de productos relacionados con el ganado caprino y ovino principalmente (McGovern, 1988), siendo este tipo de actividades, fruto de su economía, las principales responsables de las alteraciones ecosistémicas en nuestras áreas de estudio. Para ello, recurrían a la quema y al drenaje de las turberas y saucedas típicas de allí (ecosistemas a priori prístinos) y así obtener campos de gramíneas (dominadas por las especies *Poa glauca* y *Calamagrostis*

canadensis). Estos se destinaban al consumo del ganado tanto durante los escasos meses de desarrollo del ciclo vegetativo (Mayo-Septiembre) (Museo Nacional y Archivos de Groenlandia, 2019) como sobre todo para su recolecta y posterior almacenamiento en silos para uso como forraje de invierno para el ganado estabulado. Además, el suelo se fertilizaba con los excrementos del ganado con el fin de incrementar la producción de los campos (Arneborg et al., 2012).

Hoy en día, tras visitar estos antiguos agrosistemas cuyas últimas perturbaciones datan de hace aproximadamente 700 años, todavía son visibles los efectos de dicha actividad tanto directamente (fenosistema) como indirectamente (criptosistema) (Gonzalez-Bernaldez, 1981), encontrando grandes parcelas remanentes cuya composición biótica difiere de la de los ecosistemas de referencia. Es decir, tras 700 años de evolución del ecosistema, sin ningún tipo de influencia antrópica debido a las condiciones excepcionales de marginalidad biogeográfica, aún se aprecia la influencia que los vikingos ejercieron en el ecosistema.

Igualmente, en un estudio preliminar llevado a cabo en 2016 en la zona de trabajo propuesta, se encontró que después de aproximadamente 410 años de ocupación y 672 – 1010 años de abandono, la composición de las comunidades de plantas seguía siendo diferente en las áreas perturbadas que en las de referencia. Asimismo, se encontró que la concentración de nitrógeno y fósforo en el suelo eran casi tres y cinco veces, respectivamente, más altas en los antiguos campos de heno que en las zonas de referencia. Estos resultados sugieren que el ecosistema no se ha recuperado después de al menos 670 años, probablemente debido a la existencia de legados agrícolas ancestrales.

Un aspecto clave para comprender la importancia de esta investigación es que, hasta la actualidad, todos los estudios empíricos llevados a cabo sobre la restauración de los ecosistemas poseen una escala temporal limitada (<100 años). Algunas estimaciones han mostrado como el efecto de la métrica seleccionada para medir la recuperación a lo largo del tiempo es crucial, variando la escala temporal según el tipo de estudio. Por ejemplo, las vías evolutivas para recuperar la diversidad extinguida por la presión humana pueden tardar millones de años en recuperarse (Valente et al., 2017), la composición de las especies de siglos a milenios (Spake et al., 2015), mientras que la riqueza de especies o la producción de biomasa pueden recuperarse en menos de 80 años (Poorter et al., 2016). El carácter innovador y original de esta investigación en el contexto actual de la restauración, reside en el enfoque planteado para estimar el estado de un ecosistema a través de sus redes de interacciones en una escala temporal de más de 500 años. Se trataría de uno de los estudios con un mayor periodo temporal disponible donde poder evaluar la evolución de la dinámica ecosistémica sin la influencia humana.

Para comprender la recuperación y restauración en este marco propuesto, se requiere la definición de métricas operacionales que tengan en cuenta la diversidad biológica, funcional y filogenética dentro de las comunidades y las redes de interacción entre comunidades (Sarrazin y Lecomte, 2016). De esta manera, la cuantificación de estas métricas nos aportará estimaciones más realistas de la recuperación

del ecosistema a través del tiempo y nos ayudará a comprender los procesos de reensamblado de las redes de interacción. Un ejemplo es examinar la recuperación de las interacciones biológicas que proporcionaría información cuantitativa acerca de la estructura y el funcionamiento de las comunidades (Schleuning, 2015), lo que a su vez permitiría evaluar con mayor precisión la integridad y complejidad del ecosistema (McCann, 2007). De hecho, el restablecimiento de las interacciones biológicas puede llegar a aumentar la resiliencia del ecosistema (Kaiser-Bunbury et al., 2017).

Otros estudios encontraron que las redes restauradas tenían menos interacciones y/o eran menos resistentes a las perturbaciones que las redes no perturbadas (Forup et al., 2008; Henson et al., 2009; Ribeiro da Silva et al., 2015), sin embargo, habían mejorado con respecto a las degradadas (Kaiser-Bunbury et al., 2017). Por otro lado, a nivel del rol ecológico que juegan las especies en el ecosistema, otras investigaciones encontraron especies clave que deben restaurarse ya que podrían mejorar y acelerar la recuperación de las interacciones (Pocock et al., 2012; Rodewald et al., 2015). Por ejemplo, redes con más conexiones y con conexiones más fuertes favorecerían una absorción de carbono más eficiente, causada por un cambio en la comunidad dominante, pasando de bacterias a hongos, en el uso más eficientes de carbono (Morriën et al., 2017). Llevar a cabo un estudio de la evolución de estas interacciones tanto a distintas escalas espaciales: local, de paisaje y regional, como en una escala temporal amplia (Arroyo-Rodriguez et al., 2016), nos mostraría gran parte de los factores ecosistémicos que influyen en la dinámica y evolución de la sucesión secundaria. Tan solo los estudios palinológicos y meta-analíticos han abordado la recuperación de ecosistemas utilizando series de tiempo largas (>100 años). En el primer caso, estos han utilizado: registros de polen, granulometría del suelo y concentraciones de metales traza e isótopos en núcleos de sedimentos, para reconstruir los cambios en la composición, abundancia y clima de las especies. Por ejemplo, los estudios en bosques tropicales mostraron la recuperación de estas métricas a la línea base previa a la perturbación después de unos 200 años de abandono, aunque oscila entre 10 y 6000 años (Mueller et al. 2010; Cole et al. 2014). En el otro caso, los estudios meta-analíticos construyen cronosecuencias sintéticas a partir de múltiples estudios. En un ejemplo de meta-análisis, encontraron que el conjunto de: animales y plantas y función biogeoquímica de los humedales restaurados, solo se recuperaron hasta el 75% del nivel de referencia después de 50 a 100 años (Moreno-Mateos et al., 2012).

Como hemos visto, esta limitación de la escala temporal a corto plazo no permite comprender los efectos de la degradación en los procesos de sucesión y ensamblaje a escalas ecológicas (Cole et al., 2014), lo que dificulta drásticamente la comprensión de la magnitud real de la degradación de los ecosistemas (Hastings, 2016) y el potencial de recuperación de éstos. Por estas razones, evaluar la recuperación es una tarea no resuelta y desafiante, especialmente a largo plazo (> 100 años), al existir muy pocos estudios con una amplia escala temporal. De hecho, los enfoques palinológicos tienen varias limitaciones al ser capaces tan solo de informar de cambios en la composición de especies, sesgada hacia especies con polen resistente a la degradación (Hevly, 1981). En el caso de los meta-análisis, al

considerar ecosistemas con diferentes condiciones ambientales, ignorando los procesos locales y los mecanismos que regulan la recuperación (por ejemplo, características del suelo, hidrología, conjunto de interacción), se limita sustancialmente su capacidad para comprender los patrones y mecanismos ecosistémicos (Walker et., 2008)

Por tanto, el potencial de nuestro estudio reside en estudiar el efecto de las perturbaciones antrópicas en el ecosistema groenlandés en una escala temporal sin precedentes de más de 500 años.

Hipótesis y objetivos

En el contexto de la restauración de ecosistemas, es de vital importancia establecer unas bases teórico-prácticas útiles para abordar el desconocimiento a cerca de la evolución temporal de la sucesión ecológica, en relación con la complejidad de los diferentes estadios ecosistémicos. Por ello, esta investigación buscará establecer una “línea base” mediante la evaluación de los mecanismos y sus trayectorias de recuperación, a lo largo de extensos períodos de tiempo (>500 años), que imperan en la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas groenlandeses. Concretamente, comprender el efecto que ha tenido la antigua ocupación vikinga, a través de las perturbaciones ejercidas al medio fruto de sus actividades ganaderas, a nivel de la composición y diversidad de las comunidades vegetales.

Esto nos permitirá comprender los efectos de las perturbaciones antrópicas sobre: los procesos de sucesión, ensamblaje y dinámica ecosistémica, a una escala ecológica. Además, podré entender la magnitud real de la degradación de los ecosistemas y su potencial de recuperación focalizado en encontrar mecanismos y estrategias que regulen, fomenten y aceleren el proceso de restauración.

