

Antiguos bosques de las Islas Canarias: métodos y técnicas para la reconstrucción de la vegetación

Lea de Nascimento¹, Sandra Nogué², Constantino Criado³, Cesare Ravazzi⁴, Robert J. Whittaker⁵, Kathy J. Willis⁶, José María Fernández-Palacios¹

¹ Grupo de Ecología y Biogeografía Insular, Universidad de La Laguna, España.

² Departamento de Geografía y Medioambiente, Universidad de Southampton, Reino Unido.

³ Departamento de Geografía e Historia, Universidad de La Laguna, España.

⁴ Instituto para la Dinámica de Procesos Ambientales, Consejo Nacional de Investigación, Italia.

⁵ Facultad de Geografía y Medioambiente, Universidad de Oxford, Reino Unido.

⁶ Instituto de Biodiversidad, Universidad de Oxford, Reino Unido.

La Paleoecología: la ecología del pasado

La Paleoecología es el estudio de las relaciones entre los organismos del pasado y los ambientes en los que vivían, mediante el análisis de fósiles y de los sedimentos en los que dichos fósiles se han preservado (Birks y Birks, 1980). Los fósiles son restos de organismos del pasado o indicadores de su actividad que se preservan con el paso del tiempo. Los fósiles de origen vegetal, en particular, se utilizan para reconstruir la vegetación del pasado y para determinar la influencia que los factores geológicos, climáticos, bióticos o antrópicos han tenido sobre las comunidades vegetales a lo largo del tiempo.

Existen numerosos tipos de restos vegetales que pueden encontrarse en secuencias sedimentarias y que sirven para identificar las especies vegetales que habitaban en una determinada zona en el pasado. De acuerdo con su tamaño podemos diferenciar los macrofósiles vegetales, es decir aquellos que pueden ser identificados bajo la lupa (hojas, flores, frutos, semillas, maderas, carbones, etc.) y los microfósiles vegetales (granos de polen, esporas de helechos y briófitos, fitolitos, diatomeas, etc.), cuyo tamaño es tan pequeño que necesitan ser observados al microscopio. Otros fósiles de origen vegetal se pueden utilizar como indicadores de incendios ocurridos en el pasado (carbones, esporas de hongos asociadas a materiales quemados), o indicadores que proliferan como resultado de las actividades humanas, por ejemplo con la eutrofización de lagos (algas), la presencia de herbívoros domésticos (esporas fúngicas), o el incremento de incendios (carbones), además de indicadores de cambios en las propiedades físico-químicas de los lagos como resultado de cambios climáticos (diatomeas, algas) (Smol *et al.*, 2001).

Junto con los indicadores fósiles se suelen utilizar otros indicadores paleoambientales que implican el estudio de las propiedades físicas y químicas de los sedimentos. Los análisis geoquímicos indican procesos de erosión, alternancia de periodos húmedos y secos, o variaciones en los niveles de ciertos elementos químicos que a su vez pueden relacionarse con la contaminación antrópica. Las medidas de la susceptibilidad magnética detectan variabilidad en los procesos erosivos, y pueden asociarse a modificaciones de la cobertura vegetal o a determinados fenómenos climáticos. Otra propiedad de los sedimentos es la proporción de isótopos estables, que puede usarse como indicador de la temperatura del pasado, la aridez, y la concentración de CO₂ atmosférico (Anderson *et al.*, 2007).

Por último, es esencial proveer de un marco temporal a las secuencias que contienen los fósiles para poder interpretar los procesos ambientales de forma ordenada en el tiempo. Para ello se aplican diferentes métodos de datación (datación radiométrica, paleomagnetismo, termoluminiscencia, o bioestratigrafía), dependiendo del material y del periodo de edad aproximado que se pretenda datar. La técnica más utilizada para el Holoceno (los últimos 11500 años de historia de La Tierra) es la datación por radiocarbono, basada en la tasa de descomposición radiactiva del carbono-14 (^{14}C) que se encuentra en todos los organismos vivos (Roberts, 1998), y que se puede aplicar sobre materiales diversos (madera, carbones, semillas, huesos, dientes, conchas, fibras vegetales, etc.)

