



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

TÍTULO: LOS BOSQUES DE MANGLAR DURANTE EL HOLOCENO EN LA COSTA DEL
GOLFO DE MÉXICO Y EL CARIBE MEXICANO

TESIS
PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS DE LA TIERRA

PRESENTA
MARÍA CECILIA CORDERO OVIEDO

TUTOR
ALEXANDER CORREA METRIO
CENTRO DE GEOCIENCIAS, UNAM, JURIQUILLA, QUERÉTARO

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
ESPERANZA MUÑOZ SALINAS
ESTACIÓN REGIONAL DEL NOROESTE, INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
GABRIELA VÁZQUEZ HURTADO
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, XALAPA, VERACRUZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, ABRIL, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CÓDIGO DE ÉTICA

“Declaro conocer el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, plasmado en la Legislación Universitaria. Con base en las definiciones de integridad y honestidad ahí especificadas, aseguro mediante mi firma al calce que el presente trabajo es original y enteramente de mi autoría. Todas las citas de, o referencias a, las obras de otros autores aparecen debida y adecuadamente señaladas, así como acreditadas mediante los recursos editoriales convencionales”.

María Cecilia Cordero Oviedo

AGRADECIMIENTOS

Primero que todo quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado en Ciencias de la Tierra por permitirme cursar mi maestría y doctorado. A todas las personas que me han ayudado en esta institución para que poder hacer posible una meta tan importante en mi vida. Por supuesto, gracias a CONACYT por la beca proporcionada con la cual todo este proyecto fue posible.

La materialización de esta tesis fue gracias al apoyo financiero de las siguientes entidades y proyectos: especiales agradecimientos al INECOL (Xalapa, Veracruz) por todo el apoyo logístico y el uso de las instalaciones de Centro de Investigaciones costeras "La Mancha" (CICOLMA) durante el trabajo de campo en la laguna La Mancha. Al proyecto PAPIIT IN208819: "Los ecosistemas de manglar a través del Holoceno: estudios de caso del Golfo de México, el Caribe y el Pacífico mexicanos". Así como al proyecto CONACYT 256406 "Los últimos 2,000 años en el centro de México: puntos de inflexión en las respuestas de la vegetación".

Especial agradecimiento a mi tutor de maestría y doctorado: el Dr. Alexander Correa-Metrio, por todos los aprendizajes proporcionados, las muchas pláticas dentro y fuera del ámbito universitario, por transmitirme el gusto por hacer las cosas bien y con humildad, - "no para que nos vean sino porque somos buenos"-, por el apoyo desde el inicio de mi vida en México y por su amistad. Alex, gracias por ser mi tutor y mi amigo, sin duda has sido una persona importante para mí.

A las doctoras que han sido parte de mi comité desde la maestría, la Dra. Esperanza Muñoz, por ser siempre tan amable, atenta, por ayudarme en momentos importantes, por impulsarme a aprender otras técnicas y pensar en mí como profesional, muchas gracias doctora. A la Dra. Gabriela Vázquez Hurtado muchas gracias por leer y corregir detalladamente mis documentos sin falta todos los semestres, por sus aportes, comentarios, preguntas y consejos realizados a lo largo de todo este proceso. Un agradecimiento especial por ayudarnos en el trabajo de campo en la laguna La Mancha y compartir todo su conocimiento de la zona de estudio.

A los miembros del comité de examen de tesis por su disponibilidad, tiempo y atención al trabajo de investigación: Dra. Gabriela Vázquez Hurtado, Dra. Ligia Estela Urrego, Dr. Lorenzo Vázquez Selem, Dr. Jorge López Portillo.

Un especial agradecimiento a la Dra. Ligia Estela Urrego por las múltiples colaboraciones en artículos, presentaciones, exámenes y en general por compartirme sus conocimientos en el tema. Todos los aportes han sido muy valiosos y forman parte importante de mi formación profesional.

Al Dr. Francisco Romero y Astrid Vázquez del Laboratorio de Geoquímica Ambiental del Instituto de Geología, Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía por toda la ayuda proporcionada, el préstamo del laboratorio para el procesamiento de muestras, préstamo de equipo para análisis de geoquímica y por la amabilidad y profesionalismo mostrado.

A mis compañeros de laboratorio, estudiantes de Alex. A Day gracias por ser mi amiga y compañera de trabajo y por contestar mis preguntas y dudas de estadística. A Melbi gracias por la amistad, por responderme las dudas de estadística también y por chismear juntos. A

Meli gracias por dejarme ayudarte en tus cosas, confiar en mí y por ser tan linda siempre conmigo. A Emanuel y Ale gracias por hacerme el tiempo en el lab más ameno. A Alexis, Carlos y Gustavo muchas gracias por ser tan buenos compañeros, atentos y amables. A todos en general gracias por todos los momentos dentro y fuera del ámbito universitario, me reí mucho y la pase muy bien gracias a ustedes. Un especial agradecimiento a Juan Felipe Gaviria por ser el primer estudiante de Alex que me abrió las puertas de su casa y que me ayudó tanto a ubicarme en la ciudad y en la inmensa universidad. Gracias por ayudarme en el laboratorio desde el inicio, por ser mi compañero de conteo de polen y por ser mi amigo paisa. Mil gracias, Juan!

A Minerva le agradezco su amistad sincera y los muchos momentos dentro y fuera del ámbito universitario compartido. Gracias por ayudarme con los análisis de partículas de carbón y en general por ayudarme con varios temas que desconocía cuando inicié en la maestría. A Yosa gracias por la amistad, la agradable compañía y por compartir el trabajo y hacerlo lo más agradable posible.

A mis amigos de Costa Rica que han estado pendientes de cómo voy avanzando con mi trabajo de investigación. Irene, Pao, Eli, Ben, Eve, Monse, Ana, Marce y Hen. Muchas gracias por preguntar, motivar y felicitarme cada vez que hablamos. A Guaria, gracias por las conversaciones motivacionales, los consejos y por la amistad. Gracias por presentarme a Alex y así poder iniciar todo este camino, abrazos.

A mi familia, a mis papás, mis hermanas, sobrinos. A mis papás gracias por inculcarme que la mejor herencia es la educación y por ayudarme siempre de muchas formas. A mis hermanas gracias por ser una fuente de inspiración, por ser mujeres valientes e inteligentes, han sido el mejor ejemplo para una hermana menor. A mis sobrinos porque verlos a ellos me motiva a ser yo un buen ejemplo. A todos los amo mucho y extraño.

Un especial y último agradecimiento para Dani por ser la persona que ha vivido conmigo todo este proceso de posgrado y me ha ayudado a levantarme cuando he tenido problemas de diferente tipo. Porque ha sido mi apoyo, mi compañía, mi amigo, mi esposo y ahora el papá de mi hija. No hay palabras para expresarle mi agradecimiento infinito. A mi hija Adela, que con su poco tiempo de vida, ha cambiado mi vida y me ha acompañado en esta última etapa, nunca me sentí sola y ahora me siento más motivada por ella. A Padmé le agradezco el amor incondicional, el enseñarme el sentido de la responsabilidad y por ayudarme a distraerme en momentos de estrés o desánimo.

DEDICATORIA

*A mi pequeña familia: Dani, Adela y Padmé
“Son el motor que me motiva a ser mejor cada día, los amo”*

*A la memoria de las víctimas del COVID-19
El 2020 será recordado en nuestros corazones para siempre*

Contenido

Resumen	3
Abstract	4
ACRÓNIMOS	6
Capítulo 1: Introducción	7
1.1 Presentación.....	7
1.2 Revisión de literatura: Los bosques de manglar como indicadores ambientales en las planicies y zonas costeras de México durante el Holoceno.....	9
1.2.1 Introducción	9
1.2.2 Manglares en las costas del Golfo de México y el Caribe	13
1.2.3 Registros paleoambientales de las costas del Golfo de México y el Caribe.....	17
1.2.4 Implicaciones de los fenómenos regionales y locales sobre los bosques de manglar ubicados sobre el Golfo de México y el Caribe	21
1.2.5 Conclusiones	25
1.3 Objetivos	26
1.4 Preguntas de la investigación	27
1.5 Hipótesis.....	27
Capítulo 2: Materiales y métodos	29
2.1 Áreas de estudio	29
2.1.1 Geología y geomorfología.....	29
2.1.2 Vegetación.....	34
2.1.3 Características Regionales del Golfo de México y el Caribe mexicano.....	38
2.1.4 Actividad Humana.....	40
2.2 Trabajo de Campo	42
2.3 Trabajo de Laboratorio.....	44
2.4 Análisis de Datos.....	51
Capítulo 3: Establecimiento de bosques de manglar durante el Holoceno en la costa oeste del Golfo de México	54
3.1 Introducción	55
3.2 Área de estudio.....	57
3.3 Métodos.....	61
3.3.1 Trabajo de campo y análisis de laboratorio.....	61
3.3.2 Análisis estadístico	62
3.4 Resultados	64
3.4.1 Estratigrafía y Cronología del registro sedimentario.....	64
3.4.2 Espectro de polen, C y N en muestras modernas	66
3.4.3 Registro fósil	67
3.4.4 Análisis estadístico	69
3.5 Discusión.....	71
3.5.1 Sedimentos modernos de la laguna costera La Mancha.....	71
3.5.2 Historia de la vegetación de la laguna costera La Mancha	74
3.6 Conclusión.....	77
Capítulo 4: Vegetación y cambios ambientales de un escenario de ocupación humana en una laguna kárstica durante los últimos 6.000 años (sur de la Península de Yucatán)	79
Resumen.....	79
1. Introducción	80
2. Área de estudio.....	82

2.1 Geología y karst	84
2.2 Ocupación humana.....	86
3. Métodos.....	87
3.1 Trabajo de campo y laboratorio	87
3.2 Análisis estadístico.....	88
4. Resultados	89
4.1 Descripción y cronología de sedimentos.....	89
Nota: la fecha UBA-34350 no se incluyó en la construcción del modelo de edad.	91
4.2 Polen fósil y análisis de carbón vegetal.....	91
4.3 Muestras de polen moderno	94
4.4 Geoquímica	94
4.5 Análisis numérico.....	96
5. Discusión.....	99
5.1 Indicadores geoquímicos y polen.....	99
5.2 La historia ambiental de la laguna La Encantada.....	105
6. Conclusión.....	112
Capítulo 5: Desarrollo de los bosques de manglar durante el Holoceno medio-tardío: caso comparativo de manglares en el Golfo de México y el Caribe mexicano	114
5.1 Introducción.....	114
5.2 Antecedentes y características generales de los sitios	118
5.3 Desarrollo de los bosques de manglar durante el Holoceno.....	122
5.4 Conclusión.....	136
Conclusiones generales y perspectivas	138
Referencias	140

Resumen

La investigación realizada en esta tesis contribuye al estudio de los bosques de manglar desde una óptica histórica, la cual requiere del entendimiento actual de estos ecosistemas en las planicies costeras de Veracruz y Quintana Roo. Las dos lagunas costeras seleccionadas para este estudio se rodean de bosques de manglar con diferente composición de especies. Con el fin de estudiar la historia de formación de estos bosques se analizaron núcleos de sedimento de ambos sitios de estudio con la metodología adecuada para su extracción. Posteriormente, cada núcleo de sedimento fue muestreado en el laboratorio para realizar los análisis de polen, geoquímica, luminiscencia ópticamente estimulada, isótopos y partículas de carbón. Los resultados a través del polen y la datación nos permitieron reconstruir la vegetación de los últimos 8,000 años en la laguna La Mancha (Veracruz), y de los últimos 6,000 años en la laguna La Encantada (Quintana Roo). Por otra parte, los indicadores no biológicos analizados permitieron interpretar las condiciones ambientales y los procesos sedimentarios que han hecho posible el establecimiento de los bosques de manglar a través del tiempo. Estas condiciones y procesos que hacen posible el establecimiento de los bosques de manglar y su relación con la vegetación se analizan en cada cuerpo lagunar, y posteriormente se comparan para determinar las condiciones que requieren las especies de manglar para su desarrollo.

Sin embargo, los cambios pueden ser ocasionados por fenómenos locales o regionales. En términos generales, uno de los factores regionales que afectan al Golfo de México y al Caribe mexicano – y por tanto los bosques de manglar seleccionados en el presente estudio – es el cambio relativo del nivel del mar, con grandes aumentos desde el Holoceno temprano hasta ~ 3500 años cal AP, cuando inicia su relativa estabilidad. Los registros de polen de ambos sitios muestran cambios significativos desde 3500 años cal AP hacia el Presente, especialmente en la laguna La Mancha. Por tanto la estabilidad del nivel del mar es uno de los factores determinantes para el establecimiento de los bosques de manglar moderno. A partir de 3500 años cal AP hasta el Presente los factores locales como la erosión diferencial del terreno, la ocupación humana, la dinámica hidrológica local y los disturbios naturales determinan los cambios en la conformación de los bosques de manglar. En Quintana Roo, la influencia de la ocupación humana como una de las principales modificadoras del paisaje data del Holoceno medio. Esta información ha sido confirmada en esta investigación a través

de las partículas de carbón con las mayores concentraciones de estas partículas se concentran a partir de ~ 5000 años cal AP.

Los resultados permiten determinar el establecimiento de bosques de manglar modernos a partir de los ~ 3500 años cal AP en la laguna la Mancha, (Veracruz), y a partir de ~ 600 años cal AP en la Encantada (Quintana Roo). A través del registro en los núcleos de sedimento en ambas lagunas se documentan cambios regionales entre periodo húmedos y más secos pero también se pueden distinguir procesos locales que se superponen en algunos periodos de tiempo.

Abstract

This document contributes to the study of mangrove forests from a historical perspective, which requires an understanding of these ecosystems today to study their history during the Holocene, in the coastal plains of Veracruz and Quintana Roo. Mangrove forests with different species composition surround the two lake bodies selected for this study. Sediment cores from both forests were extracted, and each sediment core was sub-sampled and analyzed in the laboratory for pollen, geochemistry, optically stimulated luminescence, isotope, and carbon particle analysis. The analyzes allowed us to reconstruct the vegetation of the last 8,000 years in the case of La Mancha lagoon (Veracruz) and the last 6,000 years for La Encantada lagoon (Quintana Roo), through pollen. The non-biological indicators analyzed allowed us to interpret the environmental conditions and sedimentary processes that allowed mangrove forest to establish. These conditions, processes, and their relationship with vegetation are analyzed in each lagoon and subsequently compared to determine the different conditions that mangrove species require for their development.

However, the conditioning factors' scale must be considered because changes by local or regional phenomena may be caused. In general, one of the regional factors that affect the Gulf of Mexico and the Mexican Caribbean - and therefore the mangrove forests selected in this study - is the relative change in sea level, which has registered increases during the Early Holocene to ~ 3500 cal years BP, when relative stability begins. The pollen records of both sites show significant changes from 3500 cal years BP to the Present, especially in La Mancha lagoon; therefore, the sea level relative stability is one of the determining factors for the establishment of modern mangrove forests. From 3500 cal years BP to the Present, local

factors such as differential soil erosion, human occupation, local hydrological dynamics, and natural disturbances determine the development or changes in mangrove forests 'conformation. In Quintana Roo, especially, the influence of human occupation has been documented during the middle Holocene. This information was confirmed through carbon particles with the highest concentrations after ~ 5000 years cal BP. Thus, human activity should be considered one of the main landscape modifiers in this site.

The results allow the interpretation of the stage where modern mangrove forests were established, from ~ 3,500 years cal BP in La Mancha lagoon, and from ~ 600 years cal AP. Throughout the record, changes are identified between periods of higher or drier humidity due to the regional conditions reported. Nevertheless, local processes overlap in both sites in some periods.

ACRÓNIMOS

AAIW: Agua Intermedia del Antártico

AMS: Espectrometría de Masas con Acelerador / Accelerator Mass Spectrometry

AP: Años calibrados antes del presente / Cal years before the present

APAN: Agua Profunda del Atlántico Norte

ASSAN: Agua superficial subtropical del Atlántico Norte

CONABIO: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

CSW: Agua Superficial del Caribe

DCA: Análisis de Correspondencia sin Tendencia / Detrended Correspondence Analysis

ENSO: El Niño-Oscilación del Sur / El Niño-Southern Oscillation

INECOL: Instituto d Ecología

ITCZ: Zona de Convergencia Intertropical / Intertropical Convergence Zone

LIA: Pequeña Edad de Hielo / Little Ice Age

LOES/OSL: Luminiscencia Opticamente Estimulada/ Optical Stimulated Luminiscence

MWP: Período Cálido Medieval / Medieval Warm Period

NMDS: Escalamiento Multidimensional no-métrico / Non-metric Multidimensional Scaling

PCA: Análisis de Componentes Principales / Principal Components Analysis

PCT: Periodo Clásico Terminal / Terminal Classic Period

PV: Vegetación Preservada/ Preserve Vegetation

SR: Tasa de sedimentación/ Sedimentation Rate

TACW: Agua Central del Atlántico Noroccidental/ Northwest Atlantic Central Water

TIC: Carbono Inorganico Total / Total Inorganic Carbon

TN: Nitrógeno Total / Total Nitrogen

XRF: Fluorescencia de Rayos X / X-Ray fluorescence

Capítulo 1: Introducción

1.1 Presentación

Los manglares son ecosistemas compuestos de especies de arbustos y árboles tropicales adaptados a condiciones específicas fisiológicas y morfológicas que se presentan en las zonas intermareales (Chapman, 1975; Lugo and Snedaker, 1974). Los bosques de manglar modernos son ecosistemas altamente amenazados por las actividades humanas. La alta demanda de recursos y el constante cambio del uso de suelo han sido las causas principales en la disminución del área cubierta por estos ecosistemas costeros, en las últimas décadas (FAO-UNEP, 2007). Por tanto, cada vez es más evidente la importancia de generar conciencia en cuanto a la preservación y protección de estos ecosistemas, con estrategias que incluyen su estudio y el análisis de sus componentes. Las especies de manglar no sólo son ambientalmente importantes por sí solas, también están asociadas a otras comunidades vegetales aledañas. Estas relaciones deben ser contempladas en los análisis de vegetación moderna y fósil, para integrar una interpretación adecuada del ambiente y paleoambiente. Un mayor acercamiento y entendimiento de las dinámicas de estas zonas contribuye al establecimiento de medidas que permitan su conservación.