Mí hipótesis inicial parte de la coexistencia de cuatro estadios en el ecosistema groenlandés que difieren entre sí por su composición biótica (plantas), a pesar de que han coevolucionado en el tiempo tras sufrir las perturbaciones vikingas. Lo cual reflejaría que a pesar de la evolución temporal de unos 500 años, la recuperación y aproximación hacia el estadio de referencia es limitada e incompleta y por tanto, la restauración pasiva está influida por procesos que operan a una escala temporal ecosistémica de siglos o milenios, y no una escala humana de décadas.

Material y Métodos

- **Zona de estudio**

El área de estudio está en Groenlandia, concretamente en las proximidades de Nuuk (asentamientos del Oeste). Allí se muestrearon 11 antiguos asentamientos vikingos que conforman un sistema arqueológico agrícola tradicional (Fig.1), caracterizándose estos por su escasa altitud sobre el nivel del mar, variando entre los 23 y 308 m.s.n.m., cuya ocupación se inició a comienzos del siglo XI y se extendió hasta el 1450 d.C.

Esta región se caracteriza por presentar un clima polar, subtipo tundra, caracterizado por tener una temperatura promedio anual de -2.0°C y una precipitación media anual de 585 mm. A pesar de ello, debido a la proximidad de la costa y a la influencia de la corriente oceánica de Groenlandia occidental, el clima suele ser moderado sin alcanzar temperaturas frías extremas (Arneborg et al., 2012). Asimismo, la temperatura media en los meses de verano (Mayo-Septiembre) es de 5.2°C superando rara vez los 10.0°C (Fristrup, 1981), coincidiendo con la época de mayor insolación y el periodo máximo de lluvias. Esto concentra el desarrollo del ciclo vegetativo en este corto periodo de tiempo de cuatro meses.

Aquí, la dureza del clima condiciona el desarrollo de la flora, lo que tiene como resultado que el paisaje quede dominado por especies de pequeño porte: arbustos, herbáceas, musgos, líquenes..., dominando el biotipo leñoso frente al herbáceo. Además, dado lo anterior, los suelos que encontramos son los litosoles y criosoles, ambos caracterizados por estar poco desarrollados presentando un perfil de tipo A/C. El subsuelo permanece permanentemente helado en amplias superficies (permafrost), siendo la capa de suelo activa muy delgada, lo que dificulta el desarrollo de las raíces, impide la infiltración del agua y produce una saturación del suelo durante la estación estival. Por tanto, grandes extensiones del terreno presentan un drenaje deficiente y durante el verano permanecen siempre encharcadas, lo que permite que las turberas dominen gran parte del paisaje.

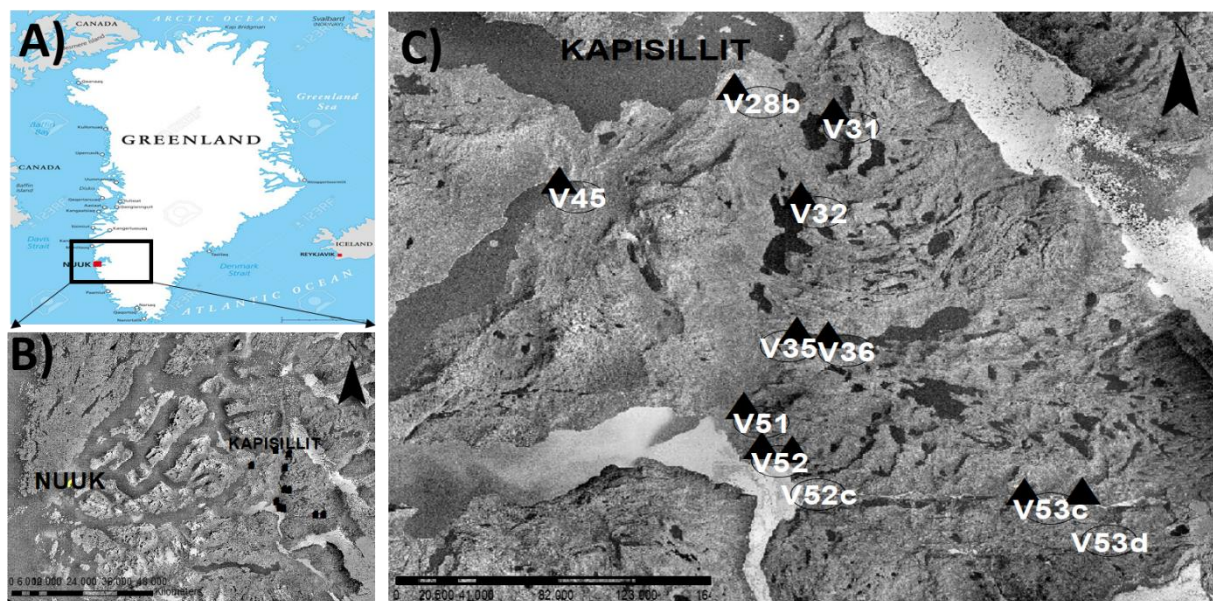


Figura 1. Localización geográfica de los asentamientos. A) Ubicación general del área de estudio en Groenlandia. B y C) Vista general y detallada de la disposición de los 11 asentamientos en el espacio.

- **Diseño de muestreo y toma de datos**

Para analizar el estado y la evolución de la sucesión ecológica de los ecosistemas groenlandeses tras sufrir perturbaciones de los vikingos hace 500 años, se evaluaron las comunidades biológicas

circundantes a los asentamientos vikingos y se excavaron perfiles del suelo. Durante la expedición de 21 días, inicio el 19 de junio de 2019 y finalización el 9 de julio, se visitaron 11 asentamientos donde se caracterizaron cuatro estadios del ecosistema, los cuales presentaban unas condiciones de orientación y pendiente semejantes entre sí. Estos estadios eran comunes para todos los asentamientos y se clasificaron en base a la especie o especies vegetales dominantes y a la presencia o ausencia de restos de perturbaciones antrópicas. Este último caso se basó en la identificación de restos de carbón vegetal presentes en perfiles del suelo cuyo origen se remonta a la quema de la vegetación de los ecosistemas prístinos por parte de los vikingos, los cuales buscaban aumentar la productividad del terreno y eliminar los posibles matorrales para así favorecer un mejor establecimiento de los campos de heno (Museo Nacional y Archivos de Groenlandia, 2019).

Estos cuatro estados se identificaron como: degradado con *Poa*, degradado con *Calamagrostis*, transición y referencia; (Tabla 1). Definimos como estado degradado al existente en zonas impactadas por la actividad agrícola vikinga donde la sucesión ecológica había sido limitada. En este estadio encontramos dos tipos de vegetación en función del uso que le dieron los vikingos en el pasado: prado de siega de heno para el invierno y prados de diente durante el verano (Øye, 2001). En la actualidad son ecosistemas dominados por la especie *Calamagrostis canadensis* o *Poa glauca* respectivamente, exceptuando en el último caso, la presencia de la especie *Carex patricola* en el asentamiento V52c que debido a la similitud biótica, se incorporó a la clasificación “degradado de *Poa*”. Además, en estos antiguos prados encontramos una banda con restos de carbón vegetal, que estaba ausente en las zonas de referencia. El estado descrito como transición incluye a los ecosistemas degradados que por las escasas alteraciones antrópicas o por una mayor evolución temporal, han comenzado a recuperarse y han avanzado en la sucesión hacía los ecosistemas de referencia, encontrando igualmente una capa con carbón vegetal. Por último, el estado de referencia se definió como aquel estado previo que se podría fijar como prístino. En él, no hay ningún tipo de presencia de carbón vegetal en los perfiles de suelo por lo que asumimos que no ha sufrido ningún tipo de perturbación derivado de las actividades vikingas.

Para cada estadio, y para cada asentamiento, se eligieron aleatoriamente cuatro parcelas de 1x1 metros² donde se identificaron las especies de plantas. Identificamos 70 taxones en total, además de la toma de fotografías verticales de cada parcela para calcular el porcentaje de superficie que ocupa cada especie en la parcela. Además, se excavaron ocho perfiles del suelo de 40 cm de profundidad por asentamiento, dos por estado ecosistémico, donde se recogieron muestras de suelo a diferentes profundidades y se evaluó in-situ la presencia de carbón vegetal (Fig. 3). Las muestras de carbón serán datadas en laboratorio para saber la fecha en la que se produjo la última perturbación vikinga. Finalmente, se tomaron muestras de suelo para estimar las concentraciones de nitrato, amonio, fósforo asimilable y carbono orgánico.