El análisis de polen fósil

Entre los microfósiles vegetales, polen y esporas, generalmente referidos como polen fósil, son los indicadores más utilizados en la reconstrucción de la vegetación y en la interpretación de las respuestas de las comunidades vegetales frente a los cambios ambientales del pasado. Estos microfósiles, son células reproductivas derivadas de plantas con semillas (granos de polen), helechos y briófitos (esporas), que necesitan ser dispersadas y por tanto presentan similitudes en su tamaño, morfología y resistencia a la descomposición (Moore *et al.*, 1991). Estas características son las responsables de las ventajas que presenta el análisis de polen fósil en la reconstrucción de la vegetación frente a otros fósiles vegetales. En general, debido a sus necesidades de dispersión, el polen es producido en abundancia, se dispersa de forma homogénea y puede alcanzar grandes distancias, es resistente a la descomposición y presenta una morfología diferenciable; por lo que podemos obtener e identificar grandes cantidades de polen fósil en variedad de sedimentos, dando lugar a recuentos significativos de polen que pueden a su vez ser analizados mediante análisis estadístico, lo que permite la comparación entre secuencias en el tiempo y el espacio. La técnica utilizada para el estudio de estos microfósiles se conoce como análisis de polen (“pollen analysis”) y se basa en una serie de principios propuestos por Birks y Birks (1980) que resumimos a continuación:

- 1) El polen es producido en abundancia por las plantas y se conserva en condiciones anaeróbicas.
- 2) El polen se mezcla en la atmósfera resultando en una lluvia de polen uniforme, donde la proporción de cada tipo de polen depende de la abundancia de las especies que lo originan, de manera que la lluvia de polen es una función de la composición específica de la comunidad vegetal.
- 3) El polen puede ser identificado a varios niveles taxonómicos.
- 4) El espectro polínico obtenido de una serie de muestras tomadas en diferentes niveles de profundidad, de varias secuencias sedimentarias de edad conocida, ofrece un registro de los cambios de la vegetación en el espacio y el tiempo.

Sin embargo, el análisis de polen fósil presenta algunas limitaciones, en relación a su identificación, representación y dispersión, y conservación. La resolución taxonómica no es siempre igual de precisa puesto que el polen puede presentar formas similares en distintos grupos taxonómicos, por lo que muchas veces las identificaciones solo alcanzan el nivel de género o familia. Las distintas especies varían además en la cantidad y capacidad de dispersión del polen que producen, por lo que algunas especies pueden estar sobre o infra-representadas en la lluvia de polen. Los distintos tipos de polen presentan además grados de resistencia variables por lo que se producen procesos de degradación diferencial que causan problemas de representación en las muestras muy antiguas. Para superar estas limitaciones se recomienda analizar múltiples secuencias a lo largo de un territorio, llevar a

cabo experimentos para estudiar los procesos de producción, dispersión y conservación de la lluvia de polen actual en la zona de estudio, y aplicar enfoques multidisciplinarios que combinen los resultados del análisis de polen con evidencias obtenidas a partir de otros indicadores paleoecológicos (Bennett y Willis, 2001).

Para la preservación del polen fósil es indispensable que se den condiciones de anaerobiosis que eviten los procesos de oxidación de la pared celular del polen. Los ambientes ideales para su preservación son cuencas sedimentarias cubiertas por agua, como lagos, marismas, ríos o cuencas oceánicas, aunque también se preservan bien en capas de hielo o en depósitos de turberas. En todos estos depósitos tienen lugar los dos procesos necesarios para la acumulación y preservación del polen. Por un lado, la sedimentación, que incorpora el polen de forma gradual y ordenada en el tiempo junto con los sedimentos, el hielo o el crecimiento de las turberas en cada caso, y por otro existe una baja concentración de oxígeno por la presencia de agua. Las capas de sedimentos, hielo o turba pueden ser recolectadas mediante la perforación de estos materiales y la extracción de columnas o secuencias sedimentarias. En estas secuencias los materiales están ordenados cronológicamente siendo los más profundos más antiguos y los más superficiales más recientes.