El objetivo general de la presente investigación es reconstruir la historia de formación de los bosques de manglar y las comunidades vegetales actuales aledañas a los sitios de estudio, ubicados sobre la costa del Golfo de México (Estado de Veracruz) y el Caribe mexicano (Estado de Quintana Roo), desde el Holoceno medio. El análisis del desarrollo histórico de la vegetación se realizará principalmente a través de granos de polen fósil, y la comparación del registro con la representación moderna del espectro de polen. La vegetación responde a condiciones ambientales y por tanto se utilizarán indicadores no-biológicos extraídos de los sedimentos, como la geoquímica elemental, luminiscencia ópticamente estimulada, contenido de TIC, TOC, y TN, así como la observación de las características físicas de los sedimentos (color y textura), y el cálculo de la tasa de sedimentación. Cada uno de los resultados reportados en estos análisis permitirá realizar una interpretación integrada donde se relacione el desarrollo de la vegetación con las condiciones ambientales. Para reportar los resultados de este trabajo de investigación de una manera óptima, este documento se dividió en 6 capítulos.

El primer capítulo introduce los conceptos básicos sobre los manglares, y una revisión de estudios previos en el Golfo de México y el Caribe. Además, se incluye una síntesis de los fenómenos que pueden ocasionar disturbios o cambios en los ecosistemas de manglar desde una perspectiva actual. También, de manera sucinta, se muestra el comportamiento reportado en registros sedimentarios del Holoceno.

El segundo capítulo incluye una descripción más detallada de los sitios de estudio de manera. Aquí se exponen los aspectos geológicos/geomorfológicos y de la vegetación actual, así como características regionales como clima del Golfo de México y el Caribe, las mareas y corrientes que afectan el área de estudio, y la actividad humana registrada en los sitios de estudio. Por último, se resumen las metodologías de campo, de laboratorio y análisis de datos elaborados para lograr los objetivos planteados en la investigación.

El tercer capítulo expone los resultados e interpretación de los datos del primer sitio analizado, la laguna costera de La Mancha en el estado de Veracruz (Cordero-Oviedo et al., 2019). El artículo reúne los resultados de análisis de polen moderno y fósil, carbono orgánico total (orgánico e inorgánico), y nitrógeno total, con los que se realizaron análisis estadísticos para generar una interpretación sobre la historia de formación de la laguna, el desarrollo de la vegetación y la reconstrucción de las condiciones ambientales de los últimos 7,800 años.

En el cuarto capítulo se muestran los datos de polen moderno y fósil, partículas de carbón y geoquímica elemental de la laguna La Encantada, en el estado de Quintana Roo. Los resultados obtenidos son analizados para generar una interpretación de las condiciones ambientales de los últimos 6,000 años, la formación de la laguna, y una reconstrucción de los cambios de la vegetación y de las condiciones ambientales desde el Holoceno medio a tardío hasta el presente.

En el capítulo 5 se comparan los factores que permitieron el establecimiento de los bosques de manglar, tomando en cuenta las dinámicas sedimentarias y procesos que influyen en ambas regiones. Se usan los datos recopilados en las dos secuencias sedimentarias analizadas, así como estudios ya publicados. Se identifican las diferencias entre ambos sitios para posteriormente relacionarlas con los tipos de vegetación identificados durante el Holoceno medio-tardío, enfocándose especialmente en los bosques de manglar.

En el último capítulo se resumen las conclusiones generales de la investigación y las perspectivas futuras en el campo investigado.

1.2 Revisión de literatura: Los bosques de manglar como indicadores ambientales en las planicies y zonas costeras de México durante el Holoceno.

1.2.1 Introducción

Los ambientes costeros hacen referencia a varias geoformas presentes en las costas como acantilados, plataforma, playas, barreras, dunas, pantanos, estuarios, lagunas, deltas y arrecifes de coral (Bird, 2008). Estos ambientes son ampliamente conocidos y estudiados en la actualidad, por lo que se cuenta con información reciente, proveniente de estudios aplicados o de investigación, sobre aspectos geomorfológicos, ecológicos y ambientales (Ward et al., 2016).

Por su parte, los estudios paleoambientales en ambientes costeros, que reconstruyen la historia de formación de los sitios en un periodo de tiempo determinado, se han enfocado en estudiar especialmente las lagunas costeras. Su relativa estabilidad y morfología permiten que los sedimentos se depositen y estratifiquen a través del tiempo. En estos sedimentos se encuentran almacenados los indicadores -biológicos y no biológicos- que permiten reconstruir la historia de formación de las lagunas, así como las condiciones ambientales locales y regionales. Las lagunas costeras están rodeadas de vegetación, compuesta principalmente por especies de manglar, que se caracteriza por su alta tolerancia a la salinidad y la inundación. El polen producido por la vegetación refleja el tipo de comunidad de manglar que está determinada por cambios en la laguna y sus alrededores (Ellison, 2008). Así, es posible reconstruir las dinámicas temporales de la vegetación y el ambiente a través del estudio de los sedimentos de las lagunas costeras.

Los ecosistemas de manglar poseen alta importancia ecológica y económica global, regional y local. Entre las funciones ecológicas de estos ecosistemas se encuentran la protección de la costa contra la erosión y de los fenómenos meteorológicos como los huracanes, la formación de suelo, generación de nutrientes, refugio de especies marinas y hábitat de especies migratorias, entre otras (Giri et al., 2011; Méndez-Linares et al., 2007; Peros et al., 2015). En relación con su importancia económica, estos ecosistemas son una importante fuente de

recursos forestales y pesqueros. Debido a su alta sensibilidad ante los cambios ambientales, el entendimiento de sus patrones de cambio a través del tiempo es prioritario, ya que estas especies pueden proporcionar información relacionada con el cambio climático actual y sus fenómenos asociados, como los cambios relativos del nivel del mar (Castaño et al., 2010; Krukowski, 1998). Por tanto, los cambios reflejados en la vegetación de manglar a través del tiempo permiten interpretar las condiciones físicas y ambientales de los sitios donde se establecen los bosques de manglar. Lo anterior, tomando en cuenta los diferentes factores y limitantes que caracterizan las particularidades de ambos tipos de bosques de manglar en los sitios de estudio seleccionados.

En general, se han identificado 54 especies de mangle en todo el mundo. Aunque, en América, los géneros más representativos son *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Avicennia germinans* (mangle negro), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) y *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo) (CONABIO, 2013). Cada una de las especies mencionadas puede ubicarse a lo largo del perfil longitudinal de la zona intermareal, conformando lo que comúnmente se conoce como zonación. Esta zonación, según diversos estudios (Mandal and Naskar, 2008; Rabinowitz, 1978; Watson, 1928), no sigue patrones homogéneos, sino que implica el ordenamiento de las especies en secciones a lo largo de la zona intermareal, clasificando las especies según su posición en: bajo, medio o alto (Duke et al., 1998). Por ejemplo, *Avicennia marina* predomina en baja y alta zona intermareal, y se ha registrado solamente en algunas costas alrededor del mundo, pero fuera del Nuevo Mundo y el oeste de África, en donde es sustituida por *Avicennia germinans* (Smith, 1992). La zonación se ha llegado a considerar como un aspecto clásico dentro de la descripción de los bosques de manglar y se ha estudiado en manglares de todo el mundo (Chapman, 1975) (Fig.1B). Esto ha permitido explicar la sucesión de la vegetación, la respuesta hacia factores geomorfológicos, adaptaciones fisiológicas a gradientes a través de la zona intermareal, dispersión diferencial de propagación, diferencias en depredación sobre la zona intermareal y competencia interespecífica (Clarke and Hannon, 1971; Macnae, 1968; Smith, 1987, 1992).

La distribución de los manglares en el mundo se ha establecido en dos tipos de divisiones. Una de ellas considera dos regiones: la región Nuevo Mundo y la región Viejo Mundo. La

primera comprende el continente americano y la costa oeste de África, mientras que la segunda incluye la costa este de África, Asia, Australia y Oceanía. Una de las principales diferencias es que en la región Nuevo Mundo hay menos especies de manglar reportadas que en la región Viejo Mundo (Krukowski, 1998). La otra división de la distribución de los manglares incluye 6 subdivisiones según regiones biogeográficas: el oeste de las Américas y el Pacífico este, el este de las Américas y el Caribe, oeste de África, este de África y Madagascar, Indo-Malasia - Asia y Australia y el oeste Pacífico. Empero, estas subdivisiones mantienen relación con la propuesta de Krukowski ya que están enmarcadas dentro de una gran subdivisión que contempla los dos hemisferios: el Atlántico Este Pacífico y el Indo-Oeste Pacífico (Duke et al., 1998) (Fig.1A). En ese sentido, esta investigación se centra en los manglares del Nuevo Mundo en la subdivisión Atlántico-Este Pacífico, ya que abarcando solamente parte de la costa este de México.

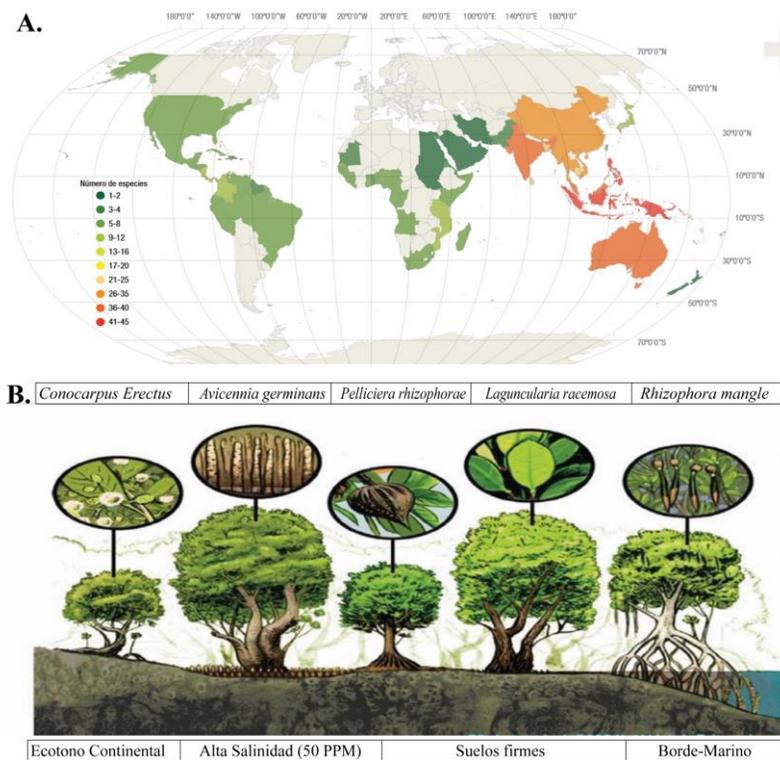


Figura 1. A. Distribución de las especies de manglar en el mundo por país y número de especies presentes en ellos, (Tomado de: Rodríguez-Zúñiga et al.,2013). B. Zonación de especies de manglar, ejemplificada para el Caribe colombiano (Tomado de: ECORAL, 2014).

Las clasificaciones distributivas de los manglares en regiones del mundo responden a dos grupos de factores. En primer lugar, hay una valoración del cumplimiento de requerimientos genéticos y fisiológicos de las plantas para poder desarrollarse. En segundo lugar, las condiciones geológicas y climáticas, propias de cada sitio, y que afectan el desarrollo y evolución de los ecosistemas de manglar (Duke et al., 1998; Gilman et al., 2008). En consecuencia, el análisis de la distribución de los bosques de manglar necesariamente debe considerar factores físicos, ambientales y climáticos. Un ejemplo de ello es que la diversificación y la dispersión en la evolución de los manglares fueron aceleradas por apertura del mar de Tetis durante el Cretácico tardío (Chapman, 1975; Duke et al., 1998; Giri et al., 2011; Saenger, 1998).

Otros estudios hacen énfasis en la comprensión del origen de las especies de manglar. La importancia de estas investigaciones radica en que permitieron observar los cambios del proceso de formación, así como de los fenómenos que generan influencia en este proceso. En ese sentido, Ellison (2008) reportó la primera aparición de una especie de manglar en el Cretácico Tardío (69 millones de años), dentro del antiguo mar Tethys. Específicamente se trata del género *Rhizophora*, productora de grandes cantidades de polen, la cual evidenció la adaptación de los bosques de manglar durante el Paleoceno tardío en el SE de Asia (Ellison, 2008). Posteriormente, para el continente americano, se reportó la especie *Rhizophora* en el Eoceno Medio (Berry, 1914), durante el Eoceno superior en el Caribe (Germeraad et al., 1968) y en el Oligoceno en Puerto Rico (Graham and Jarzen, 1969), recreando de esa manera la dispersión de ésta especie de manglar al continente americano y el Caribe.

En relación con el periodo de interés de este estudio -Holoceno-, se han realizado varios estudios en regiones del mundo con el fin de reconstruir la línea de costa de los últimos 10,000 años (Engelhart et al., 2007), usando química de sedimentos, descripción litológica, análisis textural (Khan et al., 2017), herramientas satelitales y fotointerpretación (Blasco et al., 1996). Los aportes de tales investigaciones van desde el uso de modelos estadísticos para el análisis de los datos obtenidos (Engelhart et al., 2007), la relación de la textura de los sedimentos con el desarrollo de especies de manglar (Madkour et al., 2013), hasta la definición del momento en que se desarrolló y se estableció el manglar sobre la línea de costa (Ellison, 1989, 2005).

Las características y procesos ocurridos dentro de la dinámica costera, como las inundaciones intermitentes de agua marina, permiten que en los sedimentos se acumulen los nutrientes necesarios para el desarrollo de los bosques de manglar. Por esta razón, el polen fósil de manglar –y la vegetación asociada– no sólo permiten realizar la reconstrucción de la historia de la vegetación, sino también del comportamiento de la línea de costa y la interpretación de los cambios ambientales (Chapman, 1975; Ellison, 2008). El análisis palinológico permite definir la zonación de las especies de manglar a través del tiempo y, por tanto, inferir los cambios en el nivel del mar (Duke et al., 1998).

En resumen, los trabajos palinológicos en manglares han permitido explorar, bajo otra perspectiva, la importancia de estos ecosistemas en diferentes partes del mundo. La reconstrucción de la historia sucesional de los bosques de manglar permite delimitar el espacio ambiental a través del cual se forman y persisten estos ecosistemas. El continuo desarrollo de estas investigaciones permitiría resaltar la necesidad y relevancia de estudiar la historia del establecimiento de los manglares a través del tiempo. Así, el estudio de los manglares en diferentes escalas de tiempo aumentaría el entendimiento de las mayores amenazas que enfrentan estos ecosistemas bajo el escenario moderno de cambio global acelerado.

1.2.2 Manglares en las costas del Golfo de México y el Caribe

El intercambio de las especies de manglar entre el Pacífico y el Caribe se inició a partir del Eoceno por medio del Mar de Tetis. Posteriormente, con el cierre del istmo centroamericano, en el Plioceno tardío y Pleistoceno temprano, la distribución de especies aumentó. Sin embargo, la discusión acerca del centro de origen y distribución de las especies de manglar está dirigida hacia la región Indo-Malaya, donde se registran 53 especies de manglar, 12 géneros y 8 familias (Chapman, 1975; Lugo and Snedaker, 1974).

En México, tanto en la zona litoral Pacífica como en la Atlántica, se localizan zonas con vegetación de manglar, siendo uno de los países con mayor extensión ocupada por este tipo de ecosistema a nivel mundial (CONABIO, 2013). Las especies de manglar con mayor presencia en México son *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus* (INECOL, 1990; Jiménez, 1994; Rico, 1993; Tomlinson, 1986;

Vázquez, 1980). La diversidad y composición de los manglares en México está determinada por el patrón de circulación este-oeste de los vientos alisios, los cuales producen mayor humedad en el Golfo de México, a comparación de la costa Pacífica. Por su parte, la distribución de los manglares en las costas de México se ha evidenciado en sistemas deltaicos, en lagunas costeras y en bocas efímeras de las mismas lagunas, que se abren durante la temporada de lluvias o por acción antrópica. Adicionalmente, hay especies que se han identificado como asociadas a los manglares las cuales se encuentran en sus cercanías, pero que no cumplen con las características que definen a las especies de manglar, como es el caso del helecho *Acrostichum* y la orquídea *Brassavola nodosa* (López-Portillo and Ezcurra, 2002). Debido a la gran extensión de las costas mexicanas compuestas por bosques de manglar y con el fin de facilitar su estudio, se han dividido en cinco zonas: Pacífico norte, Pacífico centro, Pacífico sur, Golfo de México y Península de Yucatán (CONABIO, 2009).