Tabla 1. Descripción de los cuatro estadios del ecosistema

	Especie Dominante	Carbón Vegetal	Biotipo Dominante	Nº de parcelas
Degradado con <i>Poa</i>	<i>Poa glauca</i> // <i>Carex praticola</i>	+	Herbáceo	44//4
Degradado con <i>Calamagrostis</i>	<i>Calamagrostis canadensis</i>	+	Herbáceo	40
Transición	<i>Calamagrostis</i> // <i>Salix</i>	+	Leñoso/Herbáceo	45
Referencia	<i>Salix glauca</i>	-	Leñoso	47

- **Identificación, caracterización y digitalización de las comunidades de plantas**

Una vez ubicadas al azar las cuatro parcelas de 1m² en cada estadio, se llevó a cabo la identificación in-situ, mediante una guía taxonómica de la flora groenlandesa (Rune, 2011) de los diferentes taxones vegetales presentes en cada parcela. Se tomaron fotografías, perspectiva en planta, que fueron digitalizadas usando el software ArcGis 10.2.1 (ESRI, Redlands, CA, USA, 2009) (Fig. 4). Esto nos permitió calcular el porcentaje de cobertura ocupada por cada especie en la parcela que fue usado como proxy de las abundancias relativas (Anexo 1). Finalmente se realizó análisis estadístico de comparación de comunidades biológicas mediante el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la librería de R “Vegan” y la función “metaMDS” (Chao et al., 2005; Maechler et al., 2005).

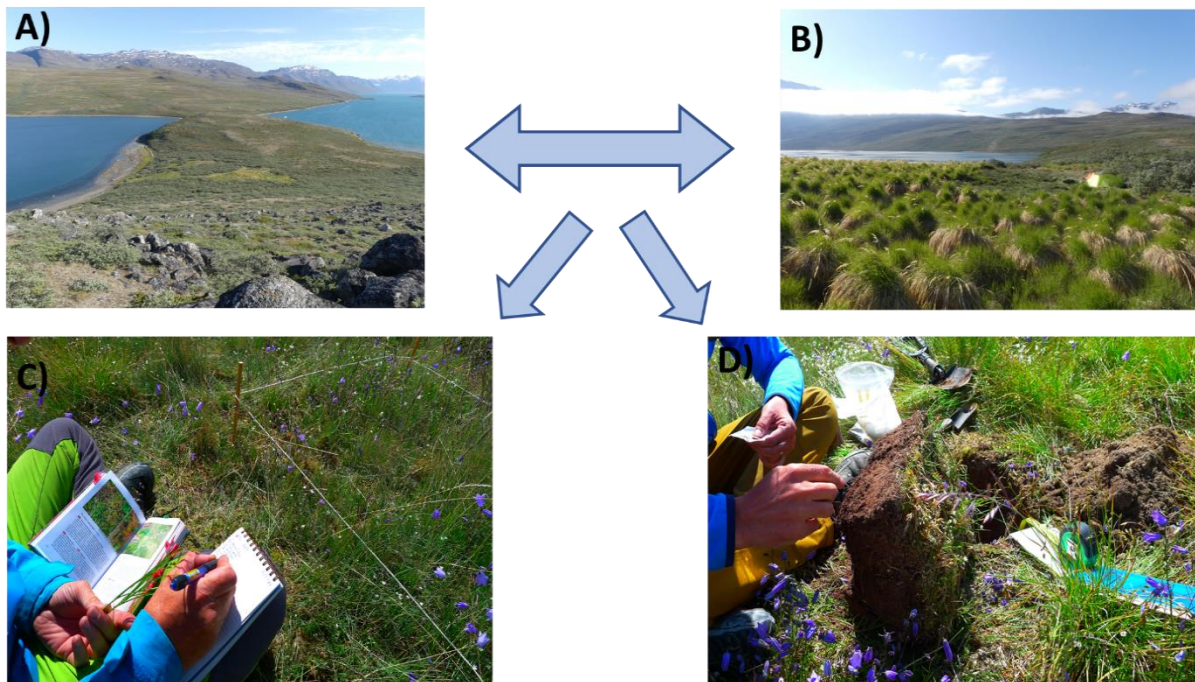


Figura 2. Visualización de las distintas actividades de muestreo llevadas a cabo en cada uno de los 11 asentamientos visitados. A) y B), Inspección del asentamiento y de la zona circundante. C) Identificación de las especies botánicas presentes en la parcela DP1 del asentamiento V51. D) Extracción y análisis del perfil del suelo.

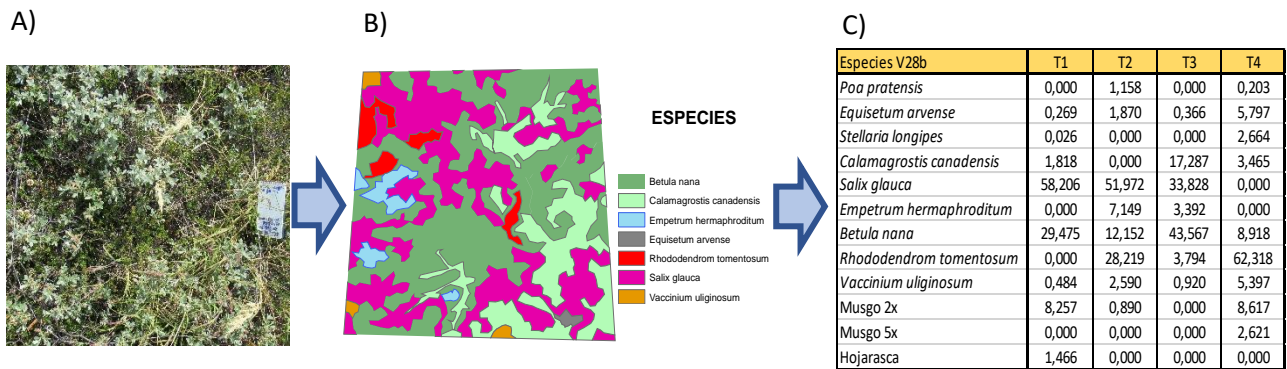


Figura 3. Transformación de en datos de abundancia relativa. A) Fotografía en planta de la parcela T3 del asentamiento V28b. B) Cartografiado de las especies y digitalización de la parcela. C) Tabla con las abundancias relativas en % de las distintas especies presentes en la parcela.

- **Análisis estadísticos de la biodiversidad alfa y beta de las comunidades**

Para cuantificar y valorar la recuperación y evolución de las áreas perturbadas con respecto a las zonas de transición y referencia, y medir la estabilidad alcanzada tras las perturbaciones vikingas, realizamos análisis comparativos de métricas bióticas como: la diversidad y la estructura y composición de las comunidades ecológicas. También se estudiaron los parámetros ecológicos que definen a cada comunidad tanto desde un punto de vista de su inherencia propia como desde la perspectiva de la interacción que ejerce sobre su entorno y comunidades circundantes y viceversa (Whittaker, 1972). Por ello, evaluamos la α -biodiversidad entendida como las características propias de una comunidad concreta y definida a través de la riqueza de especies de esa comunidad particular a la que consideramos homogénea; y la β -diversidad o diversidad entre hábitats, para estudiar la heterogeneidad del paisaje dada la naturaleza continua de las comunidades biológicas en los ecosistemas. Esto nos permite conocer el grado de reemplazamiento de la composición de especies a través de gradientes ambientales entre diferentes comunidades y su tasa de cambio a lo largo de la sucesión ecológica.

Para evaluar los cambios en la α -biodiversidad, se aplicaron análisis sobre la diversidad de cada estado ecosistémico, donde se empleó el índice de Simpson para valorar la dominancia y el índice de Shannon-Weiner para la equidad. Los datos de abundancias que se emplearon fue el resultado de promediar los datos recogidos en las cuatro parcelas de cada estado para un mismo asentamiento y posteriormente hacer una media entre los 11 asentamientos.

Para evaluar cambios en la β -diversidad, la similitud florística entre los distintos sitios muestreados usamos los índices de Jaccard y Sørensen que precisan datos cualitativos (presencia/ausencia), así como el inverso de Simpson “invSimpson” (Magurran, 1988), que representa la equidad de la comunidad y que complementa los datos aportados por el Índice de Shannon (Tabla 2). El análisis complementario que se llevó a cabo a estos índices, fueron dos análisis de escalamiento multidimensional no métrico

(NMDS), técnica ampliamente utilizada en ecología para detectar gradientes en comunidades biológicas (Luis Cayuela, 2011), cuya distancia seleccionada fue la de “Bray-Curtis” y “Morisita-Horn” (Fig. 4). Estas distancias precisan datos de abundancia relativa, en nuestro caso asociado al porcentaje de superficie ocupada por cada especie. La elección de estas distancias se vio condicionada al tener nuestros datos una cierta cantidad de ceros compartidos, ya que aplicar cualquier otro tipo de distancia diferente a las empleadas implicaba asumir las dobles ausencias como un factor que aumenta la similitud entre comunidades, siendo este el caso de la distancia euclidiana (Minchin, 1987). De hecho, consideran que para comparar la superposición de nichos, en general, destinado para los estudios binómicos o biogeográficos, necesitamos un índice que no considere las ausencias dobles como incremento de la similitud (Texeira et al., 2008).