Una vez extraídas las secuencias sedimentarias son analizadas en el laboratorio. Se toman pequeñas sub-muestras en distintos niveles de profundidad a lo largo de la secuencia, que van a representar distintas edades. Cada sub-muestra se procesa mediante una serie de tratamientos químicos que van a permitir la eliminación de materiales sedimentarios (carbonatos, arenas, limos, arcillas, restos de materia orgánica, etc.) y de esta manera concentrar los microfósiles vegetales presentes en la muestra (polen, esporas y carbones) (Bennett y Willis, 2001). Durante el procesado de la muestra se realiza un tamizado en el que se separan los macrofósiles (la fracción de partículas mayor a 150 micras) que puedan hallarse en los sedimentos. En la fracción inferior a 150 micras nos quedarían los microfósiles concentrados, que se preparan mediante tinción y montaje para su observación al microscopio. En cada sub-muestra se identifican un total de 300 granos de polen, excluyendo de esta cantidad el polen y esporas perteneciente a especies higrófilas que suele estar sobre-representado en la muestra, sobre todo en entornos encharcados. En esas mismas sub-muestras o niveles se cuentan los fragmentos de micro-carbón (menores de 150 micras), que son indicadores de la ocurrencia de incendios a escala regional. Mientras que en la fracción de macrofósiles se contarán los fragmentos de macro-carbón (mayores a 150 micras) que se utilizan como indicadores de incendios locales, puesto que los fragmentos de mayor tamaño no pueden dispersarse a largas distancias y se producen por la quema *in situ* de material vegetal (Whitlock y Larsen, 2001).

Los datos del recuento de polen se suelen presentar en diagramas de porcentaje de polen, en los que se representan los porcentajes de distintos tipos polínicos o taxones (identificados a nivel de familia, género o especie) en los distintos niveles de profundidad. Junto al eje de profundidad se representan las edades obtenidas mediante interpolación a partir de las dataciones de carbono-14, de forma que podemos apreciar como varía la abundancia de cada uno de los taxones en el tiempo. En el diagrama se pueden añadir datos de otros indicadores como la concentración de carbones, el porcentaje de esporas fúngicas, algas, diatomeas, y fitolitos, la abundancia de macrofósiles como semillas, carbones e invertebrados, y la concentración de elementos químicos e isótopos, que se hayan analizado en las mismas muestras.

La aplicación del análisis de polen en islas

Desde el inicio de la aplicación del análisis de polen fósil para la reconstrucción de la vegetación en el pasado, las zonas más exploradas han sido aquellas donde abundan los depósitos adecuados para la acumulación y preservación de polen, principalmente regiones frías y templadas del hemisferio norte, sobre todo en Europa y Norteamérica. Posteriormente los estudios se expandieron a las regiones tropicales donde abundan también los depósitos con agua. Sin embargo, el estudio de la historia de la vegetación mediante el análisis de polen se ha aplicado de manera más irregular en las islas y muchas islas y archipiélagos del mundo se han empezado a explorar tan solo en las décadas más recientes.