La costa Pacífica de México presenta diferencias morfotectónicas en relación con la costa del Golfo de México y del Caribe, por tanto, los sitios donde se desarrollan los bosques de manglar presentan variaciones. En las costas del Pacífico norte, el 50% de las lagunas se rodean de manglares, mientras otras poseen pendientes muy drásticas sin plataforma continental, donde los manglares presentan dificultades para establecerse. Sin embargo, hay lugares en la costa Pacífica con zonas amplias, donde los manglares tienen gran desarrollo como es el caso de Marismas Nacionales en Nayarit, donde las condiciones geomorfológicas y el régimen hidrológico favorecen el establecimiento de las especies de manglar. Por su parte, las costas de Jalisco y Colima tienen un número reducido de hábitats disponibles para los manglares, debido a la reducida área que abarca la zona intermareal. Por el contrario, en Oaxaca y Chiapas las comunidades de manglar presentan su máxima altura y diversidad ya que poseen una extensa plataforma continental y sistemas lagunares extensos, donde precipitación media estatal es de 1550 mm anuales, las lluvias se presentan en verano en los meses de junio a octubre en el caso de Oaxaca, mientras que en Chiapas la precipitación total anual varía, dependiendo de la región, de 1200 mm a 4000 mm (Carranza et al., 1975; Flores et al., 1992; Inegi, 2021; Méndez-Linares et al., 2007; Segura and Ramírez, 1990).

La distribución de los manglares a lo largo de las costas del Golfo de México depende de los tipos de relieve, la extensión de las llanuras costeras, la acumulación de sedimentos, la

erosión de la línea de costa, el régimen hídrico y la salinidad o la mezcla estacional del agua dulce con la marina (López-Portillo et al., 2012). En las costas del Golfo de México se observaron variaciones en la relación con los cambios latitudinales, en temperatura y precipitación, ya que al norte los manglares son estructuralmente más simples y con menos especies, debido a que las temperaturas llegan a estar por debajo de 0°C (en enero) y la precipitación es alrededor de 700 mm. Sin embargo, hacia el sur del Golfo, en Veracruz, las temperaturas no llegan a estar por debajo de 14°C y la precipitación media anual es mayor a 2000 mm, por tanto, la complejidad estructural y diversidad de los bosques de manglar aumenta (Lot et al., 1975). Los ecosistemas de manglar que se desarrollan sobre el Golfo de México por lo general ocupan planicies fluviales muy amplias que permiten la formación de lagunas internas en las cuales estos bosques se encuentran protegidos por cordones arenosos, litorales y dunas costeras. Un aspecto importante que contribuye al buen desarrollo de los manglares es el intercambio hídrico salino y dulce, donde el Golfo de México posee gran ventaja al ser una de las regiones donde desembocan el 60% del agua de los ríos mexicanos, y por tanto donde dicho intercambio se da de manera constante en las zonas costeras (López-Portillo et al., 2012).

Las tres asociaciones de manglar más frecuentes en el Golfo de México son i) comunidades dominadas por mangle negro (*Avicennia germinans*) principalmente sobre planicies lodosas, ii) bosques dominados por mangle rojo (*Rhizophora mangle*), las cuales forman franjas en las orillas de cuerpos de agua, y iii) bosques mixtos de *Avicennia*, *Rhizophora* y *Laguncularia racemosa*. La presencia de estos bosques se puede encontrar en los 5 estados que poseen costas sobre el Golfo de México (Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán). No obstante, los manglares con mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*) son menos comunes, especialmente en Veracruz. La variedad de bosques achaparrados, compuestos principalmente de mangle negro (*Avicennia germinans*), se puede encontrar desde Tampico (Tamaulipas) hasta Tabasco, mientras que en el estado de Campeche se pueden encontrar principalmente bosques donde predomina el mangle rojo (*Rhizophora mangle*). Es importante resaltar que, en los 523 km de costa del estado de Campeche, los manglares abarcan 193,000 hectáreas lo que representa el 25% de la cobertura de manglares a nivel nacional. Por su parte, en los 750 km de litoral aproximada del estado de Veracruz, los manglares se distribuyen en aproximadamente 30 sistemas de manglar, que se asocian a

lagunas costeras, estuarios y planicies de inundación, cubriendo alrededor de 43,200 hectáreas (López-Portillo and Ezcurra, 2002; López-Portillo et al., 2012).

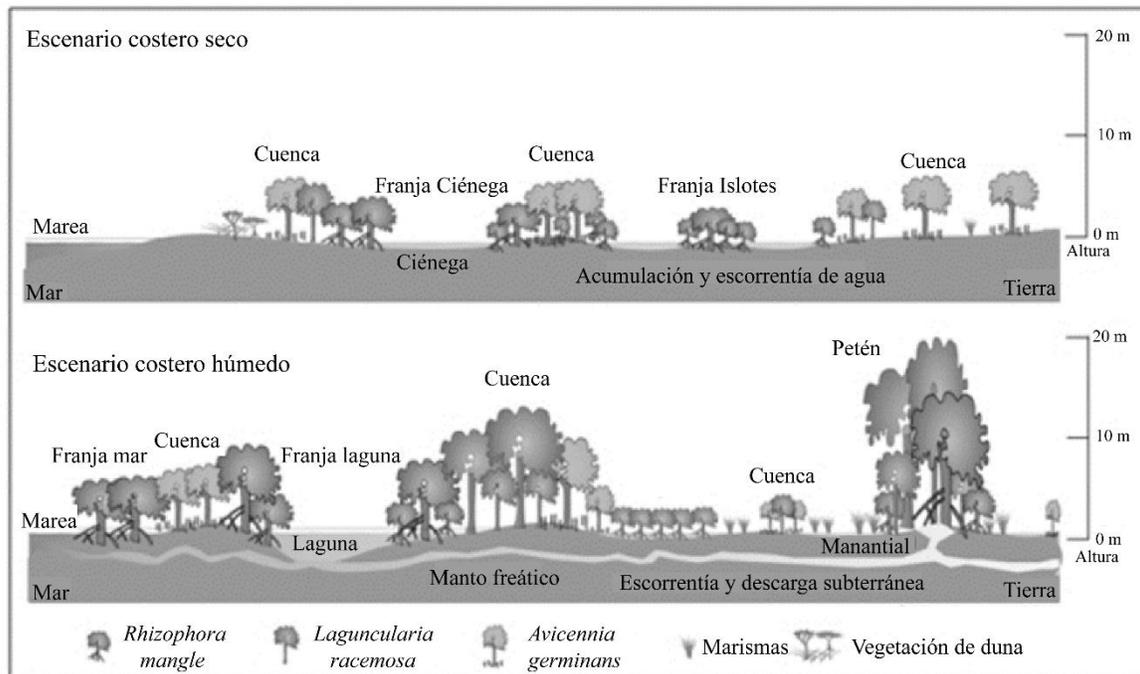


Figura 2. Ejemplo de escenarios de manglar húmedo y seco en la Península de Yucatán. (Tomada de Zaldívar et al., 2010).

Los manglares ubicados específicamente en las costas del Caribe -en la Península de Yucatán- son extensos y pueden estar compuestos por bosques mixtos y bosques monoespecíficos de cualquiera de las 4 especies que predominan en México (INECOL, 1990; Trejo et al., 1993). La baja tasa de recambio del sistema hidrológico del paisaje kárstico permite determinar diferencias fisionómicas entre las asociaciones más comunes de *Rhizophora* y *Conocarpus*, debido a que el agua se encuentra saturada de calcio y posee pocos nutrientes. Las comunidades dominantes, en las lagunas y estuarios del Caribe, corresponden a manglares enanos de *Rhizophora mangle* (INECOL, 1990; Pool et al., 1975). En la zona costera de Quintana Roo se pueden localizar bosques de barrera, ribereños, de manglar enano combinados con petenes y con “manchones” de mangles conocidos como mogotes. Sin embargo, sobre las costas de Quintana Roo se presentan todos los tipos de manglar conocidos: mixto, enano, ribereño, de franja y de isla, con algunas variaciones en relación a su ubicación con el mar Caribe (Fig.2), tomando en cuenta la barrera arrecifal, la

presencia de islas y la condición plana y origen marino de la Península de Yucatán (Granados-Sánchez et al., 1998).

En el Caribe, los manglares se han distribuido en depresiones formadas entre cordones litorales del Pleistoceno, las cuales aumentan su extensión cuando se encuentran frente a barreras arrecifales (López-Portillo and Ezcurra, 2002). Los manglares de la región Caribe por lo general son sistemas de manglar oceánicos y la construcción vertical de tierra acumula gradualmente materia orgánica formando depósitos de turba de gran profundidad (Middleton and McKee, 2001). Estos bosques de manglar presentan una diferencia fundamental en relación con los bosques que reciben sedimentos minerales en ambientes aluviales, y presentan un modelo de construcciones bióticas (McKee et al., 2007). Uno de los mejores ejemplos para estudiar los cambios en tasas de acumulación es la barrera arrecifal de Belice, donde los ecosistemas de manglar contienen miles de islas dominadas por manglares, los cuales junto con los manglares de tierra firme suman un total de 65,767 hectáreas (FAO, 2003). El estudio de las tasas de acreción y cambios de elevación, en los bosques de manglar de las islas del Caribe, determinan el movimiento relativo de la superficie terrestre, así como la contribución biótica directa que identifica los cambios en la zona costera y los procesos biológicos involucrados. La región Caribe es un importante reservorio de turba de manglar donde se depositan sedimentos (materia orgánica) hasta de 10 m de espesor, siendo una importante barrera ante los fenómenos erosivos que afectan la región como los huracanes, cambios en el nivel del mar y la actividad humana (McKee et al., 2007).

1.2.3 Registros paleoambientales de las costas del Golfo de México y el Caribe

En América Latina se han podido detectar cambios en el nivel promedio del mar a través del polen de las especies de manglar extraído de los sedimentos, tanto regresiones como transgresiones, durante el Holoceno (Behling, 1995; Behling et al., 2001b; Peros et al., 2015). La mayor parte de los estudios realizados resaltan la importancia de analizar el espectro de polen moderno, para su posterior comparación con los granos de polen dentro del registro sedimentario (Behling, 1998; Bush et al., 2001). En regiones con zonas litorales amplias, como Brasil, se han observado diferencias en las edades en que se establece el manglar, ya que varían desde el Holoceno medio hasta el Holoceno tardío. Además, existe una divergencia en cuanto a la importancia de considerar los diferentes contextos de evolución

geológica, ambiental y climática de la región, ya que los territorios de gran extensión no son uniformes en su conformación, y por tanto los procesos registrados varían significativamente (Behling, 1995, 1998; Behling and Lichte, 1997; Carvalho et al., 2002; Wooller et al., 2004). Así, Suramérica muestra mucha diversidad en cuanto a las reconstrucciones paleoambientales costeras. En consecuencia, es de esperar que las extensas costas mexicanas presenten las mismas condiciones.

El Caribe colombiano muestra evidencia de aparición y establecimiento de los bosques de manglar en el Holoceno medio (González et al., 2010; Urrego et al., 2013). Posteriormente estos resultados han sido comparados con sitios donde se realizó el mismo tipo de análisis, con el fin de estudiar los cambios relativos del nivel del mar durante el Holoceno y su relación con fenómenos climáticos (Urrego et al., 2013). Sin embargo, la extensión de las regiones y sus particularidades geomorfológicas y geográficas dificulta la generalización de patrones regionales.

En el caso de la zona insular de la región caribeña, los estudios han revelado que existen diferencias muy marcadas a nivel local. En algunos registros sedimentarios de esta zona cuyo objetivo es reconstruir la línea de costa, se resaltó la importancia de conocer la historia de formación de la laguna y de esa manera analizar la evolución de los manglares (Lisboa et al., 2016; Peros et al., 2015). Sin embargo, otros estudios analizaron la dinámica sedimentaria y determinaron que el proceso de acreción era una de las causas de desaparición de las especies de manglar, donde el nivel del mar presentaba una relativa estabilidad y por tanto, no tuvo relación con el remplazo del bosque de manglar (Lisboa et al., 2016). Mientras tanto, otras investigaciones se enfocaron en la reconstrucción y evolución de la geomorfología de la costa y tomaron en cuenta el desarrollo del manglar dentro del registro sedimentario, su relación con fenómenos climáticos como los huracanes, y con los procesos geológicos implicados dentro del contexto del área de estudio (Imbert, 2018; Lisboa et al., 2016; Peros et al., 2015). Las investigaciones en la zona insular Caribe han podido determinar la tasa de acreción y la tasa de cambio del nivel del mar aproximada, las cuales pueden afectar y modificar la distribución de las especies que componen los bosques de manglar (Milne and Peros, 2013; Parkinson et al., 1994).

A pesar de que la información sobre los cambios de las condiciones climáticas holocénicas del Caribe es relativamente limitada, la variabilidad climática durante el Holoceno ha sido registrada a través del estudio de indicadores biológicos y no biológicos (Behling et al., 2001a; Blasco et al., 1996; Khan et al., 2017). Por ejemplo, fenómenos climáticos que actualmente afectan la zona, como los huracanes, han ejercido una presión constante sobre los bosques de manglar a través del Holoceno (Malaizé et al., 2011; McCloskey and Keller, 2007; Rull and Vegas-Villarrubia, 2001). El polen de las especies de manglar permite analizar los cambios que afectan la dinámica costera a través del tiempo, ya que su presencia de algunas está determinada en parte por la salinidad del suelo. Al mismo tiempo, esta salinidad se relaciona con el intercambio entre agua dulce y salada, el cual se puede ver alterado por fenómenos climáticos extremos y por las variaciones relativas del nivel del mar (Peros et al., 2015; Wooller et al., 2004).

En México, la mayoría de los registros sedimentarios que reconstruyen la vegetación identificando granos de polen corresponden a la cuenca de México, los cuales muestran el disturbio humano desde los 3.500 años cal AP, con periodos secos desde 5.000 y 5.500 años cal AP y húmedos entre 7.000 y 6.000 años cal AP (Arnauld et al., 1997; Caballero-Miranda et al., 1999; Lozano-García et al., 1993; Metcalfe, 1995). Sin embargo, la Península de Yucatán también ha sido estudiada a partir de registros sedimentarios utilizando indicadores biológicos y no biológicos para reconstruir las condiciones ambientales durante el Holoceno, como es el caso del registro del lago Chichancanab (Hodell et al., 1995). Este registro mostró evidencias de condiciones secas en el Holoceno temprano, y condiciones fluctuantes de humedad y sequía en lo que resta del Holoceno. Los resultados fueron respaldados por análisis de alta resolución de isótopos de oxígeno en dos lagos de Yucatán, donde se registraron cambios climáticos cada diez a cien años (Curtis and Hodell, 1996). Los cambios observados en estos lagos son producto de las características de cada sitio y la respuesta de los organismos ante los forzamientos climáticos. Estas investigaciones sugieren que los estudios en lagunas costeras o cercanas a la costa podrían presentar diferencias en la respuesta de la vegetación ante el cambio climático.

En las costas de Yucatán, los manglares se establecieron en los últimos 5.000 años, un hecho atribuido a la relativa estabilización de las tasas de aumento relativo en el nivel del mar

(Aragón-Moreno et al., 2012; Carrillo-Bastos et al., 2010; Torrescano and Islebe, 2006). No obstante, un registro de la costa Pacífica mexicana propone que estos ecosistemas datan de los últimos 6.200 años, y sugiere su relación con aumentos del nivel del mar, alta precipitación y temperaturas cálidas reportadas en otros registros en Panamá, Cariaco, el norte de México y las tierras bajas de Guatemala (González et al., 2006; Haug et al., 2001; Metcalfe et al., 2000; Mueller et al., 2009). Estas fluctuaciones se relacionaron principalmente con el fenómeno climático El Niño y el movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) (Joo-Chang et al., 2015). Los estudios, en ambas costas mexicanas, permiten reafirmar las diferencias en cuanto a las características físicas, y al mismo tiempo resaltar la importancia del contexto geomorfológico donde se establecen las especies de manglar, ya que de éste depende su desarrollo y evolución. Por consiguiente, el momento del establecimiento de los bosques de manglar varía según las características específicas de cada región. Por ejemplo, según los registros más antiguos en México, *Rhizophora mangle* aparece en los primeros registros del Oligoceno-Mioceno (Langenheim et al., 1967), así que el establecimiento de los bosques de manglar pudo haber sido antes del Holoceno.

En las costas del sur de Veracruz se han logrado identificar granos de polen de *Rhizophora* y *Laguncularia*, como parte de las comunidades vegetales con representación durante el Mioceno superior (Graham, 1976). Por medio de la identificación del polen de las especies de manglar es posible determinar las tendencias de cambio de la línea de costa, y la relación de la vegetación con los cambios climáticos que han afectado la costa del Golfo de México (Comeaux et al., 2012; Cordero-Oviedo et al., 2019; Osland et al., 2018). Además, por medio del análisis de polen de taxa antropogénico se verificó la ocupación humana temprana (Holoceno temprano-medio) de grupos originarios en la Península de Yucatán (Sluyter and Dominguez, 2006b).

En general, las investigaciones que reconstruyen el ambiente a partir de granos de polen en zonas costeras en México tienen objetivos de investigación diferentes, permitiendo aclarar aspectos de carácter local de cada una de las zonas de estudio. Los resultados muestran el efecto de la actividad humana, la identificación del establecimiento de los bosques de manglar durante el Holoceno, el posible origen o presencia de granos de polen de manglar

anterior al Holoceno, así como la importancia de los manglares a través del tiempo, tomando en cuenta las características de cada sitio de estudio. No obstante, es necesario crear bases de datos que permitan unificar la información de los sitios con el fin de interpretar la dinámica costera a nivel regional.