Este análisis representa en un mapa de dos dimensiones la similitud de los datos en base a sus distancias en la gráfica, es decir, la cercanía implica similitud. Para evaluar si la representación, en un espacio geométrico de pocas dimensiones, de las proximidades existentes entre el conjunto de objetos tiene significación estadística, se obtiene un valor de estrés del modelo, el cual no debe ser mayor de 0.20 (Texeira et al., 2008).. Para complementar la información aportada por el NMDS, también realizamos un análisis cluster jerárquico aglomerativo, el cual realiza un agrupamiento de individuos en base a una matriz de distancias, con el correspondiente dendograma. El análisis se realizó con la librería de R “Vegan” y la función “hclust”, donde se empleó la distancia “horn” y la estrategia de fusión de los cluster fue “UPGMA-average” (Sokal y Michener, 1958).

En el caso del NMDS, promediamos los datos a analizar ya que las muestras por separado no son independientes entre sí al estar influenciadas por el asentamiento donde se encuentran, es decir, son pseudoreplicas (Hulbert, 1984). Por lo que agrupamos los valores obtenidos en las cuatro parcelas es un único valor y posteriormente este fue el que se comparó con el resto de los 11 asentamientos. Para el cluster, utilizamos los datos generados al agrupar todos los valores de los 11 asentamientos para cada uno de los cuatro estadios.,

Resultados

• α -Biodiversidad

El análisis de cada uno de los estadios ecosistémicos a través de índices de abundancia proporcional (Anexo 1), evidenciaron una mayor biodiversidad en aquellos estadios más avanzados en la sucesión ecológica (Tabla 2). Esto se traduce en una mayor equitatividad de las especies vegetales presentes en los estados de transición y referencia, donde disminuye el peso del rol que juegan las especies generalistas en el ecosistema. En el caso de la referencia, parece que se afianzan un par de especies, cuya abundancia relativa domina levemente al resto, *Salix glauca* y *Betula nana* (40% y 17% respectivamente), lo que reflejaría una evolución del sistema hacia los biotipos leñosos. En el caso de la

transición, hay una evolución de la dominancia del *Calamagrostis canadensis* hacia el *Salix glauca* (20% y 50% respectivamente). Por último, dentro de la categoría del estado degradado, el estadio dominado *Poa glauca* (que ocupa el 50%) presenta un mayor número de especies y de equitatividad que en el caso del degradado de *Calamagrostis*, que está dominado por *Calamagrostis canadensis* en un 69% de su superficie (Anexo 1).

Tabla 2.

Índices de: riqueza específica, de Simpson (Dominancia), Shannon-Weiner e Inverso de Simpson (Equidad), para los cuatro estadios ecosistémicos.

	Riqueza Específica (S)	Índice de Shannon-Weiner	Índice de Simpson	Índice Inverso de Simpson
Degradado_ <i>Poa</i>	41	1,976696	0,2789138	3,585327
Degradado_ <i>Calamagrostis</i>	36	1,396625	0,4855527	2,059508
Transición	44	1,885299	0,2841417	3,519371
Referencia	55	2,286611	0,1949499	5,129523

• β -Biodiversidad

Los índices de similitud de Sørensen y Jaccard (Tabla 3), generan valores que oscilan entre 0 y 1, aquellos valores más próximos a la unidad evidencian una mayor proximidad entre ese par de comunidades biológicas, siendo el caso de la relación entre los estados de transición y referencia. Por el contrario, el estado degradado de *Poa* es el que presenta una mayor disimilaridad con el resto, manteniendo un mínimo acercamiento con el degradado de *Calamagrostis*. Asimismo, este último presenta una mayor similaridad con la transición que con el degradado de *Poa*, lo cual refleja la probable evolución ecosistémica del estado degradado de *Calamagrostis* hacia la transición y en última instancia a la referencia.

En el caso del NMDS con la distancia Bray-Curtis tenemos un estrés de 0.12 y con la distancia Horn-Morisita de 0.11, por lo que asumimos que ambos tienen robustez estadística. Conjuntamente, realizamos un cluster jerárquico aglomerativo con el algoritmo de clustering “horn” y la distancia en base a “UPGMA-average” (Fig. 5), donde la información obtenida se complementa con la aportada por los NMDS. En todos ellos, destaca la proximidad espacial entre el estadio de Referencia y Transición, seguida del degradado de *Calamagrostis*, quedando el degradado de *Poa* más alejado de todos ellos. Cabe destacar, la presencia de la misma tendencia de similaridad en el Cluster jerárquico aglomerativo (Fig. 5), lo cual coincide con los datos obtenidos en los anteriores análisis de Sørensen y Jaccard (Tabla 3).

Tabla 3.

Similaridad florística (índices de Sørensen-primer valor y de Jaccard-segundo valor) y número de especies comunes (se muestra entre paréntesis) para los distintos estadios ecosistémicos. Estadio 1 equivale al degradado de *Poa*, el 2 a degradado de *Calamagrostis*, el 3 a la transición y el 4 a la referencia.

Similaridad de Sørensen y Jaccard				
	Estadio 1	Estadio 2	Estadio 3	Estadio 4
Estadio 1	-	0.233 y 0.132 (28)	0.124 y 0.066 (31)	0.086 y 0.045 (30)
Estadio 2		-	0.335 y 0.201 (30)	0.141 y 0.076 (28)
Estadio 3			-	0.670 y 0.503 (38)
Estadio 4				-

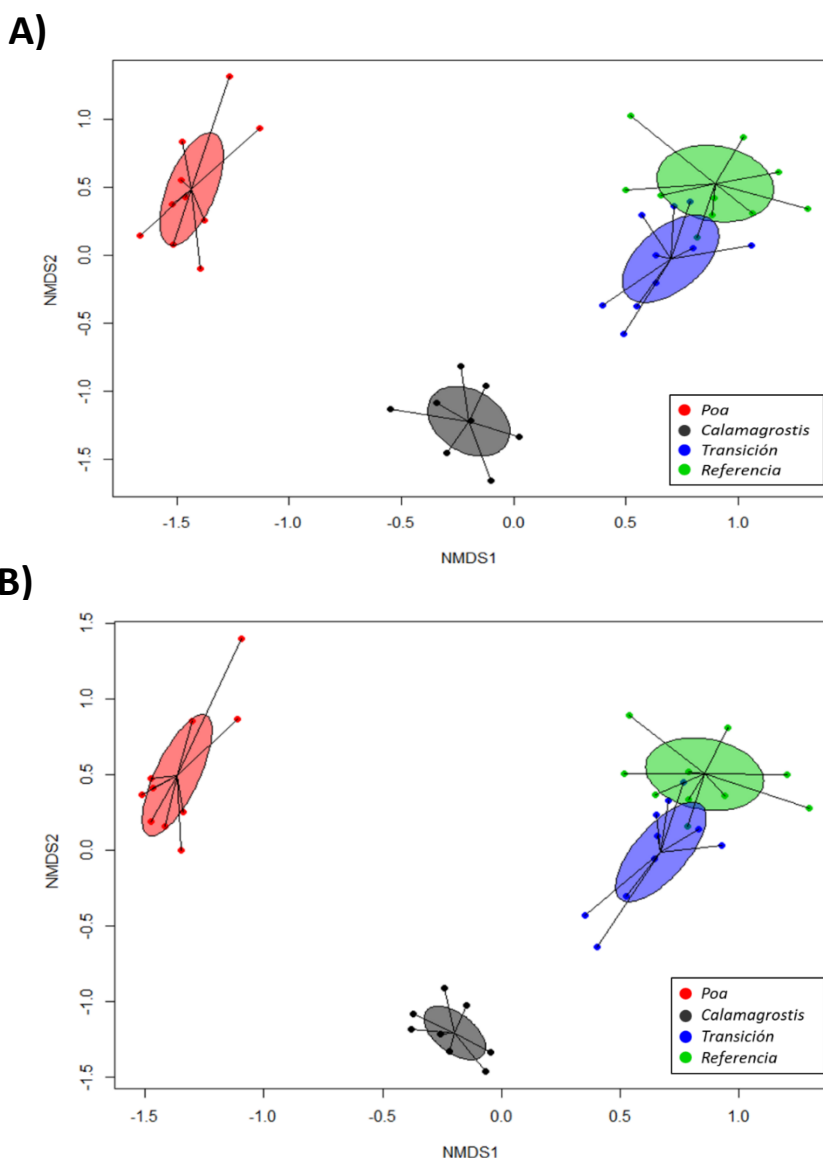


Figura 4. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) para los distintos estadios ecosistémicos con dos tipos de distancias, donde la elipse marca la desviación típica para cada grupo de datos. A) NMDS llevado a cabo con la distancia “Bray-Curtis”. B) NMDS realizado con la distancia “Morisita-Horn”. Una mayor proximidad de los puntos entre sí implica una mayor similaridad. En ambas distancias se aprecia la misma relación de similaridad entre los cuatro tratamientos.