El análisis de polen fósil en ambientes insulares permite la reconstrucción de las comunidades vegetales en el tiempo, pero además se ha utilizado para interpretar el efecto del cambio climático tras el fin de la última glaciación. Eventos como la mejora climática o aumento de la temperatura, los cambios en el régimen de precipitaciones y las oscilaciones en el nivel del mar han forzado el desplazamiento de las comunidades vegetales y su sustitución por otras, lo cual puede detectarse por los cambios en la composición taxonómica del registro de polen fósil, sobre todo en islas de latitudes altas como Baffin (Miller *et al.* 2005) y Nueva Zelanda (McGlone y Bathgate, 1989), o en islas tropicales como Hawái (Burney *et al.*, 1995), Tonga (Fall, 2005) y Galápagos (Restrepo *et al.*, 2012). Asimismo, en algunas secuencias sedimentarias se pueden detectar los efectos de determinados eventos geológicos sobre la vegetación, como en el caso de las erupciones volcánicas en Nueva Zelanda (Wilmshurst y McGlone, 1996), Creta (Bottema y Sarpaki, 2003) y Azores (Connor *et al.*, 2012). Aunque, sin duda, una de las aplicaciones más importantes de esta técnica en islas es la detección del impacto humano sobre la vegetación y de los distintos mecanismos y actividades que causaron dicho impacto (aclareo de la vegetación, cambio en el régimen de incendios, desarrollo de la agricultura o introducción de especies exóticas entre otros). Existen numerosos ejemplos que incluyen tanto el impacto causado por los primeros pobladores, en Hawái (Burney *et al.*, 2001), Isla de Pascua (Mann *et al.*, 2008), Nueva Zelanda (McGlone y Wilmshurst, 1999), o tras el posterior contacto europeo, en La Española (Higuera-Gundy *et al.*, 1999), Galápagos (Restrepo *et al.*, 2012), Mauricio (de Boer *et al.*, 2013), etc.

Los resultados que se obtienen de este tipo de estudios paleoecológicos también son aplicables en la gestión y conservación del medioambiente. La mayoría de los procesos ecológicos y evolutivos ocurren a escalas temporales que normalmente superan los registros o estudios ecológicos a corto plazo (aquellos que abarcan solo unas décadas), mientras que los estudios paleoecológicos aportan una perspectiva temporal de estos procesos en el largo plazo (de cientos a miles de años), de forma que la información paleoecológica se puede utilizar para resolver cuestiones específicas de gestión y conservación (Froyd y Willis, 2008). Algunas de las aplicaciones de los datos paleoecológicos en conservación incluyen: el establecimiento de condiciones de referencia para la restauración ecológica, la detección de zonas poco transformadas que deben ser conservadas, la determinación de los regímenes de perturbación natural, umbrales y resiliencia de los ecosistemas, o la detección de factores de perturbación en el pasado como cambios climáticos, invasiones biológicas, incendios naturales o actividades antrópicas, estableciendo las respuestas de los ecosistemas y los posibles impactos en el futuro. En algunos casos esta aplicación de la Paleoecología en la conservación ya es una realidad, como por ejemplo en la isla de Kauai en el archipiélago de Hawái, donde varios proyectos de restauración ecológica se están llevando a cabo, tomando como base la información aportada por los estudios paleoecológicos de la isla (Burney y Burney, 2007). Estos proyectos

incluyen varios objetivos de restauración de hábitats mediante la reintroducción de especies que fueron más abundantes en el pasado, el enriquecimiento de especies en los fragmentos de bosque natural y la exclusión y el control de las especies invasoras.

Los primeros análisis de polen fósil en Canarias

En Canarias la aparente ausencia de depósitos adecuados para la obtención de fósiles bien conservados ha sido el principal impedimento para la aplicación del análisis de polen. Sin embargo, existen algunos sitios en los que por las descripciones históricas o la toponimia se tienen evidencias de la presencia de lagunas en el pasado. El grupo de Ecología y Biogeografía Insular de la Universidad de La Laguna en colaboración con investigadores de la Universidad de Oxford inició la exploración de estos sitios potenciales, realizando las primeras extracciones de sedimentos en la zona donde se emplazaba la antigua laguna de la ciudad de La Laguna en Tenerife, y obteniendo los primeros resultados en esta línea de investigación en las islas. En la actualidad se han publicado los resultados del análisis de polen realizado en tres lagunas de las Islas Canarias: La Laguna en Tenerife (de Nascimento *et al.*, 2009), Laguna Grande en La Gomera, (Nogué *et al.*, 2013) y Laguna de Valleseco en Gran Canaria (de Nascimento *et al.*, 2015a) y se ha realizado también una caracterización de la lluvia de polen actual en los principales tipos de vegetación de Canarias (de Nascimento *et al.*, 2015b). El grupo ha establecido además una línea de investigación de Paleoeología y continúa con la exploración de nuevos sitios en Canarias, Cabo Verde y Madeira.