1.2.4 Implicaciones de los fenómenos regionales y locales sobre los bosques de manglar ubicados sobre el Golfo de México y el Caribe

Los manglares constituyen ecosistemas muy sensibles a los cambios ambientales por estar en zonas intermareales transicionales, donde la probabilidad de que ocurran disturbios naturales y antrópicos es muy alta (CONABIO, 2013). Sin embargo, Por esa razón, cuentan con mecanismos de respuesta ante fenómenos recurrentes que afectan las zonas costeras como los cambios en las condiciones climáticas. En esta sección se describirán los principales fenómenos que afectan regional y localmente los bosques de manglar que se encuentran en las costas del Golfo de México y el Caribe mexicano, con el fin de analizar el grado de influencia a los sitios de estudio, y cómo se pueden relacionar sus efectos en la respuesta de la vegetación actual y a través del Holoceno.

Fenómeno de El Niño (ENSO o El Niño Oscilación del Sur) y el movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT o ITCZ)

Uno de los fenómenos mejor conocidos que afecta el régimen de precipitación en los trópicos es El Niño (ENSO, por sus siglas en inglés). A pesar de ser una anomalía ligada principalmente al océano Pacífico, genera influencia indirecta en las costas del Golfo de México y el Caribe. No se ha registrado un patrón de respuesta de las lluvias invernales en regiones como Veracruz, Tabasco y Yucatán que respondan directamente a ENSO, pero puede desencadenar fenómenos asociados que afecten estas zonas (Magaña et al., 1999). Un ejemplo de ello ocurre durante el verano cuando el país es afectado por huracanes, tanto en el Pacífico como en el Atlántico. Durante los años Niño aumenta el número de huracanes en el Pacífico y disminuyen en el Mar Caribe y Golfo de México. Por el contrario, esta relación se invierte en los años Niña. La disminución de huracanes en el Golfo de México afecta las lluvias del norte de Veracruz, Tamaulipas y Coahuila, por lo que la sequía durante el verano de ENSO puede llegar a ser severa en ésta región (Magaña et al., 1999; Magaña et al., 2003). A grandes rasgos, ENSO juega un papel importante en la variabilidad interanual de la precipitación en el sur de México. Los eventos cálidos de ENSO (El Niño) resultan en una

anomalía negativa en las precipitaciones de verano en el sur, mientras que la fase fría (La Niña) trae precipitación adicional (Magaña et al., 2003) (Fig.3B). Sin embargo, este fenómeno tiene una historia de activación que va más allá de nuestro tiempo. A pesar de que no se ha logrado identificar el momento exacto del origen de la anomalía conocida como El Niño u Oscilación del Sur, hay evidencia de que sus variaciones han sido estadísticamente más significativas alrededor de los 7000 años cal AP, y ha venido oscilando hacia el presente. La mayor cantidad de eventos se registraron en los últimos 2.000 años cal AP, decreciendo hacia los tiempos modernos (Conroy et al., 2008; Moy et al., 2002). Esta oscilación muchas veces se ve acompañada de otros fenómenos regionales que generan influencia en el régimen de precipitaciones sobre los trópicos.

El movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT o ITCZ por sus siglas en inglés) de norte a sur afecta gran parte de las costas mexicanas, por ser una franja o cinturón de baja presión donde convergen masas de aire cálido y húmedo (Fig.2A). De hecho, la estacionalidad de la precipitación en México está asociada con el movimiento hacia el norte de la ZCIT durante el verano boreal (Amador et al., 2006). Al contrario, durante la migración de la ZCIT hacia el sur mueve masas de aire polar que convergen con aire caliente y húmedo proveniente del Golfo de México llevando precipitaciones al este de México (Bernal et al., 2011). El movimiento de la posición latitudinal promedio de la ZCIT ha sido evidenciado a escalas de miles de años, principalmente en los últimos 14.000 años cal AP, donde se observa la migración gradual de la ZCIT hacia el hemisferio sur conforme se avanza hacia el Presente, ocasionando menor precipitación en el hemisferio norte (Fig.3C). Este movimiento relativo de la ZCIT se asocia al cambio en la insolación durante el Holoceno, identificando mayor cantidad de eventos El Niño cuando la posición promedio de la ZCIT se encuentra hacia el sur en la cuenca del Pacífico, así como condiciones más secas en el norte de Suramérica (Fig.3C) (Haug et al., 2001). Ambos procesos climáticos determinan las condiciones de humedad o sequía en una región, y por ello pueden tener un efecto en las comunidades vegetales (modernas y fósiles) que se encuentran en las costas del Golfo de México y el Caribe.

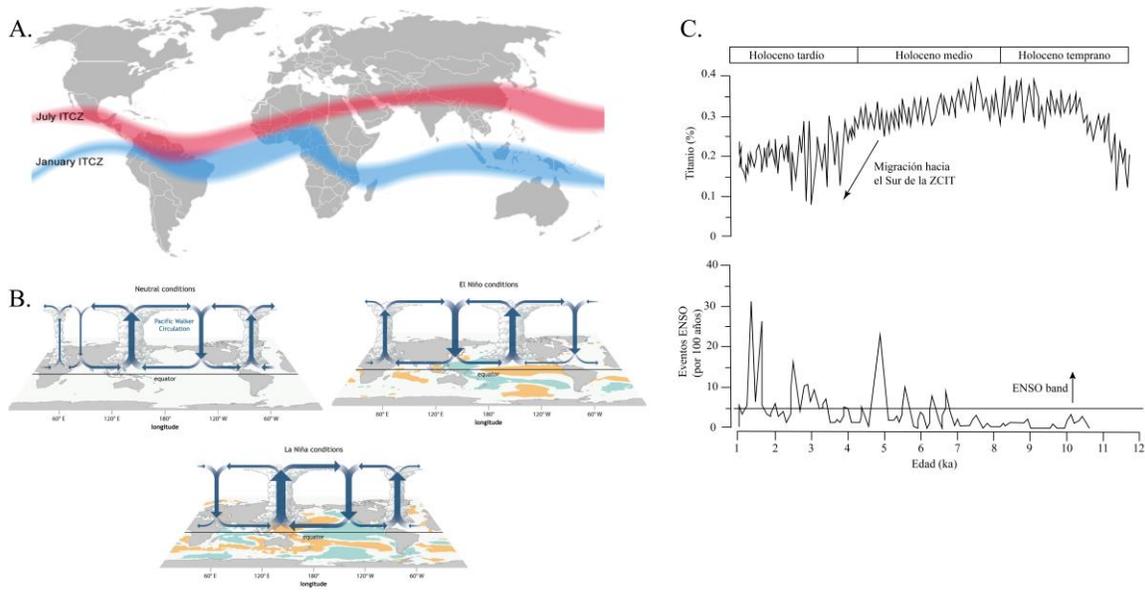


Figura 3. A. Movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical, se ilustra su posición en Julio y Enero (tomado de: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:ITCZ_january-july.png) B. Funcionamiento de ENSO, condiciones normales sin efecto ENSO, condiciones El Niño (derecha) y condiciones La Niña (parte inferior) (tomado de NOAA.gov) C. Comportamiento de ITCZ y ENSO durante el Holoceno. Registro de titanio en porcentaje de la Cuenca de Cariaco mediante el cual se interpreta el movimiento de la ITCZ durante el Holoceno, y registro de eventos ENSO durante el Holoceno. Elaboración propia a partir de: Haug et al.,2001 y Moy et al.,2002.

Cambios relativos del nivel promedio del mar

El nivel del mar ha variado a través del tiempo debido al cambio climático global, lo que ha generado respuestas diferenciales en los ecosistemas y cambios en las comunidades costeras (Pannier, 1992). Entre los principales factores que controlan los cambios en el nivel medio del mar se pueden encontrar cambios en : i) masas oceánicas asociados con el desarrollo o derretimiento de masas de hielo continentales; ii) el volumen del océano como resultado de las variaciones en la temperatura; iii)el campo gravitacional debido a la redistribución del hielo, agua y ajuste dentro del manto de la Tierra; iv) las formas de la cuenca oceánica; v) movimientos de la corteza terrestre; vi)el espesor de los sedimentos costeros no consolidados debido a compactación, consolidación, sedimentación y erosión de sedimentos, así como extracción de aguas freáticas, petróleo y gas, de los sedimentos; vii) el nivel de áreas costeras

debido a los cambios de los vientos locales y presión atmosférica; viii) el régimen de descargas de ríos; y ix) las corrientes oceánicas (Davis, 2011; Dawes, 1986).

El intercambio de agua dulce y marina en las zonas intermareales se relaciona con el régimen hídrico de la cuenca de drenaje y los cambios relativos del nivel del mar, condicionando la distribución de las especies de manglar. Los cambios en el nivel promedio del mar han sido sustanciales a través del Holoceno, tanto en el Golfo de México como en el Caribe, donde se han evidenciado cambios desde 16 metros de profundidad hace 10,000 años cal AP hasta el nivel actual (Milliken and Anderson, 2008; Ortiz and Méndez-Linares, 1999; Toscano and Macintyre, 2003). Por tanto, la zonación de los manglares puede presentar variaciones a través del tiempo, ya que la presencia de especies puede verse definida a partir de la dinámica hídrica afectada por el aporte de agua salada. Un aspecto importante sobre el aumento relativo del nivel del mar a través del Holoceno es la variabilidad de estos cambios, ya que se registran periodos donde el cambio es más rápido, con lo que se producen modificaciones que se pueden ver reflejadas en el polen de los bosques de manglar; así como momentos de relativa estabilidad que pueden proporcionar otro tipo de información sobre la respuesta de la vegetación. Lo anterior se debe a que la tolerancia a la salinidad varía de especie en especie y el nivel del mar regula la cantidad de sal en los depósitos continentales. Así, el momento en el cual se establecen los bosques de manglar actuales pueden variar dependiendo de la posición relativa de cada sitio donde se encuentren estos ecosistemas. La relativa estabilidad del nivel del mar reportada alrededor de 3.500 años cal AP (Blum et al., 2002; Coleman and Smith, 1964) es una de las posibles causas para el establecimiento de los bosques de manglar alrededor de las lagunas costeras, donde la influencia del mar es directa y permite la generación de las condiciones ideales del sustrato, para la conformación gradual de bosques de manglar en las costas del Golfo de México y Caribe mexicano (Aragón-Moreno et al., 2012; Cordero-Oviedo et al., 2019).

Las variaciones en el nivel del mar por las glaciaciones y deglaciaciones son las que han producido mayores efectos en el continente, principalmente en las zonas costeras, por lo cual, son fácilmente distinguibles en el registro sedimentario. Los cambios graduales y multicausales del nivel medio del mar también generan evidencia a nivel local. Debido a que es relevante la morfología y la posición de cada uno de los sitios afectados, y a que las

evidencias de estos cambios pueden observarse en el registro sedimentario con técnicas más específicas (Davis, 2011).

Actividades Humanas

Uno de los factores que producen mayores modificaciones en los bosques de manglar son las actividades humanas, las cuales modifican el paisaje y generan cambios muchas veces irreversibles. Los registros sedimentarios, en lagunas costeras en México muestran evidencias de influencia humana desde hace al menos 10,000 años (Chisholm and Blake, 2006; Joo-Chang et al., 2015). En la costa pacífica del sureste mexicano se observaron evidencias de actividades humanas desde hace por lo menos 4.000 años (Kennet et al., 2010), mientras en la costa pacífica de Guatemala se registran hace por lo menos 5.500 años (Neff et al., 2006). Sin embargo, la detección de actividades humanas en las costas se dificulta debido a dos factores principales. El primero de ellos es que, en muchas ocasiones las poblaciones no se establecen en los litorales, sino en sus cercanías y se desplazan cuando los recursos se acaban (Neff et al., 2006). La segunda razón es que los suelos en manglares no tienen buena capacidad para mantener cultivos por mucho tiempo, con lo que la evidencia desaparece (Kennet and Voorhies, 1996). A pesar de que en la zona costera de México las actividades humanas están registradas desde el Holoceno tardío (Joo-Chang et al. 2015a), se considera que es hasta la actualidad cuando se observan las consecuencias del cambio en el uso de suelos en las zonas litorales. La actividad antrópica que genera cambios en los ecosistemas de manglar va en aumento y cerca del 20% de los ecosistemas de manglar se han perdido desde 1980, debido solamente a la influencia de actividades humanas (FAO, 2015). Lo anterior posiciona a los humanos como su principal amenaza en la actualidad, y conduce a estos ecosistemas más allá de su resiliencia natural. Estas perturbaciones, sumadas a los efectos del cambio climático global, pueden llevar a la pérdida definitiva de estos ecosistemas (González et al., 2010).

1.2.5 Conclusiones

Las investigaciones en ecosistemas de manglar en las costas mexicanas han enfatizado la importancia de las zonaciones geomorfológicas, principalmente en las planicies costeras y plataformas de erosión, y de los inventarios florísticos. Estas se realizan mediante métodos geomorfológicos y ecológicos, los cuales explican el desarrollo de los manglares y el manejo

sustentable de los recursos ofrecidos por estos ecosistemas (Joo-Chang et al., 2015; Martínez et al., 2008; Méndez-Linares et al., 2007; Moreno-Casasola et al., 2002; Thom, 1967). La información que se ha extraído de los sedimentos en las lagunas costeras con vegetación de manglar va desde el estudio de su formación y evolución a través del tiempo, hasta la identificación de los eventos de formación, modificación y sus consecuencias. La zonación de los manglares utilizando métodos geomorfológicos y ecológicos han permitido explicar el desarrollo y la distribución de los manglares. Empero, es aún difícil definir la tasa en que los manglares pueden desarrollarse ya que las condiciones de formación varían (Thom, 1967).

Los estudios realizados en los bosques de manglar resaltan la importancia de generar información sobre estos ecosistemas a nivel local enfocados principalmente en su preservación. Sin embargo, para lograr reforzar este objetivo es necesario conocer la historia de conformación de estos ecosistemas, tomando en cuenta las múltiples variables que intervienen y que finalmente inciden en su establecimiento y persistencia. Esta última observación es posible mediante el estudio de indicadores biológicos y no biológicos obtenidos mediante la colecta y análisis de los sedimentos depositados en sitios donde actualmente hay presencia de manglares.

1.3 Objetivos

General

Reconstruir la historia de la vegetación de las lagunas costeras de La Mancha (Veracruz) y La Encantada (Quintana Roo), durante el Holoceno medio-tardío, e inferir los mecanismos asociados al desarrollo de la vegetación regional y local.

Específicos

- Analizar los cambios en la vegetación reflejados en los ensambles de polen de secuencias de sedimentos holocénicos en las dos lagunas seleccionadas.
- Definir, a partir de las secuencias palinológicas, cuándo se estableció la vegetación de manglar en las lagunas costeras La Mancha (Veracruz) y La Encantada (Quintana Roo).

- Relacionar y comparar los resultados de ambas lagunas tomando en cuenta los diferentes tipos de manglares, y sus diferentes procesos de formación.

1.4 Preguntas de la investigación

- ¿La presencia de la vegetación de manglar ha sido persistente en las lagunas seleccionadas durante el Holoceno?
- ¿Cuál es la influencia del cambio promedio del nivel del mar a través del Holoceno sobre la vegetación reportada en las lagunas estudiadas?
- ¿Los tres principales factores de forzamiento reportados para el área de estudio (actividades antropogénicas, ENSO, Movimiento de la ZCIT) a través del Holoceno se reflejan en las secuencias sedimentarias de las lagunas seleccionadas?

1.5 Hipótesis

- Los bosques de manglar modernos del Golfo de México y el Caribe mexicano se establecieron alrededor de 6000 años antes del presente, momento a partir del cual el nivel del mar inicia su etapa de relativa estabilidad. Así, la vegetación de manglar moderna en las áreas de estudio se estableció una vez que se logró el equilibrio entre las tasas de sedimentación y el aumento del nivel del mar.
- La relativa estabilidad del nivel del mar permite la instauración de condiciones equilibradas de salinidad y aporte de sedimentos a la cuenca, haciendo posible el establecimiento de los bosques de manglar durante el Holoceno.
- Las actividades humanas han sido documentadas en la literatura durante los últimos 5000 años en las tierras bajas de México. Por tanto, es posible observar evidencia de estas en las lagunas estudiadas.
- Diversas líneas de evidencia sugieren que la actividad del sistema El Niño-Oscilación del Sur ha sido variable a través del Holoceno. Así, periodos de tiempo para los cuales se ha reportado alta actividad de El Niño se caracterizarán por condiciones altamente estacionales en la distribución intra-anual de la precipitación en las áreas estudiadas.

Por otro lado, el cambio progresivo hacia condiciones más secas reportado para el hemisferio norte (ZCIT) redundará en un deterioro progresivo de la vegetación de manglar representada en los espectros de polen fósil.

Capítulo 2: Materiales y métodos

2.1 Áreas de estudio

Los dos sitios de estudio seleccionados corresponden a lagunas costeras o sitios con alguna influencia marina, donde la vegetación de manglar predomina en sus alrededores. Además, se identifican otros tipos de vegetación asociada que caracteriza los alrededores, y que responde a las condiciones climáticas y edafológicas regionales. Las generalidades más importantes al estudiar la historia de la vegetación de un sitio incluyen la descripción de la conformación geológica y geomorfológica, la clasificación actual de la vegetación, las características del suelo, la ubicación geográfica, el clima y la susceptibilidad ante disturbios naturales y antrópicos. En el caso de la presente investigación, algunos aspectos importantes que pueden generar influencia sobre la vegetación de las zonas de estudio son los cambios relativos del nivel del mar, que al mismo tiempo se relacionan con las mareas, el oleaje y las corrientes oceánicas.