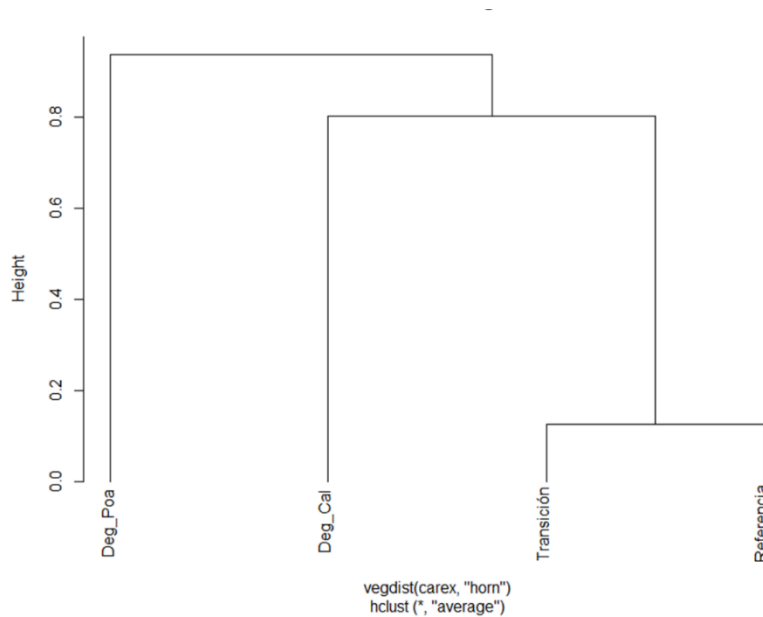


Figura 5. Dendrograma de los cuatro estadios ecosistémicos en base a la similitud de sus comunidades de plantas. Se empleó el algoritmo de escalamiento “horn” y la distancia fue “average” Manifiesta la proximidad existente entre la referencia y la transición y, en menor medida, con el estadio degradado de calamagrostis, quedando el degradado de Poa lo más alejado al existir una mayor disimilaridad.

Discusión

- **Identificación de los distintos estados ecosistémicos y su relación con el ecosistema de referencia.**

El estudio se centró en investigar en que grado y manera, las actuaciones antrópicas de los vikingos influyeron en el desarrollo de la sucesión ecológica de los ecosistemas groenlandeses, y cómo estos evolucionaron sin sufrir ningún tipo de perturbación desde el año 1450 d.C hasta la actualidad. Para abordar dicho proceso, se analizaron cuatro estadios del ecosistema groenlandés (Tabla 1), donde tras aplicar un amplio abanico de índices estadísticos que evaluaba el avance de la sucesión ecológica, es decir, cuál es la relación estructural, funcional y evolutiva de estos cuatro estados ecosistémicos entre sí. No obstante, catalogar las muestras en estas cuatro clases definidas, cuando la realidad se trata de gradiente ecológico continuo, pueden dar resultados “singulares” al existir comunidades intermedias entre las clases definidas (Colwell y Futuyma, 1971).

A pesar de ello, los análisis sobre las abundancias relativas de cada especie en cada estadio, llevadas a cabo con el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) (Fig. 4) y el cluster jerárquico aglomerativo (Fig. 5), señalaron la separación existente entre los cuatro estadios. Esta separación está también complementado y secundado por los índices de similitud de Sørensen y Jaccard (Tabla 3), los cuales se seleccionaron al ser válidos para detectar gradientes ecológicos subyacentes

(Faith et al., 1987). Contando con un total de 70 taxones identificados, y no estando todos ellos presentes en los distintos estadios ecosistémicos definidos, en el NMDS se emplearon las distancias de: Bray-Curtis y Morisita-Horn, con resultados similares.

Los tres tipos de análisis reflejan la actual relación de similaridad entre los cuatro estadios. Aquellos más próximos en el espacio del NMDS, son el de referencia y transición, llegando a solapar en una pequeña área de sus desviaciones típicas. Esto sugiere como el estado de transición está evolucionando hacia el de referencia aún después de haber sufrido las perturbaciones antrópicas, puesto que hay presencia de carbón vegetal en sus perfiles del suelo. A nivel biótico, comienza a desarrollarse una matorralización de la vegetación destacando taxones como: *Rhododendrom tomentosum*, *Betula nana* o *Salix glauca*, típicas del estadio de referencia; junto con una decadencia de taxones herbáceos más abundante en los estadios degradados como: *Calamagrostis canadensis*, *Stellaria longipes* o *Poa alpina* (Anexo 1). Respecto a la relación sistémica de los estadios degradados, se observa una tendencia evolutiva del degradado de *Calamagrostis* hacia el estado de transición y referencia, donde los cuales tienen más especies en común que con el degradado de *Poa* (Tabla 3). Este último, en los NMDS y cluster está muy alejado, lo cual implica una alta disimilaridad con el resto de los estadios. Aquí, la comunidad vegetal difiere del resto, dominando el biotipo herbáceo sobre el resto, y en concreto la especie *Poa glauca*, junto a: *Poa alpina*, *Vahlodea atropurpurea*, *Stellaria longipes* y *Cerastium alpinum*.

La explicación de esta separación no está clara, ya que no se evidencia ninguna direccionalidad de la evolución de la comunidad hacia ninguno de los estadios ya descritos. Únicamente, los valores de los índices de α -diversidad se asemejan con el estado de transición, parece que la estructura intrínseca de ambas comunidades guarda cierto parecido. Sin embargo, difieren en su composición florística y relación espacial en el NMDS y cluster. Una de las hipótesis a plantearse, sería que este estadio evolucione hacia un estado prístino alternativo. A pesar de sufrir una alteración físico-química, común al resto de estadios, mediante la quema, drenaje y la fertilización. Tuvo que darse algún uso que difiere a los sufridos por el resto de los estadios durante la ocupación vikinga, de manera que se hubiese alterado drásticamente su memoria ecológica (Johnstone et al., 2016).

Por tanto, los análisis estadísticos de las abundancias relativas de las especies presentes en los cuatro estadios es válida para evaluar su evolución temporal. Sin embargo, solamente con estos análisis no podemos dilucidar el futuro evolutivo del estado Degradado de *Poa*.

- **Influencia del clima subártico y de las características edáficas en la dinámica del ecosistema groenlandés y su repercusión en la sucesión ecológica**

A la par que se evalúa la evolución temporal del ecosistema a través de la flora, se debe vislumbrar el rol histórico que este clima ha ejercido sobre las comunidades biológicas y que repercusión tuvo sobre la civilización vikinga. Durante la época de los asentamientos vikingos en Groenlandia, se sucedieron una serie de variaciones climáticas que trascendieron tanto en la civilización vikinga como en la vegetación de la zona (McGovern, 1988). Al comienzo del siglo se desarrolló un período relativamente cálido, que gradualmente fue sustituido por un régimen más frío (Pequeña Edad de Hielo) donde se sucedieron eventos de enfriamiento que fomentaron la expansión de la barrera de hielo (Barlow, 2001). Por último, un breve calentamiento en el 1400 d.C fue seguido por un enfriamiento continuo después de 1450 d.C. Todas estas fluctuaciones climáticas, tuvieron una influencia directa en el paisaje de la época y en el desarrollo ecosistémico actual (Dugmore et al., 2009). Por ejemplo, en la actualidad algunos asentamientos vikingos están situados en mesetas arenosas donde hay corrientes de agua, cuya carga de sedimentos es alta. Sin embargo, hace 1.000 años el paisaje era bastante diferente. Estas mismas granjas yacían sobre llanuras de hierba con corrientes de agua limpias, donde tras enfriarse el clima en el 1300 y con la consecuente expansión de las masas de hielo, las corrientes de agua durante el verano incrementaron su carga en sedimentos y los terrenos circundantes a las granjas se volvieron arenosos. Esto hizo disminuir la productividad del pasto al alterar las propiedades físico-químicas del suelo. Este episodio también tuvo una incidencia directa sobre las poblaciones locales puesto que pasaron de tener de 5-10 animales de media a 2 ó 3, lo cual disminuyó la intensidad de la perturbación antrópica en la zona (Museo Nacional y Archivos de Groenlandia, 2019). En los perfiles del suelo realizados, encontramos a unos 30-40 cm una capa gruesa de arena propia de la glaciación del Pleistoceno y una capa más delgada a unos 10 cm de profundidad fruto de estos episodios climáticos.