Los primeros resultados de esta línea de investigación han permitido ofrecer una primera imagen de cómo eran los antiguos bosques de Canarias en el Holoceno. El registro fósil nos muestra una vegetación cambiante, sobre todo bajo la influencia de cambios climáticos y del impacto humano. La vegetación natural de los tres sitios estudiados, es decir, la que encontramos antes de ser modificada por la acción humana, estaba claramente dominada por bosques. Sin embargo la composición de estos antiguos bosques difiere de la que esperábamos encontrar teniendo en cuenta que las zonas de estudio están ubicadas en el rango de distribución altitudinal del monteverde actual.

En Laguna Grande y La Laguna los bosques tenían una composición similar a la del monteverde que conocemos hoy en día, sin embargo, otras especies arbóreas dominaban la vegetación del entorno de estas lagunas en el pasado. En Laguna Grande, arboledas higrófilas formadas por sauces y palmeras tuvieron gran importancia en la zona desde hace unos 9000 años hasta hace 5000 años (Nogué *et al.*, 2013), cuando un cambio en el régimen hídrico hace que el bosque actual dominado por fayas y brezos desplace a dichas especies y se instale definitivamente en la zona. Este cambio coincide con un patrón de cambio climático que se detecta en el registro fósil de gran parte del norte de África, conocido como el final del periodo húmedo africano, en el que se demuestra una tendencia a la aridez que culmina en la expansión del desierto del Sahara. En La Laguna desde hace unos 4700 años, aparecen bien representadas dos especies arbóreas de la familia de las fagáceas (especies de los géneros *Quercus* y *Carpinus*) que no se consideraban nativas de las Islas Canarias. Junto al polen de estas especies aparece bien representado el de otras especies del monteverde, mientras que la señal de polen del pinar y del bosque termófilo sugiere que estas comunidades estaban en la zona pero no próximas a la laguna (de Nascimento *et al.*, 2009). Hace unos 2000 años la composición del bosque cambió, *Quercus* y *Carpinus* van desapareciendo progresivamente y el monteverde se expande en la zona hasta hace unos 500 años, coincidiendo con la llegada de los castellanos. Este cambio en la composición del bosque de La Laguna viene acompañado de

evidencias de la presencia de los aborígenes en la zona, puesto que ocurre cuando la isla ya había sido colonizada, coincide con un incremento en la concentración de carbones que indica fuegos más frecuentes y con un aumento de especies herbáceas y arbustivas que demuestra una ligera apertura de la bóveda posiblemente causada por el aclareo del bosque.

En Laguna de Valleseco el bosque que crecía en la zona hace unos 4500 años era más bien de tipo abierto y estaba dominado por palmeras y sabinas. Estas comunidades termófilas permanecieron en la zona hasta hace 2300 años cuando las especies arbóreas disminuyen en abundancia y son reemplazadas por matorrales y herbazales, coincidiendo también con un incremento en la frecuencia de incendios, lo que se puede atribuir a la actividad volcánica contemporánea o más probablemente al impacto de las poblaciones aborígenes en Gran Canaria. Poco después, hace unos 1800 años, se detecta en la zona un incremento en el polen de gramíneas del tipo cereal, lo que parece ser una señal del desarrollo de la actividad agrícola en la zona. Hacia el final de la secuencia hace unos 1600 años los cereales desaparecen de la zona, aunque las comunidades de termófilo no parecen recuperarse y la vegetación dominante sigue siendo de tipo arbustivo, lo que nos hace pensar que esta zona fue la que sufrió un mayor impacto de las tres estudiadas (de Nascimento *et al.*, 2015a).