2.1.1 Geología y geomorfología

La historia geológica del sureste mexicano inicia desde la fragmentación de La Pangea. Desde el Jurásico tardío hasta el Cretácico Tardío, la sedimentación en las cuencas fue dominada por carbonatos, para posteriormente cambiar a depósitos clásticos a inicios del Paleógeno producidos por la Orogenia Laramide la cual formó la Sierra Madre Oriental. Posteriormente, esta sedimentación clástica continuó principalmente en las porciones sur y suroccidental del Golfo de México, donde el Macizo de Chiapas aportó un gran volumen de sedimentos, mientras que sobre el Bloque Yucatán continuaba el depósito de carbonatos de plataforma somera (Padilla y Sánchez, 2007). La separación o proceso de *rifting* del Golfo de México y la evidencia de la sal acumulada aproximadamente entre 164-159 Ma (Salvador, 1991) se dio en una gran cuenca de miles de kilómetros que actualmente está dividida en dos partes, una al norte y la otra al sur, en una franja donde no hay sal, orientada este-oeste en la porción central del Golfo. Esta división sugiere que existió una parte más alta y estrecha en esa parte del Golfo, posiblemente asociada a una cresta de generación de corteza oceánica que indujo el movimiento del bloque de Yucatán hacia el sur durante el Jurásico Temprano a Medio, separando las masas de sal anteriormente mencionadas, donde la meridional se

movió hacia el sur junto con Yucatán (Humpris, 1979). La siguiente evolución geológica trae consigo múltiples eventos orogénicos tectónicos de diferente escala y de apertura de cuencas donde se fueron depositando sedimentos desde las zonas más altas hacia las más bajas. Así, se formaron planicies moldeadas por agentes erosivos hasta formar los relieves actuales que incluyen las lagunas y los lagos (Padilla y Sánchez, 2007).

Laguna La Mancha

La laguna costera de La Mancha se encuentra en el límite de dos provincias geológicas: el Macizo ígneo de Palma Sola y la Cuenca deltaica de Veracruz, constituidas principalmente por rocas del Terciario y del Cuaternario (Rodríguez-Elizarrarás and Morales-Barrera, 2000). El sitio donde se encuentra esta laguna es el único lugar del Golfo de México donde la planicie costera es atravesada por las estribaciones orientales del Cinturón Neovolcánico Transversal (Fig.4). Las formas actuales fueron producto del vulcanismo del Cuaternario y Reciente (< 3 millones de años), las cuales se depositaron en depresiones. Estas arenas volcánicas fueron arrastradas y depositadas en el mar, mezcladas con fragmentos de organismos marinos, removidas por corrientes marinas y viento, para finalmente quedar acumuladas sobre las planicies costeras (Geissert, 2006). Entre 18.000 y 6.000 años el nivel del mar se elevó rápidamente a razón de un metro por siglo aproximadamente (Bird, 2008), por esta razón los ríos acumularon sedimentos y formaron planicies fluviales actuales sobre las cuales se construyó la costa arenosa acumulativa, con los cordones litorales controlados por el oleaje en la fase más intensa de elevación del mar. Así, la línea de costa moderna comenzó a configurarse cuando el nivel del mar llega a su relativa estabilidad, hace aproximadamente 6.000 años (Balsille and Donoghue, 2004). Atrás de los cordones litorales se constituyen las depresiones prelitorales donde se instalan las lagunas costeras de las costas de Veracruz (Geissert, 2006).

La unidad geomorfológica donde se encuentra ubicada la laguna La Mancha corresponde a la Planicie Baja Acumulativa formada en el Cuaternario, marginal al sistema montañoso (Geissert, 1999) (Fig.4A). Las morfologías que se encuentran en las zonas aledañas a la laguna corresponden a cordones litorales más o menos paralelos donde se acumularon sedimentos debido a las oscilaciones del nivel medio del mar. Además, se pueden encontrar diferentes campos de dunas como los son las dunas parabólicas en forma de “U” orientadas

de norte-sur, dunas transversales, y pequeñas dunas de playa. En esta zona se encuentra la depresión prelitoral estrecha donde se localizan lagunas de origen fluvio-marino, aisladas del mar por cordones litorales como el caso de la laguna La Mancha. Por último, la planicie fluvial costera de poca inclinación formada por sedimentos limo-arcillosos transportados y depositados por los ríos Actopan y La Antigua (Geissert, 2006).

Laguna La Encantada

La conformación geológica de la Península de Yucatán es más uniforme comparada con la zona costera de Veracruz. La región está constituida por una secuencia de sedimentos calcáreos de origen marino del Terciario Reciente sometida a una subsidencia lenta y continua, formando un relieve con alturas máximas de 380 msnm en el estado de Quintana Roo (Fragoso-Servón et al., 2016). Estos sedimentos terciarios se encuentran en posición horizontal, con los primeros 120 m compuestos por calizas masivas recristalizadas, cavernosas, muy permeables cubriendo margas y calizas impermeables de centenas de metros hacia el noroeste de la península (García and Graniel, 2010) (Fig.4A). Superficialmente, los suelos producidos son calizas de gran dureza formada por la solución y precipitación de carbonato de calcio que ha cementado granos y fragmentos de conchas cerca de la superficie, formando un espesor de 20 cm aproximadamente. La falta de arcillas sobre la caliza provoca infiltración rápida del agua, disolviendo las rocas y formando el relieve conocido como *karst* o cárstico. Por tanto, no hay cursos de agua superficiales ya que las lluvias saturan el terreno, colman el bajo relieve y se infiltran en el suelo. Esta ruta hídrica da origen a las aguas subterráneas en cavernas, grutas y sumideros (Beddows et al., 2016; García and Graniel, 2010; Smart et al., 2006).

Los sedimentos del Cuaternario corresponden a depósitos calcáreos expuestos después de una ligera emersión de la península, aflorando hacia las zonas costeras. De hecho, las zonas costeras de la Península de Yucatán presentaron sus mayores cambios durante el Pleistoceno producidos por la inestabilidad climática de las glaciaciones y los periodos interglaciares. Tres eventos geológicos determinan la configuración actual: la estabilización de la línea de costa del Pleistoceno en 5 y 8 m sobre el nivel actual del mar (hace ~ 80.000 años), descenso de 130 m del nivel de mar hace 18.000 años dejando la plataforma marina expuesta a procesos terrestres y atmosféricos, moldeando valles y cuencas, sedimentando planicies y deltas las cuales posteriormente permitirán el establecimiento de las lagunas costeras durante la

transgresión del Holoceno. La transgresión del Holoceno ha permitido el depósito de sedimentos carbonatados del Cuaternario en las áreas costeras actuales (Bautista et al., 2005b).

La geomorfología de la zona donde se ubica la laguna La Encantada corresponde con la planicie palustre costera de inundación marina con hundimiento, la cual presenta evidencias de hundimiento limitado por lineamientos o debilidades estructurales donde se concentra la erosión. Se encuentra relacionada tectónicamente a la subsidencia de la región Caribe, tiene un origen carso-tectónico y su evolución cárstica es relativamente reciente. Por otro lado, la morfología aledaña a la zona de estudio corresponde a la planicie estructural escalonada, que se refleja en un relieve complejo compuesto de terrazas estructurales afectadas por disolución. Se presentan hasta 4 escarpes bajos, de menos de 50 m sucesivos del continente hacia el mar, modelados por la disolución de las rocas. En la base de los escarpes se forman dolinas y uvalas creadas a partir de fracturas (Bautista et al., 2005a) (Fig.4A). Es probable que la Encantada se haya constituido inicialmente como una estructura kárstica que posteriormente evolucionó y rellenó hasta obtener su conformación actual.

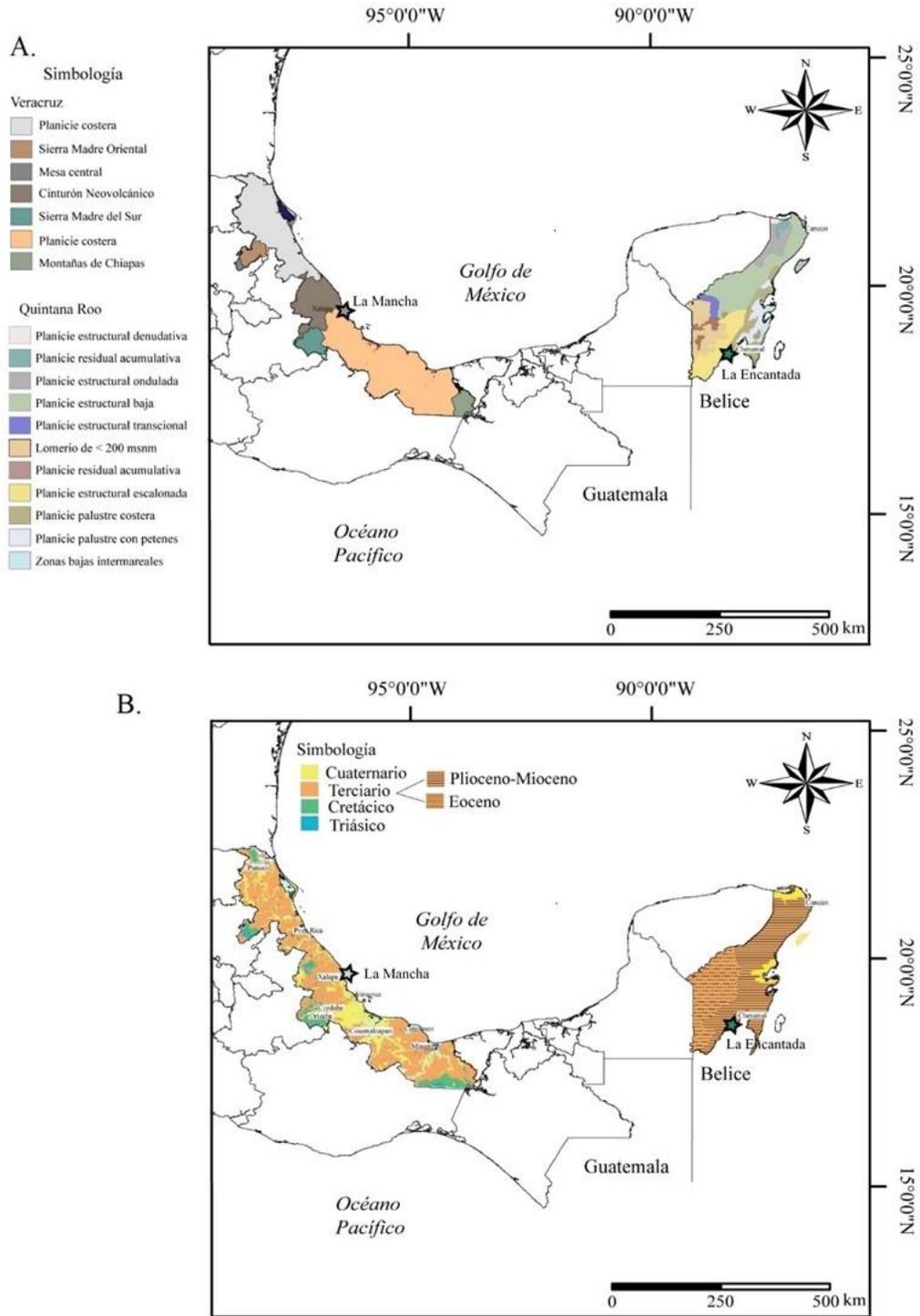


Figura 4. A. Mapa geomorfológico de los sitios de estudio. Elaboración propia a partir de: Geissert,1999 y Bautista et al., 2005a. B. Mapa geológico de las regiones bajo estudio; elaboración propia a partir de: Rodríguez-Elizarrarás y Morales-Barrera, García y Graniel,2010.

2.1.2 Vegetación

La Mancha

El estado de Veracruz posee una topografía muy heterogénea y una cantidad variada de tipos de suelos y climas. Estas características se evidencian en la diversidad de ambientes y microambientes que se presenten desde el nivel del mar hasta los 5.700 m snm del Pico de Orizaba. Los tipos de vegetación en este estudio se han modificado de la clasificación realizada por Rzedowski (1998) para poder desarrollar la delimitación cartográfica. En esta diversidad de ambientes se desarrollan, a grandes rasgos, 9 tipos de vegetación así como coberturas vegetales tales como agricultura temporal y riego, y pastizales (Alan and Martínez, 2010; Benitez et al., 2009) (Fig. 5).

i y ii) Bosque de coníferas y encino: los componentes se ubican por encima de 1500 m snm y hasta los 3000 msnm y es dominado por el género *Pinus*. Se encuentra principalmente en las zonas más altas como en el Cofre del Perote o el Pico de Orizaba, así como en fragmentos de bosques en climas cálidos. Por lo general, estos bosques están asociados con especies del género *Quercus*, formando bosques de pino-encino. Entre el nivel del mar y 2800 m snm, se pueden encontrar bosques de encino donde *Quercus* es más abundante. En Veracruz, los encinares tropicales son abiertos y están dominados por *Quercus oleoides*, por lo que el estrato herbáceo cobra mayor importancia en la estructura de la comunidad.

iii) Bosque mesófilo: se encuentra en climas muy húmedos, de templados a fríos, en cañadas o sitios protegidos por el viento y por lo general se encuentran en laderas escarpadas. Se pueden encontrar a una altitud entre 500 hasta 2000 msnm donde la temperatura media anual varía entre 12 y 23°C, debido a estas características es común encontrar este tipo de bosque en fragmentos con condiciones microclimáticas específicas. Los individuos que lo componen poseen alturas de los 15 a los 35 m de altura, con diámetros hasta de 2 m, constituyendo un bosque denso siempreverde.

iv) Selva alta: la selva alta se presenta en las zonas con clima cálido y húmedo con precipitación media anual entre 1500 y 3000 mm, entre los 0 y 900 msnm. Los árboles que la componen tienen alturas entre 25 y 40 m de altura y mantienen sus hojas todo el año.

v) Selva mediana: la selva mediana comparte algunas características anteriores, con la diferencia de que la altura de los árboles es menor a 25 metros, y menos de la mitad de ellos pierden sus hojas durante la temporada de sequía (subcaducifolios). Su distribución puede llegar a los 1300 msnm y la precipitación puede llegar a los 1500 mm, presentando una marcada época de sequía.

vi) Selva baja: la selva baja se puede encontrar en climas cálidos con dos estaciones marcadas de lluvias y sequía. El promedio de lluvia anual que recibe va desde 300 hasta 1500 mm, con árboles entre 5 y 15 metros de altura de tonos verde claro en temporada de lluvias (Benitez et al., 2009).

vii) Vegetación acuática: la vegetación acuática se presenta en zonas cálido-húmedas y se distinguen principalmente dos tipos, el popal y el tular. El popal se compone de especies herbáceas de pantano de 1 a 3 m de alto en agua dulce estancada entre 0.5 y 1.5 m de profundidad. El tular se compone de plantas de 1 a 3 m de alto arraigadas al fondo de un cuerpo de agua de corriente lenta de agua dulce o salobre.

viii) Manglar: se presenta en clima cálido a lo largo del litoral asociado a lagunas costeras, bahías y desembocaduras de ríos al mar. Es un tipo de vegetación muy persistente por su alta tolerancia a los cambios en los niveles de agua y salinidad, así como su resiliencia hacia fenómenos climáticos como los huracanes y tormentas. Se compone de arbustos de 2 a 25 m de altura y plantas perennes. En Veracruz, la especie más común es el mangle rojo (*Rhizophora mangle*), así como también hay presencia de mangle negro (*Avicennia germinans*), mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) y mangle botoncillo (*Conocarpus erecta*).

ix) Matorral: se caracteriza por crecer en clima árido y semiárido sobre laderas calizas o volcánicas aparentemente desoladas. El clima donde se presenta es extremoso, con un invierno agresivo y la época de estiaje más larga que la de lluvias. Alcanza hasta 2800 msnm donde crecen arbustos con hojas rígidas y varias especies contienen espinas (Benitez et al., 2009; Lopez-Portillo et al., 2010; Moreno-Casasola and Monroy, 2006).

La Encantada

La conformación de los suelos donde se desarrollan los diferentes tipos de vegetación en el estado de Quintana Roo, presenta diferencias en relación con las mencionadas para el estado de Veracruz. Se sugiere que el material que da origen a los suelos de la península es un depósito calcáreo superficial presente sobre la roca en el momento en que se dio el levantamiento del bloque Yucatán (Wright, 1970). Aunque estudios recientes realizados en el sur de la península evidencian el desarrollo de suelos a partir de la disolución de la roca caliza, y un horizonte petrocálcico con espesores menores a 60 cm (Bautista et al., 2005b). En este contexto se desarrollan 6 principales tipos de vegetación (excluyendo las actividades agrícolas) descritas a continuación (Fig.5).

i) Selva mediana subperennifolia: es la comunidad que ocupa mayor extensión de la Península de Yucatán (selva chiclera). Se desarrolla en suelos profundos y con alto contenido de materia orgánica y es en ella donde se encuentra la mayor complejidad y diversidad de especies. El dosel alcanza entre 15 y 20 m de altura, con el 25% de individuos dejando caer sus hojas en la época seca.

ii) Selva mediana subcaducifolia: es una de las comunidades más representativas del estado. Se extiende desde la parte nororiental y se enfila rumbo al suroeste, pasando por el centro hasta internarse al norte de Campeche. Se desarrolla sobre suelos pedregosos con una delgada capa de materia orgánica. Sus árboles alcanzan alturas promedio entre 10 y 15 metros (Flores-Guido et al., 2010). Se distribuye en climas cálidos subhúmedos con lluvias en verano, con precipitaciones entre 1078 y 1220 mm al año, temperatura media anual de 25.9 a 26.6 °C (García, 1998). La selva mediana subcaducifolia ha sido utilizada para actividades agrícolas y luego abandonada, ocasionando la sucesión secundaria y mostrando un mosaico de etapas sucesionales de vegetación compuesta principalmente por herbáceas (Durán and Méndez, 2010).

iii) Selva baja inundada o inundable: está poco representada en Yucatán ya que está formada por manchones en los estados de Campeche y Quintana Roo. Ocupa suelos conocidos por lo mayas como “akalchés”, con menor contenido de materia orgánica y son más pobres debido a que están inundados durante largos períodos, con pocos afloramientos rocosos, de color gris oscuro y drenaje lento. Los árboles alcanzan alturas entre 5 y 6 metros y se puede identificar una dominancia de varias especies de leguminosas.

iv) Manglares: es la vegetación que abarca las zonas litorales de Yucatán, especialmente los bordes de las lagunas costeras. Los suelos donde se establecen los manglares son de origen calcáreo y contienen turba originada por la materia orgánica retenida. Estos suelos permanecen casi siempre inundados, muchos se secan en época de sequía formando blanquizales que se caracterizan por tener suelos hipersalinos. En esta zona se pueden encontrar 4 especies de manglar, pero *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* se distribuyen en suelos que permanecen inundados durante largos periodos y con mayor concentración de sales (Flores-Guido et al., 2010).