Como consecuencia del clima subártico de la zona, la vegetación cuenta con un ciclo vegetativo breve de unos cuatro meses (Mayo-Septiembre) (Fristrup, 1981). Se trata de formaciones jóvenes que presentan un crecimiento y dinamismo lento. Teniendo en conjunto una productividad muy baja, la cual oscila entre 0,2 y 0,7 kg de masa vegetal seca por m² y año, presentando valores parecidos a los de las regiones subdesérticas (Oksanen et al., 1981). Esto tiene una incidencia directa sobre la evolución de los distintos estadios y su relación con la sucesión ecológica. Al tratarse de zonas donde el periodo vegetativo es tan corto (cuatro meses), precisan de un mayor número de ciclos (años) para avanzar y evolucionar en la sucesión en comparación con la tasa de evolución presentes en otros biomas terrestres (Odum, 1971; Pastor y Post, 1986; Cortina et al., 2011).

El suelo cuenta con una capa activa muy delgada que se deshuela cada verano. Esto dificulta el desarrollo de las raíces, impide la infiltración del agua y produce una saturación del suelo durante la estación estival, lo cual ralentiza el avance de la sucesión ecológica y el desarrollo del ecosistema, así como el desarrollo de biotipos leñosos de elevado porte (Groombridge y Jenkins, 2002). Como mencionamos

anteriormente, el deshielo durante el verano incrementa drásticamente la disponibilidad de agua en el suelo, llegando a impedir la aireación de los suelos y ocasionando la ausencia de oxígeno. Esto impide la descomposición de la materia orgánica que se acumula en forma de turba y favorece la reducción del hierro originando suelos hidromorfos de tipo gley, ácidos y poco propicios para la vida (Soil Survey Staff, 1999). Además, las reacciones de humificación y mineralización de la materia orgánica se paralizan y llega un punto donde la edafogénesis depende casi exclusivamente de los procesos físicos ligados a los ciclos del hielo, la formación y fusión del hielo moviliza las partículas y dificulta la aparición de horizontes diferenciados en el suelo (Soil Survey Staff, 1999).

Los aportes de materia orgánica que recibe el suelo son muy reducidos, limitando y reduciendo el número de hongos y microorganismos descomponedores, por lo que en los lugares más húmedos dicha materia orgánica se va acumulando sin descomponer y forma una capa profunda de turba (Cox et al., 2016). En su conjunto, las características edáficas de la zona, dificultan el desarrollo de las comunidades biológicas potenciando el desarrollo de biotipos herbáceos o leñosos de pequeño porte (Normand et al., 2013). Otras de las limitaciones del suelo, es su pobreza en nutrientes y, en particular en nitrógeno, lo cual potencia a aquellas especies capaces de fijar el nitrógeno atmosférico como *Dryas octopetala* o las plantas carnívoras como *Pinguicula vulgaris*. Esta falta de nutrientes del suelo tuvo una gran repercusión en las actividades vikingas puesto que estos se vieron obligados a abonar el campo con los excrementos de los animales para aumentar la productividad del terreno (Museo Nacional y Archivos de Groenlandia, 2019). En la actualidad, hace que la presencia de animales salvajes como el caribú, perdiz nival o libre ártica, adquieran una importancia determinante para la vegetación y los suelos, ya que en muchos lugares son la principal fuente de materia orgánica en forma de deyecciones, cadáveres u otros restos.

Este conjunto de características bioclimáticas, tanto el clima como el suelo marcan en la actualidad una sucesión ecológica ralentizada en el tiempo en comparación con la de otros biomas del planeta (Cox et al., 2016), lo que puede ser una de las causas por las cuales tras 500 años de ausencias de perturbaciones antrópicas, aún allá “grandes” extensiones ancladas en lo que definimos como estados degradados.

- **Consecuencias de las perturbaciones vikingas en los estados ecosistémicos y su futura evolución temporal**

Una vez evaluados el efecto que ejercen los factores abióticos sobre las comunidades florísticas y cuál es la relación de similitud y evolutivas entre ellas, es interesante evaluar el efecto directo que tuvo sobre los ecosistemas las perturbaciones vikingas a lo largo de los 410 años de ocupación y la manera en la que han incidido en la evolución de la sucesión ecológica a lo largo de estos 500 años sin alteración antrópica. Los asentamientos vikingos se caracterizaban porque su economía local de subsistencia, se basaba en granjas de alrededor de 1 hectáreas destinadas al ganado, el cual se encontraba estabulado durante gran parte del año y requería de grandes cantidades de forraje de invierno. Aquí, se implantaron campos de heno que fueron limpiados de piedras y posteriormente abonados con estiércol procedente

de los establos, irrigados y segados regularmente (McGovern, 1988). De manera que esta agricultura tradicional dejaba parches de vegetación dominados por especies útiles seleccionadas para el ganado, destacando las especies *Poa alpina* y *Calamagrostis canadensis*, los cuales fueron abandonadas secuencialmente por una sociedad que colapsó y cuyos asentamientos no se han vuelto a ocupar. Como consecuencia de estas perturbaciones antrópicas del pasado, encontramos comunidades vegetales no propias de la zona fruto de dichas perturbaciones que hemos catalogado como estados degradados.

Como mencionamos anteriormente, mediante los análisis estadísticos (Fig. 4 y Fig. 5) se identificaron dos estadios degradados que diferían entre sí a nivel de su comunidad biológica pero no, a priori, a nivel del tipo de perturbaciones a los que fueron sometidos durante la ocupación vikinga. Sin embargo, (Øye y Bergstø, 2001) describe la forma en la que se desarrollaron estas actividades agrícolas vikingas, basándose en las conocidas estrategias ganaderas nórdicas que se daban en el oeste de Noruega a partir del siglo II (Øye, 2001) y revelan como sí pudieron tener dos tipos de perturbaciones antrópicas diferentes, lo cual explicaría la divergencia evolutiva de los estadios degradados.

Estas perturbaciones se caracterizaban por combinar una tradición agrícola mixta donde cada granja estaba rodeada por un campo para el cultivo de forraje de invierno para los animales domésticos, el cual coincide con lo que definimos como estadio degradado de *Calamagrostis* y el campo de diente de *Poa glauca*, donde el ganado pasaría el verano paciendo (Øye y Bergstø, 2001). En nuestros asentamientos encontramos ambos tipos de formaciones degradadas en las zonas más próximas del asentamiento: 100-200 metros (Fig. 2). Los primeros solían estar cercados con paredes hechas de piedra y turba para protegerlo contra una posible depredación de los animales que pastan, mientras que los segundos no (McGroven, 1988; Arneborg, 2005). Esta distinción en el tipo de uso dado durante la presencia vikinga, pudo determinar que el estadio degradado *Poa* difiera del *Calamagrostis* al tener una carga ganadera continúa durante los meses que coincidían con el ciclo vegetativo y por tanto, que sea una de las principales causas por la cuales el biotipo herbáceo es el que domina en sus comunidades biológicas (Green y Kauffman, 1995; Buttolph et al., 2004). Esto podría explicar la probable divergencia evolutiva en la sucesión ecológica que sigue el degradado de *Calamagrostis* hacia la matorralización consistente en sauces y abedules, propias de la transición y referencia, y desarrollo del degradado de *Poa* hacia un estado ecológico hasta la actualidad desconocido, donde dominan especies herbáceas palatables para los herbívoros. A pesar de ello, algunos autores destacan que determinar las fronteras entre ambos tipos de usos son difíciles de establecer, ya que algunas granjas en Groenlandia podrían carecer de cercas alrededor del hogar (Øye, 2001; Arneborg et al., 2012). Simultáneamente, se desconoce la relación evolutiva entre el degradado de *Calamagrostis* y la transición cuando a priori son estados afines evolutivamente. Concretamente, el estado de transición se podría definir como el estado de degradado *Calamagrostis* avanzado en la sucesión. Algunas de las posibles causas que han desencadenado esta situación, se podrían achacar a la edad de la última perturbación sufrida o al tipo e intensidad de la

perturbación. No obstante, habría que diseñar un nuevo tipo de muestreo y recabar nuevos datos en campo para comprobar la causa real de este suceso.

- **Futuros análisis**

Tras la investigación llevada a cabo sobre los posibles roles que jugaron las perturbaciones vikingas y el clima en los estados ecosistémicos y su evolución en la sucesión ecológica, se precisa ampliar la frontera del conocimiento en ciertos aspectos relacionados con las alteraciones vikingas en el medio. Concretamente, incorporar las dataciones de las perturbaciones mediante análisis del carbón vegetal presente en el suelo, así como evaluar las posibles consecuencias que estas tienen sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo. Todo ello a nivel de cada estadio ecosistémico con el fin de elucidar su relación ecológica a través del tiempo. Por ejemplo, comprender la dirección en la evolución del estado degradado de *Poa*. Quizás este estado se desplace hacia a las turberas y tengamos que identificar otro potencial estadio de referencia asociado con el encharcamiento donde los briofitos, *Carex* y *Pinguicula* son más abundantes.