Los primeros registros de polen fósil en las islas, nos aportan evidencias de cómo eran los bosques antes de la llegada de los primeros pobladores a Canarias, demostrando que es posible describir cómo eran las comunidades vegetales naturales y utilizarlas como situaciones de referencia en la restauración ecológica de los ecosistemas degradados. Hemos podido detectar además las respuestas de determinadas especies frente a cambios climáticos abruptos ocurridos en el pasado, de modo que podremos predecir cuál será la reacción de nuestros ecosistemas ante escenarios similares de cambio climático en el futuro. Por último, hemos revelado el impacto significativo que se produce en la vegetación tras la llegada de los aborígenes a las islas, cómo en algunas zonas el impacto es menor o más tardío que en otras, y cómo los humanos han modificado el régimen de incendios naturales de las islas, lo que nos permite comparar regímenes naturales y antrópicos de perturbación y nos ayuda a gestionar los ecosistemas de modo que se respete su dinámica natural. En definitiva, estos primeros estudios han mostrado un gran potencial en sus posibilidades de aplicación en la gestión y conservación de la biodiversidad canaria y seguirán contribuyendo a medida que nuevos datos y registros fósiles salgan a la luz.

Agradecimientos

Los resultados de los trabajos que se presentan en esta ponencia han sido financiados por The Royal Society of London, el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (proyecto 003/2008), la Agencia Canaria de Investigación, Innovación y Sociedad de la Información (proyecto SolSubC200801000053), el Ministerio de Ciencia e Innovación (proyecto GCL 2009-10939), y el Ministerio de Economía y Competitividad (proyecto CGL 2012-39369). Los muestreos en Espacios Naturales Protegidos fueron posibles gracias a las autorizaciones del Parque Nacional del Garajonay, el Ayuntamiento de Valleseco, el Área de Medio Ambiente del Cabildo de Tenerife y la Consejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias.