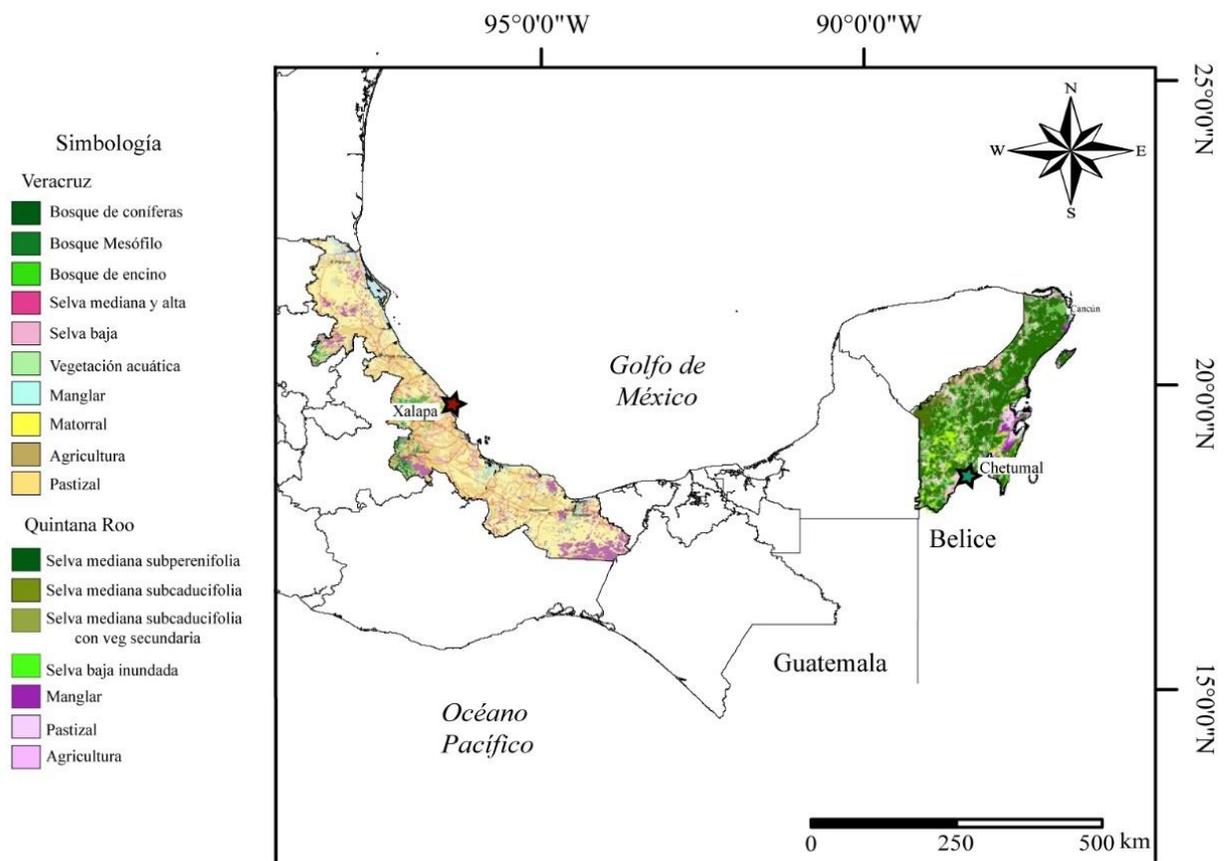


Figura 5. Tipos de vegetación del estado de Veracruz, con ubicación de la laguna La Mancha (estrella roja) y del estado de Quintana Roo, con ubicación de la laguna La Encantada (estrella verde). Elaboración propia a partir de: Benitez et al., 2009; Durán and Méndez, 2010.

2.1.3 Características Regionales del Golfo de México y el Caribe mexicano

Anteriormente se evidenció que las dos lagunas seleccionadas en este estudio presentan diferencias en cuanto a la conformación del basamento, su posición respecto a la línea de costa, y en el tipo de vegetación regional. Estas características permiten entender el contexto de formación de cada uno de los sitios y el desarrollo de la vegetación a través del tiempo. Además, es importante considerar otras variables que pueden generar influencia directa o indirecta sobre los sitios de estudio tales como el oleaje, el efecto de los huracanes, y el comportamiento del nivel promedio del mar tanto en el Golfo de México como en el Caribe Mexicano.

Los antecedentes de formación de los sitios donde se formaron las lagunas seleccionadas para este estudio permiten determinar que ambas se encuentran en zonas relativamente planas con una relación directa o indirecta con el mar. Si bien, esa relación con el mar es muy diferente en ambos sitios y con lo que los agentes erosivos que moldean el paisaje también poseen diferente influencia. La geodinámica costera que representa a las costas del Golfo de México y el Caribe Mexicano muestra una tendencia general hacia el retroceso de la línea de costa hacia el continente, del tipo acumulativa de barrera y acumulativa de playas abiertas respectivamente. Así, ambas costas presentan un panorama vulnerable al ascenso del nivel del mar ya sea por la tectónica que actúa en escala de centenares de años hasta décadas o por eventos locales de inundación provocados por fenómenos climáticos (Ortiz, 2016; Ortiz and Méndez-Linares, 1999). Desde el punto de vista tectónico ambas costas se clasifican como estables pasivas de deriva (arrastre) que se encuentran adosadas y forman parte de la placa litosférica en desplazamiento divergente de separación de la dorsal, por consiguiente, es una zona de transición del subsuelo donde limita el basamento superior continental con la capa que compone la placa oceánica (Carranza et al., 1975). Por cual, su relativa estabilidad posibilita el análisis de cambios a través del tiempo tomando como referencia la conformación actual.

Los ciclones y huracanes son fenómenos que también afectan las zonas costeras de manera diferencial. En el caso del Golfo de México la incidencia de estos fenómenos en la zona central es menor a 20 eventos en 100 años, mientras que al norte la incidencia aumenta entre 20 y 40 eventos en 100 años. En el Caribe Mexicano, al sur de Quintana Roo se documentan

entre 20 y 40 eventos en 100 años sin embargo, al norte del estado aumenta entre 40 a 60 eventos en 100 años (Ortiz, 2016). Por su parte, el oleaje en el Golfo de México en comparación al Caribe Mexicano, es extremo principalmente en los meses de invierno debido a eventos de nortes, mientras que en las costas del Caribe Mexicano solamente hay un aumento del 10% en el oleaje (Ochoa de la Torre and Zavala-Hidalgo, 2015).

La dinámica oceánica del Golfo de México y el Caribe es parte de una zona más extensa que relaciona el mar Caribe con las aguas del Atlántico que llegan al Golfo de México. La cuenca del Caribe está conectada con el Atlántico, la cual se compone de 5 masas de agua principales: Agua Superficial del Caribe (CSW), Agua superficial subtropical del Atlántico Norte (ASSAN), Agua Central del Atlántico Noroccidental (TACW), Agua Intermedia del Antártico (AAIW) y el Agua Profunda del Atlántico Norte (APAN). Superficialmente las aguas del Caribe son cálidas y su salinidad se modifica por la precipitación, escorrentía y surgencia (Hernández-Guerra and Joyce, 2000). Recientemente se ha evidenciado descarga de aguas subterráneas de la Península de Yucatán en la región del Caribe Mexicano, lo que podría modificar la dinámica de las aguas del Caribe, principalmente la salinidad superficial (Carrillo- Bibriezca et al., 2008). La precipitación y las tormentas tropicales modifican las masas de agua superficial en el Caribe, de manera que ocurre un transporte hacia el Golfo de México que posiblemente aflorarán en las aguas del norte de la Península de Yucatán (Ochoa de la Torre and Zavala-Hidalgo, 2015).

Ambas lagunas están influenciadas por el aumento del nivel promedio del mar según su geodinámica costera. No obstante, el efecto de los huracanes y ciclones varía debido a su posición en relación con el Caribe Mexicano y las dinámicas del Océano Atlántico. La laguna Encantada se encuentra ubicada dentro del continente y en su salida con el mar se encuentra la Bahía Chetumal, donde las corrientes y la influencia marina es menor que en la laguna La Mancha localizada en el litoral del Golfo de México expuesta de manera directa a la dinámica marina. Esta diferencia implica respuestas diferentes a la influencia de fenómenos meteorológicos de alta energía y del oleaje. Mientras La Encantada se encuentra mejor resguardada dentro del continente, La Mancha se encuentra sobre la costa donde hay mayor exposición ante estos fenómenos. De manera contrastante, mientras La Mancha es protegida de los vientos marinos por la topografía local, el contacto de la Encantada con las dinámicas atmosféricas marinas es más directo dada la falta de relieve.

2.1.4 Actividad Humana

Las actividades humanas han sido reportadas en el Holoceno tanto en la zona del Golfo de México como en el Caribe Mexicano. Investigaciones recientes han revelado ocupación humana en la zona de Tabasco, zona intermedia entre el Golfo de México y la Península de Yucatán, a partir de ~ 3.000 años cal AP (1000 AC) del periodo Preclásico Maya (Inomata et al., 2020). Estos hallazgos permiten ampliar el rango de tiempo y la identificación de los sitios donde los grupos humanos han establecido vidas sedentarias en villas, con una organización social y política definida. En Veracruz, se han documentado hallazgos de cerámicas olmecas entre ~ 5.000 y 3.500 años cal AP (Medellín, 1960), incluyendo un asentamiento totonaco cerca de la laguna La Mancha establecido estratégicamente para el aprovechamiento de los recursos ofrecidos por los sistemas costeros y lagunares cercanos (Melgarejo, 1975). De hecho, es altamente probable que la zona conocida como La Mancha haya sido poblada por totonacas debido a su proximidad con zonas arqueológicas de estos grupos, una de ellas localizada 8 km al norte conocida como Quiahuixtlán, a la altura de la playa de Villarrica. La segunda zona arqueológica importante se encuentra a 15 km de La Mancha, conocida como Cempoala (Paradowska and Moreno-Casasola, 2006), lo cual permite reiterar la presencia humana y posibles actividades cerca de la zona de estudio. Otra de las evidencias que aclaran el panorama de actividad humana en Veracruz es la presencia de polen de *Zea mays* en sedimentos datados con una edad de 5.000 años cal AP, lo que evidencia actividad agrícola en la planicie costera que ha venido transformando la dinámica costera y el ambiente (Pohl et al., 2007; Sluyter and Dominguez, 2006b).

El estudio de Sluyter and Domínguez (2006b) corresponde a un reporte de vestigios arqueológicos ubicados en Tabasco, donde se registran hallazgos de polen de *Zea mays* a partir de 6.200 años cal AP (Pope et al., 2001). Así, el rango de aparición de cultivos en zonas intermedias entre la zona costera de Veracruz, donde se localiza la laguna La Mancha y la Península de Yucatán, donde se ubica la laguna La Encantada se remonta al Holoceno medio. La actividad humana que muestra el paso de vida nómada a la ocupación de asentamientos humanos está documentada a través de actividades agrícolas debido a la presencia de polen de maíz, y del hallazgo de evidencia arqueológica. Esta ocupación de los grupos originarios

posiblemente recorre la costa de Veracruz hasta la Península de Yucatán en diferentes momentos dentro del Holoceno.

Varias investigaciones evidencian la ocupación de los pueblos mayas en la Península de Yucatán, incluyendo el estado de Quintana Roo donde se encuentra ubicada la laguna Encantada. En este estado se han realizado investigaciones que incluyen el hallazgo de huesos humanos con edades entre ~ 13.000 y 9.000 años cal AP en cuevas sumergidas y cenotes (Gonzalez et al., 2013; Hubbe et al., 2019). Empero, la discusión de los primeros pobladores ha sido tendencia en las últimas décadas debido a la aparición de nuevas teorías basadas en los descubrimientos arqueológicos, los cuales se han apoyado en técnicas metodológicas mejoradas que posibilitan ampliar la cantidad y calidad de análisis de laboratorio (Ardelean et al., 2020; Inomata et al., 2020; MacDonald et al., 2020). Las primeras investigaciones apuntaban a la aparición de grupos humanos a partir de 6.000 años cal AP en el sur de la Península de Yucatán, principalmente de los pobladores de la civilización Maya (Hammond, 1982). Es a partir de estos primeros hallazgos arqueológicos, y ante las características físicas de la Península de Yucatán como la delgada capa de suelo, la densa vegetación que se ha formado en algunos sitios, la precipitación que erosiona la superficie y arrastra parte del suelo, sumado a la descomposición de la vegetación, lo que condujo a los investigadores del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) a iniciar proyectos para explorar el sistema de cavernas de la gran infraestructura kárstica subterránea que compone la Península de Yucatán, dando como resultado el *“Atlas Arqueológico Subacuático para el Registro, Estudio y Protección de los Cenotes en la Península de Yucatán”* (Pedroza, 2010).

Es a partir de estas investigaciones que se han ampliado las evidencias, y así el rango de tiempo en el que los Mayas se establecieron como civilización, hasta su colapso que provocó la dispersión o desaparición de gran parte de la población durante el periodo conocido como el Clásico Maya (Dunning et al., 2013; Nalda, 2005). Las evidencias arqueológicas sumadas a la evidencia palinológica permiten ampliar el rango de ocupación humana hasta los 11,000 años cal AP y de esa forma determinar a la laguna Encantada como un sitio afectado por la intervención humana, donde posiblemente las tierras hayan sido utilizadas para el aprovechamiento de recursos hídricos, usos religiosos o cambio de uso de suelo mediante

tecnificación de la producción agrícola (Dussol et al., 2017; Jacob, 1994; Jones, 1994; Neff et al., 2006).

2.2 Trabajo de Campo

El trabajo de campo consistió en la extracción de uno o varios núcleos de sedimento en cada uno de los sitios. Estos núcleos deben ser lo más contiguos posible para poder conformar una secuencia sedimentaria continua y completa. La selección de los sitios de perforación se realizó tomando en cuenta la profundidad de la columna de agua, el sitio con menor perturbación posible (para conservar el orden estratigráfico de los sedimentos a través del tiempo), la forma y tamaño del cuerpo lagunar, y en uno de los casos de estudio se tomaron en cuenta las características de preservación del bosque actual de manglar. El material utilizado para realizar la perforación se compone principalmente de un equipo especializado, el cual permitió atravesar las capas de sedimentos, no así su basamento rocoso (Fig.6). El equipo utilizado consistió en: tubos “*Casing*”, un pistón tipo Livingstone modificado, tubos de aluminio de 5 cm de diámetro y ~ 1,30 metros de longitud, cabezal de corte, varillas de aluminio de 1 m de longitud, cable, plataforma, base flotante de la plataforma, anclas y cuerdas, y remos.



Figura 6. Equipo de perforación. A. Partes del equipo para perforación. B. Pistón tipo Livingstone modificado. C. Ejemplo de cómo se ingresa el pistón en el tubo de aluminio donde se almacena sedimento. D. Fotografías en campo de preparación del pistón dentro del tubo de aluminio. E. Fotografía del pistón ingresado con el cabezal de corte, listo para ingresar a través del "casing".

Extracción de núcleos de sedimento

Las perforaciones se realizaron en varias etapas que permitieron realizar la recuperación de las secuencias sedimentarias. La primera etapa consistió en montar el equipo necesario sobre una plataforma flotante, con el fin de alcanzar el sitio de perforación seleccionado. Una vez ubicado en el sitio de perforación se lanzaron 4 anclas para estabilizar la plataforma. En algunos casos, principalmente en manglares, no es necesario armar una plataforma ya que la perforación se puede realizar en tierra firme. Una vez en el sitio se procedió con el armado del equipo y la estabilización de la plataforma. En la segunda etapa se utilizó un pistón Livingstone modificado (Colinvaux et al., 1999) para garantizar una recuperación de aproximadamente 95% del sedimento en incrementos de un metro. Con ayuda del pistón y los tubos "casing" se extrajo los sedimentos dentro de cada uno de los tubos de aluminio de un metro. Cada uno de los tubos se rotuló con las 3 primeras letras del lago o laguna, el año, número de núcleo en números romanos y el número de "drive". Por ejemplo, LEN17I-DR1.

Finalmente, los tubos se transportaron para ser almacenados a baja temperatura ($\sim 4^{\circ}\text{C}$), a fin de mantener el buen estado del sedimento y los indicadores.