Por otro lado, los estudios de ecosistemas degradados con una amplia escala temporal (>100 años) son escasos, especialmente aquellos que miran más allá de la composición de especies vegetales (Bascompte y Jordano, 2014). Por tanto, sería interesante ampliar nuestro estudio más allá de las interacciones planta-planta en nuestra cronosecuencia. Como pudieron observar Soliveres y Palacios en su estudio sobre taludes de carretera en una escala temporal de 20 años (Soliveres y Palacios, 2019), las interacciones suelo-planta eran más relevantes de estudiar a la hora de determinar el funcionamiento de las comunidades. Además, pese a las recomendaciones de la Sociedad Internacional de Restauración Ecológica (SER, 2004), pocos estudios han evaluado la recuperación de los atributos de los ecosistemas a través de otras métricas que no sean la composición de plantas (Kaiser-Bunbury et al. 2017).

De igual manera, el estudio de las interacciones biológicas es fundamental para entender el proceso de ensamble del ecosistema y de los distintos estadios, así como su funcionamiento ante futuras perturbaciones antrópicas o cambios ambientales (Bronstein, 2009). Llegando algunos estudios a relatar la importancia de restaurar las interacciones antes que las especies (Reverter et al., 2019) o que la eliminación de interacciones puede conllevar a una reducción de la funcionalidad y de los servicios más rápida que la causada por la pérdida de especies (Valiente-Banuet et al., 2015). Siendo opuesto en el proceso de recuperación, ya que la regeneración de interacciones llevará más tiempo que la de las especies (Morriën et al. 2017). Por todo esto, la pérdida y ganancia de interacciones es probablemente un mejor indicador de la degradación y recuperación de ecosistemas que una lista de especies con sus abundancias (Moreno-Mateos, 2019).

Es por ello, que en futuras investigaciones buscaremos integrar dos interacciones adicionales: hongo-planta y planta-herbívoro. De manera que así se estudien las interacciones bióticas entre organismo con

historias evolutivas separadas además del tipo de interacción: positiva y negativa. Haciendo un especial hincapié en aquellas positivas: facilitación, la cuales juegan un papel fundamental en el mantenimiento de la biodiversidad vegetal, así como ver la manera en que estas interacciones evolucionan a medida que el ecosistema se va recuperando.

Junto a ello, sería útil cuantificar la intensidad de las interacciones existentes, a través del estudio de procesos biogeoquímicos como: intercambio de nitrógeno o carbono (Neufeld et al. 2007). Lo cual, permitiría conocer las especies o combinaciones de especies altamente funcionales, cuya incorporación en el medio podría favorecer y acelerar el proceso de recuperación (Rodríguez-Uña, 2019).

Conclusiones

Estudiar el impacto de las actividades agrícolas de 11 asentamientos vikingos en el ecosistema groenlandés, el cual sufrió perturbaciones a lo largo de 410 años y posteriormente transcurrió 672-1010 años sin registrarse ningún tipo de alteración antrópica, ha revelado la existencia de cuatro tipos de estadios ecosistémicos.

La caracterización realizada en base a sus comunidades vegetales, identificó dos estados degradados con presencia de carbón vegetal en sus perfiles de suelo, donde dominan biotipos herbáceos y concretamente las especies *Poa glauca* y *Calamagrostis canadensis* respectivamente. Además de un estado de transición, con presencia de carbón, y uno de referencia, los cuales presentaban un dominio progresivo de especies leñosas según avanzaban en la sucesión ecológica. El NMDS y el cluster, nos mostraron una cierta direccionalidad evolutiva del degradado de *Calamagrostis* hacia la transición y por último a la referencia. Sin embargo, el estado degradado de *Poa*, no evidenciaba ninguna relación evolutiva con estos. Por tanto, a pesar de la relación del estadio degradado de *Calamagrostis* con los otros dos estadios, ambos estados degradados reflejan que la evolución de la sucesión ecológica es muy limitada y permanece anclada en los dos estados degradados tras haber transcurrido 500 años desde la última perturbación antrópica.

A pesar del valor de los resultados iniciales de este trabajo, sería recomendable que en un futuro próximo se llevaran a cabo nuevos estudios que complementen la importancia de otras variables que estudien el ensamblaje del ecosistema como: datar e identificar los tipos de perturbaciones antrópicas sucedidas en los distintos estadios y analizar parámetros físico-químicos del suelo. Además de incorporar el estudio de diferentes interacciones bióticas en el ecosistema como planta-hongo y planta-herbívoro.

Concretamente, el conocimiento específico que aporta este trabajo y los que se desarrollen en esta línea en el futuro, servirá para ampliar el conocimiento sobre la recuperación ecosistémica a largo plazo (>100

años) y para diseñar medidas más efectivas en la restauración de ecosistemas que permitan una recuperación más rápida de su complejidad.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la acreditación de excelencia “María de Maeztu” 2018-2022 (MDM-2017-0714) al centro de investigación Basque Country for the Climate Change (BC3). Agradecer al investigador David Moreno Mateos por permitirme formar parte de esta investigación y asistir al muestreo en Groenlandia, así como por el apoyo académico y personal recibido durante la realización de este trabajo. Además, dar las gracias a su doctoranda Asunción Rodríguez Uña por la ayuda recibida durante la ejecución de los análisis estadísticos.

Bibliografía.

- Arneborg, J. 2005. Greenland irrigation systems on a west Nordic background: an overview of the evidence of irrigation systems in Norse Greenland c. 980-1450 AD. *Water Management in Medieval Rural Economy Rurality* 137-145.
- Arneborg, J., Lynnerup, N., Heinemeier, J., Møhl, J., Rud, N., Sveinbjörnsdóttir, Á. E. 2012. Norse Greenland dietary economy ca. AD 980-ca. AD 1450: Introduction. *Journal of the North Atlantic* 1-39.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Tabarelli, M. et al. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92(1):326-340.**
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters* 9(10):1146-1156.
- Barlow, L. K. 2001. The time period AD 1400-1980 in central Greenland ice cores in relation to the North Atlantic sector. *Climatic Change* 48(1):101-119.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2014. *Mutualistic Networks*. Princeton University Press, Princeton, United States of America.
- Buttolph, L. P., Coppock, D. L. 2004. Influence of deferred grazing on vegetation dynamics and livestock productivity in an Andean pastoral system. *Journal of Applied Ecology*, 41(4):664-674.
- Bronstein, J.L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97:1160–70.
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., Jouseau, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443(7114):989.
- Cardinale, B., Duffy, J., Gonzalez, A. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67.
- Cayuela, L. 2011. Análisis multivariante. *Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, Departamental*.

- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., Palmer, T. M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances* 1(5):1400253.
- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., Shen, T. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-159.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J., Chapman, M. G. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray–Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1):55-80.
- Cole, L.E.S., Bhagwat, S.A., Willis, K.J. 2014. Recovery and resilience of tropical forests after disturbance. *Nature Communications* 5:3906.
- Colwell, R. K., Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4):567-576.
- Cortina, J., Amat, B., Castillo, V.M., Fuentes, D., Maestre, F.T., Padilla, F.M., Rojo, L. 2011. The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *Journal of Arid Environments* 75:1377-1384.
- Cox, C. B., Moore, P. D., Ladle, R. 2016. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. John Wiley & Sons.
- Curran, M., Hellweg, S., Beck, J. 2014. Is there any empirical support for biodiversity offset policy? *Ecology Application* 24:617–32.
- Curtis, J.T., McIntosh, R.P. 1951. An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32:476-496.
- Dugmore, A. J., Keller, C., McGovern, T. H., Casely, A. F., Smiarowski, K. 2009. Norse Greenland settlement and limits to adaptation. *Adapting to climate change: Thresholds, values, governance* 96-113.
- ESRI 2009. ArcGIS Explorer. New York: ESRI. [usado 16 julio 2019]. Disponible en: <http://www.esri.com/software/arcgis/explorer/index.html>.
- Faith, D.P., Minchin, P.R., Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69:57–68.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin. et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570-574.**
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:557–581.