Referencias

- Anderson, D.E., Goudie, A.S., Parker, A.G. (2007) *Global environments through the Quaternary: exploring environmental change*. Oxford University Press, Oxford.
- Bennett, K.D., Willis, K.J. (2001) Pollen. *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators* (J.P. Smol, H.J.B. Birks, W.M. Last, eds.), pp. 5–32. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Birks, H.J.B., Birks, H.H. (1980) *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold, London.
- Bottema, S., Sarpaki, A. (2003) Environmental change in Crete: a 9000-year record of Holocene vegetation history and the effect of the Santorini eruption. *The Holocene* 13, 733–749.
- Burney, D.A., DeCandido, R.V., Burney, L.P., Kostel-Hughes, F.N., Stafford, T.W., James, H.F. (1995) A Holocene record of climate change, fire ecology and human activity from montane Flat Top Bog, Maui. *Journal of Paleolimnology* 13, 209–217.
- Burney, D.A., James, H.F., Burney, L.P., Olson, S.L., Kikuchi, W., Wagner, W.L., Burney, M., McCloskey, D., Kikuchi, D., Grady, F.V., Gage, R., Nishek, R. (2001) Fossil evidence for a diverse biota from Kaua'i and its transformation since human arrival. *Ecological Monographs* 71, 615–641.
- Burney, D.A. and Burney, L.P. (2007) Paleoeecology and “inter-situ” restoration on Kaua'i, Hawai'i. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 483–490.
- Connor, S.E., van Leeuwen, J.F.N., Rittenour, T.M., van der Knaap, W.O., Ammann, B., Björck, S.B. (2012) The ecological impact of oceanic island colonization – a palaeoecological perspective from the Azores. *Journal of Biogeography* 39, 1007–1023.
- de Boer, E.J., Slaikovska, M., Hooghiemstra, H., Rijdsdijk, K.F., Vélez, M.I., Prins, M., Baider, C., Florens, F.B.V. (2013) Multi-proxy reconstruction of environmental dynamics and colonization impacts in the Mauritian uplands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 383–384, 42–51.
- de Nascimento, L., Willis, K.J., Fernández-Palacios, J.M., Criado, C., Whittaker, R.J. (2009) The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography* 36, 499–514.
- de Nascimento, L., Nogué, S., Criado, C., Ravazzi, C., Whittaker, R.J., Willis, K.J., Fernández-Palacios, J.M. (2015a) Reconstruction of the vegetation history of Gran Canaria before and after human colonization. *The Holocene* DOI: 10.1177/0959683615596836.
- de Nascimento, L., Nogué, S., Fernández-Lugo, S., Méndez, J., Otto, R., Whittaker, R.J., Willis, K.J., Fernández-Palacios, J.M. (2015b) Modern pollen rain in Canary Island ecosystems and its implications for the interpretation of fossil records. *Review of Palaeobotany and Palynology* 214, 27–39.
- Fall, P. (2005) Vegetation change in the coastal-lowland rainforest at Avai'o'vuna Swamp, Vava'u, Kingdom of Tonga. *Quaternary Research* 64, 451–459.
- Froyd, C.A. y Willis, K.J. (2008) Emerging issues in biodiversity and conservation management: The need for a palaeoecological perspective. *Quaternary Science Reviews* 27, 1723–1732.
- Higuera-Gundy, A., Brenner, M., Hodell, A., Curtis, J.H., Leyden, B.W., Bindford, M.W. (1999) A 10,300 ¹⁴C yr record of climate and vegetation change from Haiti. *Quaternary Research* 52, 159–170.
- Mann, D., Edwards, J., Chase, J., Beck, J., Reanier, R., Mass, M., Finney, B., Loret, J. (2008) Drought, vegetation change, and human history on Rapa Nui (Isla de Pascua, Easter Island). *Quaternary Research* 69, 16–28.
- McGlone, M.S., Bathgate, J.L. (1989) Vegetation and climate history of the Longwood Range, South Island, New Zealand, 12 000 B.P. to the present. *New Zealand Journal of Botany* 21, 293–315.

- McGlone, M.S., Wilmshurst, J.M. (1999) Dating initial Maori environmental impact in New Zealand. *Quaternary International* 59, 5–16.
- Miller, G.H., Wolfe, A.P., Briner, J.P., Sauer, P.E., Nesje, A. (2005) Holocene glaciation and climate evolution of Baffin Island, Arctic Canada. *Quaternary Science Reviews* 24, 1703–1721.
- Moore, P.D., Webb, J.A., Collinson, M.E. (1991) *Pollen analysis* 2nd Ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Nogué, S., de Nascimento, L., Fernández-Palacios, J.M., Whittaker, R.J., Willis, K.J. (2013) The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. *Journal of Ecology* 101, 368–377.
- Restrepo, A., Colinvaux, P., Bush, M.B., Correa-Metrio, A., Conroy, J., Gardener, M.R., Jaramillo, P., Steinitz-Kannan, M., Overpeck, J. (2012) Impacts of climate variability and human colonization on the vegetation of the Galápagos Islands. *Ecology* 93, 1853–1866.
- Roberts, N. (1998) *The Holocene. An environmental history*, 2nd Ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.M. (2001) *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Whitlock, C., Larsen, C. (2001) Charcoal as a fire proxy. *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: Terrestrial, algal, and siliceous indicators* (Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.M., eds.), pp. 75–97. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Wilmshurst, J.M., McGlone, M.S. (1996) Forest disturbance in the central North Island, New Zealand following the 1850 BP Taupo eruption. *The Holocene* 6, 399–411.