- Forup, M.L., Henson, K.S.E., Craze, P.G., Memmott, J. 2008. The restoration of ecological interactions: Plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal Application Ecology* 45:742–752.
- Fristrup B. 1981. Klimatologi. In: Nørrevang J, Lundø J (eds.). *Danmarks Natur* 11: Grønland. *Politikens Forlag, København* 170–179.
- González Bernáldez, Fernando. 1981. *Ecología y paisaje*. Hermann Blume, Barcelona, España.
- Green, D. M., Kauffman, J. B. 1995. Succession and livestock grazing in a northeastern Oregon riparian ecosystem. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives* 48(4):307-313.
- Groombridge, B., Jenkins, M. D., Jenkins, M. 2002. *World atlas of biodiversity: earth's living resources in the 21st century*. Univ of California Press, Berkeley, United States of America.
- Hastings, A. 2016. Timescales and the management of ecological systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(51):14568-14573.
- Henson, K.S.E., Craze, P.G., Memmott, J. 2009. The restoration of parasites, parasitoids, and pathogens to heathland communities. *Ecology* 90:1840–1851.
- Hevly, R.H. 1981. Pollen production, transport and preservation: potentials and limitations in archaeological palynology. *Journal Ethnobiology* 1:39–54
- Hulbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., Guangchun, L., Wilmshurst, J. M. 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 356(6335):270-275.
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Schoennagel, T. et al. 2016. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7):369-378.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Mougai, J., Whittington, A. E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J. M., Blüthgen, N. 2017. Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, 542(7640):223.
- Lamb, H. H. 1977. *Climate Past, Present, and Future*. Methuen, London, United Kingdom
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. 2005. *Cluster Analysis Basics and Extensions*. Unpublished. R package version 1.10.2.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton university press, London, United Kingdom
- McCann, K. 2007. Protecting biostructure. *Nature* 446(7131):29.

- McDonald, T., Gann, G. D., Jonson, J., Dixon, K. W. 2016. International standards for the practice of ecological restoration – including principles and key concepts. *Society for Ecological Restoration*. Washington, D.C
- McGovern, T.H., Bigelow G.F., Amorosi, T., D. Russell. 1988. Northern islands, human error, and environmental degradation. *Human Ecology* 16:225-270.
- Minchin, P. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69:89–107.
- Morriën, E., Hannula, S. E., Snoek, L. B., Helmsing, N. R., Zweepers, H., De Hollander, M., Duyts, H. et al. 2017. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications*, 8:14349.
- UN General Assembly 2019. Resolución A/RES/73/284: Decenio de las Naciones Unidas sobre la Restauración de los Ecosistemas (2021-2030). Disponible en: <https://undocs.org/es/A/RES/73/284> [Accedido 20 de agosto de 2019]
- Moreno-Mateos, D., Power, M. E., Comín, F. A., & Yockteng, R. 2012. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS biology*, 10(1):1001247.
- Mateos, D. M. 2019. Restauración de interacciones. *Ecosistemas* 28(2):1-3.
- Moreno-Mateos, D., Barbier, E.B., Jones, P.C., Jones, H.P., Aronson, J., López-López, Jose A. McCrackin, M.L., et al. 2017. Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt. *Nature Communications*. 8:14163.
- Museo Nacional y Archivos de Groenlandia. 2019. Disponible en: <http://www.natmus.gl/Forsiden/tabid/80/language/en-US/Default.aspx> [Accedido 16 de junio de 2019].
- Neufeld, J. D., Wagner, M., Murrell, J. C. 2007. Who eats what, where and when? Isotope-labelling experiments are coming of age. *The ISME Journal*, 1(2):103.
- Normand, S., Randin, C., Ohlemüller, R., Bay, C., Høye, T. T., Kjær, E. D., Pearman, P. B. et al. 2013. A greener Greenland? Climatic potential and long-term constraints on future expansions of trees and shrubs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1624):20120479.
- Odum, E. P., & Barrett, G. W. 1971. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: Saunders, Philadelphia, United States of America.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., Niemela, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118(2):240-261.

- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., Warner, R. R. et al. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301(5635):955-958.
- Pastor, J., Post, W. M. 1986. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry*, 2(1):3-27.
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M., Memmott, J. 2012. The Robustness and Restoration of a Network of Ecological Networks. *Science* 335(6071): 973-977.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., et al. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530:211–214.
- Reverter, M., Gómez-Catasús, J., Barrero, A., Pérez-Granados, C.D. Bustillo-de-la-Rosa, Traba, J. 2019. Interacciones en el páramo: implicaciones para el mantenimiento de un ave amenazada. *Ecosistemas* 28(2):69-77.
- Rey Benayas, J.M., Newton, A.C., Diaz, A., Bullock, J.M. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325:1121–4.
- Ribeiro da Silva, F., Montoya, D., Furtado, R., Memmott, J., Pizo, M.A., Rodrigues, R.R. 2015. The restoration of tropical seed dispersal networks. *Restoration Ecology* 23:852–860.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin III, F. S., Lambin, E. F., Nykvist, B. et al. 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461(7263): 472.
- Rodewald, A.D., Rohr, R.P., Fortuna, M.A., Bascompte, J. 2015. Does removal of invasives restore ecological networks? An experimental approach. *Biological Invasions* 17(7): 2139-2146.
- Rodríguez-Uña, A., Hidalgo-Castañeda, J., Salcedo, I., Moreno-Mateos, D. 2019. Recuperación de las interacciones entre el haya (*Fagus sylvatica*) y los hongos ectomicorrícicos 140 años después del fin de la actividad minera. *Ecosistemas* 28(2):61-68.
- Rune, F. 2011. *Wild flowers of Greenland*. Narayana Press, Gylling, Denmark.
- SER Society for Ecological Restoration International Science y Policy Working Group. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration available from <http://www.ser.org> accessed in July 2005. Society for Ecological Restoration International, Tucson, Estados Unidos.
- Sarrazin, F., Lecomte, J. 2016. Evolution in the Anthropocene. *Science*, 351(6276): 922-923.
- Schleuning, M., Fründ, J., García, D. 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: An extension of traitbased concepts to plant-animal interactions. *Ecography* 38:380–392.
- Smith, B.D., Zeder, M.A. 2013. The onset of the Anthropocene. *Anthropocene* 4:8-13

- Soil Survey Staff. 1999. *Soil Taxonomy: A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys*. Agricultural Handbook 436, Natural Resources Conservation Service, USDA, Washington DC, United States of America
- Sokal, R., Michener, C. 1958. Un método estadístico para evaluar relaciones sistemáticas. *Boletín de Ciencias de la Universidad de Kansas* 38:1409–1438.
- Soliveres, S., García-Palacios, P. 2019. Sucesión secundaria, interacciones biológicas y funcionamiento de las comunidades asociadas a taludes de carretera: las interacciones planta-suelo importan más que las planta-planta. *Ecosistemas* 28(2):50-60.
- Spake, R., Ezard, T.H.G., Martin, P. a., Newton, A.C. & Doncaster, C.P. 2015. A meta-analysis of functional group responses to forest recovery outside of the tropics. *Conservation Biology* 29: 1695–1703.
- Stephens, L., Fuller, D., Boivin, N., Rick, T., Gauthier, N., Kay, A., Denham, T. et al. 2019. Archaeological assessment reveals Earth's early transformation through land use. *Science*, 365(6456): 897-902.
- Teixeira, H., Salas, F., Neto, J.M., Patrício, J., Pinto, R., Veríssimo, H., García-Charton, J.A. et al. 2008. Ecological indices tracking distinct impacts along disturbance-recovery gradients in a temperate NE Atlantic Estuary—guidance on reference values. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80:130-140.
- Tittensor, D.P., Walpole, M., Hill, S.L.L., Boyce, D.G., Britten, G.L., Burgess, N.D., et al. 2014. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science* 346: 241–244.
- Valente, L., Etienne, R., Dávalos, L. 2017. Recent extinctions disturb path to equilibrium diversity in Caribbean bats. *Nature Ecology & Evolution*. 1:(2) 26.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B. et al. 2015. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., Melillo, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499
- Wake, D. B., Vredenburg, V. T. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11466–11473.
- Walker, E., Hernandez, A.V., Kattan, M.W. 2008. Meta-analysis: its strengths and limitations. *Cleveland Clinic Journal of Medicine* 75: 431–9.
- Walker, L.R., Wardle, D. a., Bardgett, R.D., Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal Ecology* 98: 725–736.

Watson, J.E.M., Shanahan, D.F., Di Marco, M., Allan, J., Laurance, W.F., Sanderson, E.W., Mackey, B. et al. 2016. Catastrophic declines in wilderness areas undermine global environment targets. *Current Biology* 26: 2929 – 2934.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2/3): 213-251.

Øye, I. 2001. Farming and farming systems in Norse societies of the North Atlantic. In *Viking and Norse in the North Atlantic. Select Papers from the Proceedings of the Fourteenth Viking Congress, Tórshavn* 19-30.

Øye, I., Bergstø, J. 2001. Outfields as part of the medieval farm. *Scandinavian archaeological practice in theory. Proceedings from the 6th Nordic TAG. Oslo Archaeological Series, Oslo* 400-411.