Extracción de muestras de la interfaz agua-sedimento

Las muestras modernas se recolectaron con una draga Ekman (Ekman, 1911) desde un bote. Estas muestras se tomaron tratando de abarcar la mayor área posible de la laguna, y en cada punto seleccionado se sumergió la draga hasta la interfase agua-sedimento. Para cada uno de los puntos de muestreo se registró como mínimo un código de muestra, la ubicación en coordenadas, la profundidad del agua, así como otros parámetros limnológicos de interés.

2.3 Trabajo de Laboratorio

La primera etapa de este trabajo se realizó con los tubos de aluminio o núcleos de sedimento y el material extraído con la draga. Los núcleos de sedimento se tomaron del sitio de almacenamiento (a baja temperatura) y se seccionaron en dos partes iguales de manera longitudinal con una sierra de mesa. Una vez abiertos, se rotularon identificando la parte superior e inferior, así como cada 5 cm o cada centímetro a los costados de cada tubo. Esta última rotulación facilitó las siguientes etapas de muestreo. Posteriormente, los sedimentos de los tubos rotulados fueron fotografiados para su documentación.

Los registros sedimentarios pueden construirse a partir de varias perforaciones de puntos aledaños o por sedimentos de una misma perforación. En el caso de que haya sido construido a partir de dos perforaciones se debe realizar una sección compuesta mediante correlación estratigráfica, buscando la continuidad de la columna estratigráfica (Fig.7). Sin embargo, cuando los sedimentos corresponden a una sola perforación, se realiza la columna según el orden de los incrementos extraídos. En la presente investigación se dieron ambos casos, una sección compuesta en el caso de la laguna La Encantada y una perforación continua en el caso de La Mancha.



Figura 7. Ejemplo de empalme para elaborar sección compuesta en núcleos de la laguna La Encantada.

En ambas secuencias sedimentarias se realizó el siguiente procedimiento:

- Descripción cualitativa de las características de los sedimentos como color, textura y reacción al HCl (10%), esta última para evaluar el contenido de carbonatos.
- Muestreo de sedimento para análisis de polen (1 cm³), geoquímica (2 a 3 cm³), partículas de carbón (1 cm³), y en el caso de OSL y ¹³⁷Cs la cantidad de sedimento disponible (Fig.8).



Figura 8. Herramientas utilizadas para realizar el muestreo de los núcleos en el laboratorio.

Además, se tomó 1 cm³ de cada muestra de sedimento tomado con la draga para realizar el análisis de polen moderno.

Durante el muestreo también se tomó sedimento masivo, de dos centímetros continuos, para realizar fechamientos de radiocarbono con el método de espectrometría de masas con acelerador (AMS, por sus siglas en inglés). Para este se utilizó sedimento masivo dado que

no se encontraron microfósiles. Posterior a la datación en el laboratorio de radio-cronología de Queen's University en Belfast, cada fecha de radiocarbono se calibró para obtener años calibrados antes del Presente (cal AP) usando la curva de calibración IntCal13 (Reimer et al., 2013). Finalmente, estas fechas calibradas fueron utilizadas para construir el modelo edad-profundidad bayesiano utilizando Bacon (Blaauw and Christen, 2011) con el programa R. En esta investigación se tomaron muestras de ambos sitios para construir sus respectivos modelos cronológicos. En el caso de la laguna La Mancha se tomaron 8 muestras, mientras que en La Encantada se tomaron 10 muestras.

Análisis de polen: Las muestras fósiles tomadas de los núcleos y las muestras modernas se trataron con el procedimiento estándar de ácidos y bases para extraer granos de polen del sedimento (Faegri and Iversen, 1989). El primer paso consistió en lavar cada muestra y tratarla con HCl para remover carbonatos y KOH para eliminar ácidos húmicos. Posteriormente, se deshidrató cada muestra para poder realizar el procedimiento conocido como acetólisis (Erdtman, 1969) que elimina el protoplasma de los granos de polen, dejando solamente la exina, la cual es posteriormente utilizada para la identificación del taxón bajo el microscopio (Fig.9A). Seguidamente, las muestras se volvieron a deshidratar para continuar con la separación gravimétrica de los granos de polen (Krukowski, 1998), la cual permite la separación del material inorgánico residual pesado de los granos de polen. Los granos se extrajeron con una micropipeta y se trasladaron a un nuevo tubo de ensayo donde se realizaron lavados con agua destilada, para finalmente conservar el residuo en glicerina en un último recipiente.

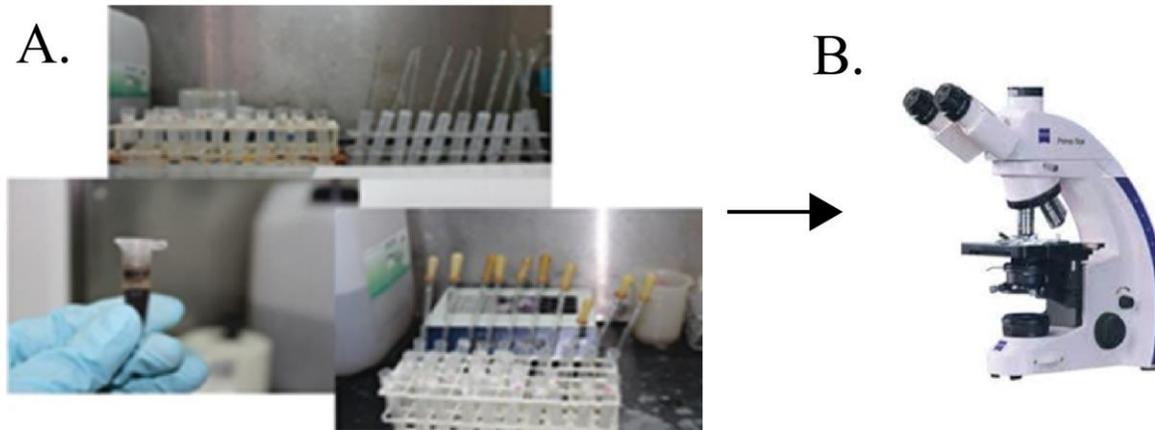


Figura 9. Metodología de laboratorio A. Resumen del procesamiento de polen en laboratorio. B. Microscopio óptico utilizado para observación y clasificación de granos de polen.

Una vez procesadas, las muestras se observaron bajo microscopio óptico con el fin de identificar y clasificar los granos de polen en familia, género y algunas veces especie, de acuerdo con sus características morfológicas. Esta identificación se realizó con ayuda de claves de polen digitales y publicadas (Mao et al., 2012; Roubik and Moreno, 1991; Willard et al., 2004) (Fig.9B). En este caso, los conteos de polen se realizaron hasta alcanzar una suma mínima de 300 granos por muestra. Esta información se recopiló en una base de datos en conteos simples y en porcentajes que posteriormente se graficaron como diagramas de polen en el programa C2 (Juggins, 2007) o en R (RCoreTeam, 2017).

Análisis de partículas de carbón: Este procedimiento se realizó con el fin de extraer las partículas de carbón de los sedimentos y reconstruir la frecuencia de incendios a través del tiempo. Para ello cada una de las muestras de 1 cm³ fueron defloculadas en un tubo de ensayo con pirofosfato de sodio (Na₄P₂O₇), y posteriormente calentadas en una parrilla por 20 minutos. Posteriormente, las muestras son tamizadas a través de una malla de 53 micras usando pirofosfato de sodio y agua. Finalmente, se lavaron las muestras y se recuperó el material restante en un tubo pequeño para centrifugar y eliminar el excedente de agua. Una vez que se tuvo el material deseado en cada tubo, se realizó la separación manual de partículas microscópicas de carbón y la toma de fotografías utilizando un microscopio estereoscópico (Clark, 1988) (Fig.10). Las imágenes de cada muestra se procesaron utilizando ImageJ (Rasband, 2005), contando el número de píxeles cubiertos por las partículas de carbón y expresada como área normalizada sobre volumen (mm²/cm³).

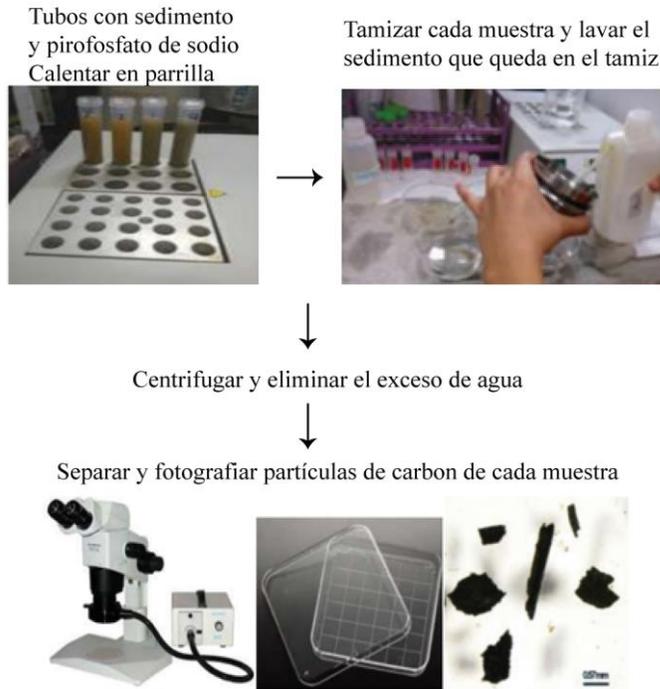


Figura 10. Resumen de metodología utilizada en el laboratorio para extracción de partículas de carbón.

Luminiscencia ópticamente estimulada (LOES/OSL): El método de OSL o LOES parte del principio de que los electrones se almacenan en trampas de algunos minerales, como cuarzo y feldespato, al momento de estar ausente la radiación solar (Aitken, 1998). La radiación natural, omnipresente en los suelos, provoca que los electrones de granos minerales se movilen de una banda de valencia a una de conducción. Entre estas bandas existen vacíos donde se producen imperfecciones de la estructura cristalina (trampas), que tienen la propiedad de almacenar electrones por mucho tiempo. A medida que pasa el tiempo donde no se expone el mineral a la luz se va incrementando el número de electrones “atrapados” debido a la exposición de la radiación ionizante del suelo. Por último, estos materiales expuestos a radiación donde se almacenaron los electrones se exponen a luz artificial de color azul y roja produciendo la estimulación de los electrones, permitiendo medir las cantidades de energía almacenada. En este caso los materiales se “resetean” ya que fueron expuestos a la luz, y por tanto no se pueden medir dos veces (Aitken, 1998; Muñoz-Salinas and Castillo-Rodríguez, 2014) (Fig.11).

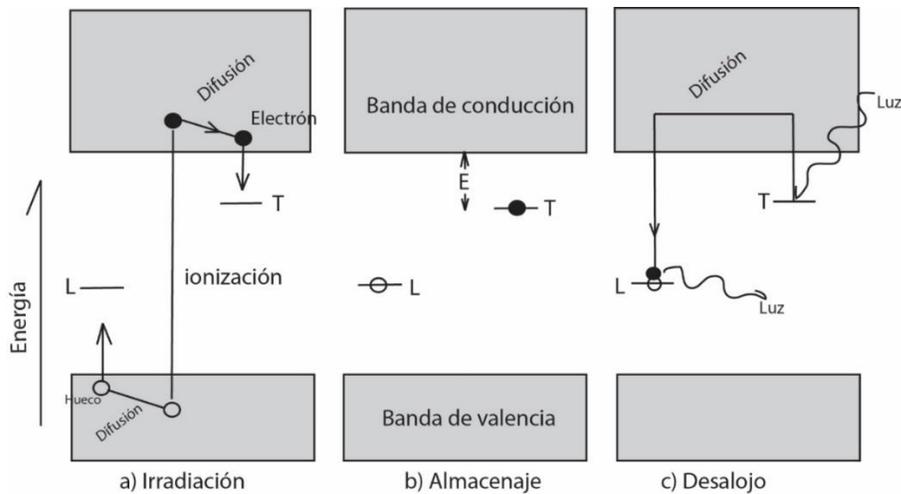


Figura 11. Representación del proceso de OSL y los niveles de energía dentro de los minerales (Tomado y modificado de: Aitken, 1998)

El equipo y los materiales necesarios para realizar este análisis son (Fig.12B y C):

- Equipo portable lector de OSL diseñado y construido por la “Scottish Universities Environmental Research Centre (SUERC)”
- Petrys de aluminio 50x20 cm
- Marcadores
- “Masking tape”
- Espátulas
- Algodón
- Alcohol



Figura 12. Materiales utilizados para realizar el análisis de OSL A. Equipo SUERC portable utilizado para mediciones. B. Ejemplo de recipientes utilizados para almacenar sedimentos y realizar mediciones en el equipo.

Una vez que se tuvieron todos los materiales, se procesó cada una de las muestras, y se ingresaron una a una al equipo SUERC (Fig.12A). Cada medición tuvo una duración de 1 min, en total son 2 minutos por muestra, una medición corresponde a la luz azul y la segunda al infrarrojo. Todo este procedimiento se realizó bajo luz roja, ya que al exponer el sedimento a luz blanca antes de la medición producirá un error debido al restablecimiento de los valores iniciales de los minerales.

Radiocésio o ^{137}Cs : El ^{137}Cs es un radioisótopo antropogénico del elemento Cesio con una masa atómica de 137. Su propagación inicio entre los años 50's y 60's, con los accidentes y pruebas nucleares, y posteriormente inicio su depósito por caída. Tiene una especial afinidad con las partículas finas del suelo como arcillas y partículas orgánicas, además el movimiento químico y biológico del Cesio en el suelo es muy limitado (Yushend, (n.d)). Por tanto, el ^{137}Cs es muy utilizado para estudiar la erosión y sedimentación del suelo ya que su vida media le permite permanecer en las muestras por varios años (Fig.13).

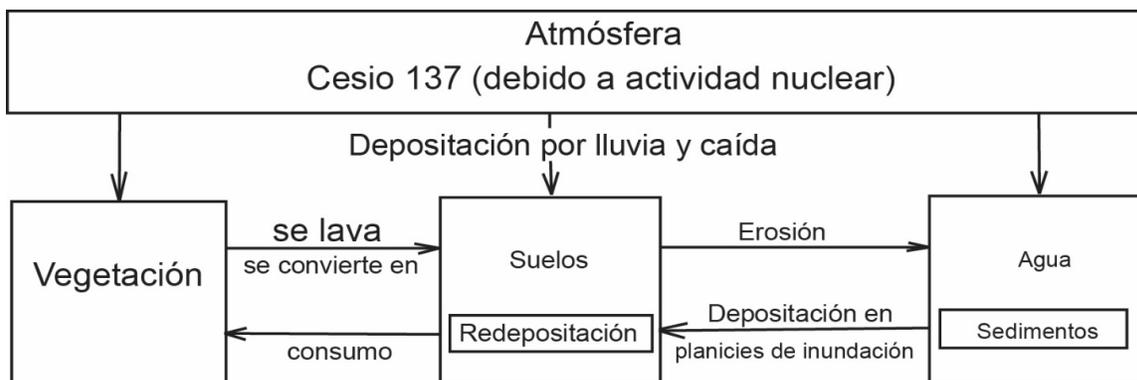


Figura 13. Diagrama del ciclo del ^{137}Cs en el paisaje (tomada y modificada de Ritchie and McHenry,1990).

El equipo y los materiales necesarios para realizar este análisis son:

- Espectrómetro de rayos beta y gamma
- Bandejas de plástico de ~ 8 cm de diámetro.
- Bolsas para almacenar sedimento
- Marcadores
- Horno para el secado de muestras
- Mortero de ágata

Las muestras tomadas del núcleo de sedimento se analizaron en el espectrómetro de rayos beta y gamma. En nuestro caso al ser muestras de pocos gramos (< 20 g) se debe dejar hasta 10 mediciones (1 hora cada muestra) cada muestra con el fin de aumentar la precisión de cada medición, a partir de un valor medio de las mediciones (Ritchie and McHenry, 1990).

2.4 Análisis de Datos

Las bases de datos resultantes de los análisis de polen fósil y moderno están compuestas por más de dos variables, por tanto, los análisis estadísticos utilizados para facilitar la interpretación de este conjunto de datos corresponden a técnicas multivariadas. En esta investigación se utilizaron tres: el escalamiento multidimensional no métrico (*Non-metric Multidimensional Scaling*) o NMDS (por sus siglas en inglés), el análisis de correspondencia sin tendencia (*Detrended Correspondence Analysis*) o DCA (por sus siglas en inglés) y el análisis de componentes principales (*Principal Component Analysis*) o PCA (por sus siglas en inglés). Cada una de ellas se explicará brevemente a continuación.

A. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS: *Non-metric Multidimensional Scaling*)

En el caso de las bases de datos de polen (moderno y fósil) el análisis se aplicó a las abundancias relativas, es decir a los porcentajes, de la base de datos que contiene los taxa encontrados en cada una de las muestras. La ordenación se realizó para resumir la variabilidad temporal del espectro de polen, y para evaluar la dinámica temporal de la vegetación en el contexto del cuerpo lacustre moderno. Esta técnica ordena las muestras en un espacio de K dimensiones definido *a priori* por el investigador, sobre el cual se ordenan las muestras manteniendo las relaciones topológicas entre ellas (Legendre and Legendre, 2012). En este estudio, se utilizó este análisis con tres dimensiones ya que de esta manera la ordenación es más relajada, de manera que la afinidad entre espectros de polen puede ser más fácil de representar. Las relaciones topológicas entre muestras fueron definidas a través de una matriz de disimilitud basada en la métrica Bray-Curtis.

B. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA: Detrended Correspondence Analysis)

El análisis de correspondencia sin tendencia es una técnica de reescalamiento multidimensional utilizado en secuencias fósiles multivariadas ya que permite resumir cambios ecológicos a través del tiempo. Los resultados de este análisis pueden ser interpretados de manera directa en términos de recambio ecológico y requiere de pocos supuestos. Por tanto, hay tres mecanismos básicos que permite utilizar el DCA para interpretar las secuencias fósiles: a) permite identificar el espacio ecológico a través de interpretación a priori de la ordenación de las especies; b) permite localizar momentos en el tiempo dentro del espacio ecológico definido por las especies, y la cuantificación de la distancia ecológica entre muestras; c) se pueden calcular las distancias ecológicas como medio para poner muestras individuales en el contexto histórico ofrecido por la secuencia sedimentaria estudiada (Correa-Metrio et al., 2014).

El re-escalamiento dimensional a través del DCA es una herramienta útil para obtener el espacio ecológico reflejado por la secuencia fósil de proxies biológicos. Cuando se establece el espacio ecológico por el arreglo de los taxa, es más fácil inferir los cambios ecológicos a través del tiempo y determinar el recambio de especies de las comunidades. El uso del DCA permite definir 3 aspectos de los estudios paleoecológicos y paleoclimáticos: la definición cuantitativa de los escenarios ecológicos y climáticos definidos por la dinámica de la comunidad en una escala de tiempo estudiada, la cuantificación de cambios a través del tiempo y la velocidad en que ocurren y, la construcción de un contexto para comunidades en un periodo de tiempo en términos de los posibles ensamblajes revelados por la información fósil disponible (Correa-Metrio et al., 2014; Hill and Gauch, 1980).

C. Análisis de componentes principales (PCA: Principal Component Analysis)

El objetivo de este análisis consiste en transformar un conjunto de variables (variables originales) en un nuevo conjunto de variables (componentes principales) independientes. Se busca explicar fenómenos cuya información se concentra en muchas variables correlacionables entre sí, lo que permite reducir la dimensión del número de variables inicialmente consideradas y ordenar las nuevas variables según la información que sintetizan.

Como medida de la cantidad de información incorporada en el componente se utiliza la varianza de cada eje (Peña, 2002).

En esta investigación, se utilizó el PCA para buscar la relación entre la abundancia de polen y la geoquímica de elementos traza. En este caso, se realizó para uno de los sitios de estudio con el fin de mejorar la interpretación de la historia paleoambiental ya que permitió relacionar las condiciones secas y húmedas con los cambios de vegetación. Los resultados de este análisis se grafican estratigráficamente para observar las tendencias y cambios a través del tiempo.

Capítulo 3: Establecimiento de bosques de manglar durante el Holoceno en la costa oeste del Golfo de México

Resumen

El establecimiento de los ecosistemas de manglar depende de una intrincada red de interacciones entre factores físicos y biológicos altamente dinámicos a través del tiempo. En escalas de tiempo milenarias a centenarias, los climas regionales, los niveles del mar y la geomorfología local juegan un papel fundamental en el establecimiento de los manglares. Mientras que la dinámica fluvio-marina define los escenarios sedimentarios costeros, la precipitación regional y la entrada de agua dulce modulan la salinidad y los patrones de inundaciones estacionales. En este capítulo, se analiza un registro sedimentario continuo de ~ 7800 años de la costa occidental del Golfo de México para estudiar los procesos costeros biofísicos regionales y la historia de los manglares que hoy ocupan la región. Además del registro sedimentario fósil, se utiliza un muestreo sistemático de la interfaz agua - sedimento para generar un marco de referencia moderno para interpretar conjuntos de polen fósil. Los resultados indican que la ubicación del núcleo que se encuentra actualmente al nivel del mar, estuvo por debajo del nivel del mar de ~ 7.800 a 4.000 calibrado años antes del presente (cal AP). El establecimiento de rodales densos de manglar tuvo lugar alrededor de 3700 cal. AP, cuando los niveles regionales del mar se estabilizaron, lo que resultó en un aumento sustancial de materia orgánica y, por lo tanto, de carbono almacenado en los sedimentos. Sin embargo, la sucesión ecológica del manglar que comenzó a partir de ~ 6000 cal AP, se interrumpió por una sequía regional que se extendió desde ~ 5400 a 3700 cal AP. Desde 3700 cal BP hasta el presente, la laguna se ha caracterizado por una relativa estabilidad, tanto en el sustrato como en el nivel del mar, que en conjunto han facilitado el establecimiento de bosques de manglar densos. En general, el registro demuestra la complejidad de las interacciones entre factores locales y regionales en el desarrollo y evolución de la geomorfología costera y los ecosistemas.

3.1 Introducción

Los ecosistemas de manglar son un componente importante de las costas tropicales y subtropicales. Al ocupar la zona intermareal (Lugo and Snedaker, 1974) regulan la relación entre la descarga continental de sedimentos, el aporte fluvial y el nivel del mar (Ellison, 2008). Los principales formadores de estos ecosistemas son un pequeño grupo de especies vegetales fisiológicamente adaptadas a sustratos salobres y salinos (Ball, 2002; Vovides, 2014). El establecimiento de los bosques de manglar crea condiciones para la configuración de cadenas alimentarias que incorporan componentes marinos y continentales (Arellano-Torres et al., 2019). Los ecosistemas de manglar proveen productos y servicios ecológicos, directa e indirectamente para el uso de poblaciones humanas, principalmente combustibles, pesca, trampas de sedimento y almacenamiento de carbón (Bouillon et al., 2008; Feller et al., 2017; Méndez-Linares et al., 2007; Ward et al., 2016).

A pesar de que los manglares junto con los arrecifes de coral y el bosque tropical son importantes sumideros de carbón a nivel mundial (Bouillon et al., 2008), son ecosistemas altamente amenazados en la actualidad (Valiela et al., 2001). Se ha estimado que, a través de las últimas dos décadas del siglo XX, 35% del área global de los manglares se ha perdido por causas antropogénicas ya sea directa y/o indirectamente (FAO-UNEP, 2007). En México, se estima una pérdida de ~ 240 ha/año en las últimas décadas (Hamilton.S.E. and Casey, 2016). Las causas más importantes de la pérdida de cobertura de manglar relacionados con las poblaciones humanas son la conversión hacia la acuicultura, agricultura, la urbanización, y la contaminación (Feller et al., 2017; Gilman et al., 2008; Thorhaug et al., 2017). La afectación de estos ecosistemas por parte de las actividades humanas resalta la importancia de entenderlos en el contexto de la historia natural y la red de factores que interactúan para facilitar o impedir su colonización o establecimiento.

Una gran variedad de factores interactúan para crear las condiciones específicas en las cuales la comunidad de manglar persiste a través del tiempo (Gilman et al., 2008). Los bosques de manglar y por tanto los ecosistemas, dependen de un balance entre la influencia marina y el aporte continental que actúan según un escenario geomorfológico específico (Lugo and Snedaker, 1974; Soares.M.L.G., 2009). Mientras tanto, la influencia marina sobre los manglares es expresadas a través de regímenes de marea y cambios del nivel del mar que

definen el nivel base para la erosión y acumulación de sedimentos, mientras que los climas regionales y la cobertura de vegetación se encargan del control de descarga continental fluvial y sedimentos a lo largo de la costa (Blasco et al., 1996; Comeaux et al., 2012). A través del Holoceno, los cambios en la precipitación, cobertura vegetal, dinámica geomorfológica y del nivel del mar han llevado a una variabilidad ambiental sobre la zona intermareal. En el Golfo de México y el Caribe, los niveles regionales del mar han aumentado progresivamente desde la deglaciación (Milliken and Anderson, 2008; Toscano and Macintyre, 2003), mientras que la precipitación anual ha mostrado variabilidad asociada a forzamientos extraterrestres (actividad solar y ciclos orbitales, (Haug et al., 2001; Hodell et al., 2001) y procesos de alta frecuencia asociados a sistemas complejos internos como El Niño-Oscilación del Sur (Moy et al., 2002). El balance entre el aporte fluvial y el aumento relativo del nivel del mar modela la geomorfología local y los procesos sedimentarios, definiendo la formación de ambientes depositacionales o erosivos, un balance que es crítico para el establecimiento y persistencia de los manglares (Parkinson et al., 1994). En efecto, las pérdidas modernas totales de cobertura de manglar se asocian en parte con el aumento relativo del nivel de mar a lo largo de las costas desprotegidas (Soares.M.L.G., 2009) pero principalmente a la actividad humana. Sin embargo, la definición del contexto donde se han desarrollado los bosques de manglar actuales brinda información importante para identificar los límites de la presión ambiental que este tipo de ecosistemas debe tolerar.

Los depósitos de sedimentos que se acumulan en las lagunas costeras proporcionan un registro natural de la evolución de los ambientes costeros a través del tiempo. El desarrollo natural de los ecosistemas de manglar y los principales factores que intervienen en su desarrollo ofrecen la opción de comprender la amenaza que las zonas costeras enfrentan dados los cambios ambientales modernos (Lopez-Portillo et al., 2011; Thom, 1967). Con el fin de interpretar el registro de la laguna la Mancha, Veracruz se utilizó un registro sedimentario de 13 metros de sedimento con una edad basal de 8.000 años cal AP para reconstruir la historia de la vegetación local a través del Holoceno. Al analizar la historia de los ensambles de la vegetación reflejados en el espectro de polen fósil, se busca resolver dos preguntas: i) ¿Cuál ha sido el papel del aumento relativo del nivel del mar y la variabilidad de la precipitación a través del Holoceno en el establecimiento y persistencia de los bosques

de manglar en la costa oeste del Golfo de México? ii) ¿Cuándo se consolidó el sistema barra-laguna de la región en el contexto de la variabilidad ambiental del Holoceno?

3.2 Área de estudio

La laguna La Mancha está localizada en el estado de Veracruz, México, en la margen oeste del Golfo de México (19.579 N°, 96.387W°, Fig. 14). Posee una extensión de 3 km nortesur, un área de ~ 1,35 km² distribuida en dos sub-cuencas que se separan por un estrecho localizado en el centro del cuerpo de agua (Fig. 14). La sub-cuenca sur está expuesta permanentemente al ingreso de agua dulce del Río Caño Grande que drena agua desde una cuenca de casi 2500 km², mientras que la sub-cuenca norte está más expuesta a la influencia de mareas a través de la boca efímera que se comunica estacionalmente con el mar (Fig.14) (Lankford, 1976; Moreno-Casasola, 2006). Durante la estación seca una barra de arena se acumula, cerrando la boca estuarina y causando la inundación del agua dulce continental. Con el comienzo de la estación lluviosa, el agua dulce se empieza a acumular, eventualmente rompe la barra de arena abriendo la boca efímera y creando una conexión directa con el mar (Geissert, 2006). En consecuencia, la inundación de la laguna es estacional tomando en cuenta el clima regional (temperaturas de 22 a 26°C), con una precipitación media anual de 1222 mm, 85% de la cual se presenta entre Junio y Octubre (Fig. 14) (Servicio Meteorológico Nacional, 2018). La estación seca es especialmente pronunciada entre diciembre y abril con un promedio de precipitación anual por debajo de 20 mm, mientras que entre Noviembre y Mayo se caracteriza por un promedio de precipitación anual alrededor de 50 mm. Al final del verano e inicios de otoño, el área está expuesta a ciclones tropicales, sin embargo, su incidencia es relativamente baja comparada con otras áreas del Golfo de México (Moreno-Casasola and Monroy, 2006).

La laguna La Mancha pertenece a una unidad geomorfológica conocida como planicie baja acumulativa que se formó durante el Cuaternario (Geissert, 1999), permitiendo la depositación de los sedimentos arcillo-limosos. La laguna se forma en el margen de la cadena montañosa volcánica que interrumpe la planicie costera del Golfo de México (Geissert, 1999) (Fig.14). La morfología actual del área se ha moldeado por las dinámicas Cuaternarias, donde pasa de ser un valle profundo durante el periodo donde el nivel del mar permanece bajo, hasta una planicie costera deposicional durante los momentos donde aumenta el nivel del mar

(Geissert, 1999; Geissert Kientz and Dubroeuq, 1995). La cadena montañosa que conecta El Cerro La Mancha con las montañas adyacentes del oeste divide la laguna La Mancha en dos sub-cuencas (Fig.14). Estas sub-cuencas presentan diferencias en relación con la entrada de agua dulce e influencia marina, lo cual genera contrastes en la energía de los ambientes sedimentarios donde se desarrollaron los bosques de manglar, el cual ocupa ~ 3.55 km² alrededor de la laguna.

Las mareas regionales son mixtas, principalmente diurnas y de baja amplitud (alta y baja marea en 22 cm y -30 cm desde el promedio del nivel del mar, respectivamente), lo cual previene la formación de corrientes de marea. Este aspecto junto con la entrada permanente de agua dulce y de la protección de la laguna de la energía de las olas por el Cerro La Mancha (Fig.14) son probablemente factores que juegan un papel crítico en mantener la morfología de la laguna, evitando la formación de marismas de marea, marismas, y/o estuarios (Geissert, 1999). En décadas recientes, se ha producido una pérdida progresiva de profundidad de la laguna ya que la tasa de sedimentación sugiere que la entrada de sedimentos sobrepasa la erosión local (Moreno-Casasola, 2006) sin embargo, este podría no ser el caso a lo largo de la historia del área.

Los ensambles de polen en los sedimentos reflejan la vegetación parental y son por tanto útiles para la reconstrucción de la dinámica ambiental a través del tiempo (Carrillo-Bastos et al., 2010; Maezumi et al., 2018; Urrego et al., 2009). Dada la geomorfología regional, el gran tamaño de la cuenca de captación del río Caño Grande, y la proximidad de las cadenas montañosas, el espectro de polen de sedimentos de la laguna La Mancha contiene taxa regionales y locales. Los granos de polen son transportados por las corrientes de agua y viento, producidos por la vegetación *in situ* (Hooghiemstra et al., 2006). Elementos regionales llegan principalmente de bosques de montaña que dominan las elevaciones altas regionales (Rzedowski, 2006; Williams-Linera, 2002) y son caracterizadas por taxa que se dispersan largas distancia (por ejemplo: *Alnus*, *Myrica*, *Ulmaceae*, *Quercus*, y *Pinus*), las cuales tienden a ser sobrerrepresentadas en el espectro de polen. Dentro de estos elementos alóctonos, *Pinus* es el más notorio ya que tiene una naturaleza oportunista (Richardson, 1998), lo cual resulta en una alta representación de este taxon en el espectro de polen cuando las condiciones ambientales son subóptimas para otros elementos arbóreos (ejemplo, durante

las sequías, (Correa-Metrio et al., 2013)). Los elementos locales del espectro de polen se asocian con dos tipos de vegetación principales, los bosques de tierras bajas y los manglares. Los cerros que rodean la laguna llegan a 300 m de altura y son principalmente ocupados por *Desmodium*, *Inga*, *Machaerium*, *Psychotria*, *Protium*, *Bursera*, Moraceae-Urticaceae, y *Acacia*. Las marismas saladas, las dunas costeras, y las playas son caracterizadas por planicies inundadas que son dominadas principalmente por Cyperaceae, Amaranthaceae, *Typha*, Asteraceae, Chenopodiaceae- Amaranthaceae, *Mimosa*, y *Croton*. Estos tipos de vegetación se asocian a la parte distal de la planicie de transgresión marina, o se encuentra relacionados con la primera etapa de patrones progradacionales indicando una sucesión ecológica típica en hábitats intermareales (González and Dupont, 2009).

Las orillas de la laguna son ocupadas por especies típicas de bosques de manglar, *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, y *Laguncularia racemosa* (Travieso-Bello, 2000). La interrelación de estas especies es modulada por la adaptación diferencial a las condiciones ambientales cambiantes a lo largo del gradiente de salinidad, el cual define la estructura y composición del bosque (Lugo and Snedaker, 1974; Travieso-Bello, 2000; Urrego et al., 2009). En consecuencia, la composición y estructuras de estos bosques son altamente sensibles a los cambios del nivel del mar, la progradación costera y/o a la erosión diferencial en diferentes escalas de tiempo (Ellison, 2008). Las especies de bosques de manglar se adaptan a condiciones ambientales específicas, con *R. mangle* tolerando mejor los niveles altos de inundación, la alta energía de las olas e indicando menor distancia al mar; *A. germinans* tolera ambientes de mayor salinidad, disturbios como huracanes o exposición a sequías severas. *L. racemosa* se restringe a un proceso sucesional desencadenado por disturbios, mientras que *C. erectus* presenta tolerancia a pH altos en los sedimentos típicos de aguas supra mareales cerca de bosques bien drenados (González et al., 2010; Hogarth, 2015; Urrego et al., 2010; Urrego et al., 2009).

La ocupación humana regional ha sido reportada a través de los últimos ~ 4600 AP, y la laguna ha sido aparentemente una fuente importante de recursos para las poblaciones humanas (Moreno-Casasola, 2006). Este factor ha ejercido una presión directa en los bosques de manglar debido a la deforestación para la extracción de madera, y más recientemente a través de la interrupción de los flujos superficiales y subterráneos por la infraestructura de la

industria del petróleo. Estos factores locales han sido especialmente prevalentes en la sub-cuenca norte, donde solamente han sobrevivido hasta el presente remanentes de los bosques de manglar. Los bosques de manglar más vigorosos se encuentran en la sub-cuenca sur mientras que la sub-cuenca norte está ocupada por manglares con mayor grado de disturbio. Regionalmente, la población humana creciente y el desarrollo paralelo de la infraestructura aplica mucha presión a los ecosistemas costeros a través de la contaminación, la erosión acelerada, y el aumento del nivel del mar, entre otros elementos (Gilman et al., 2008).

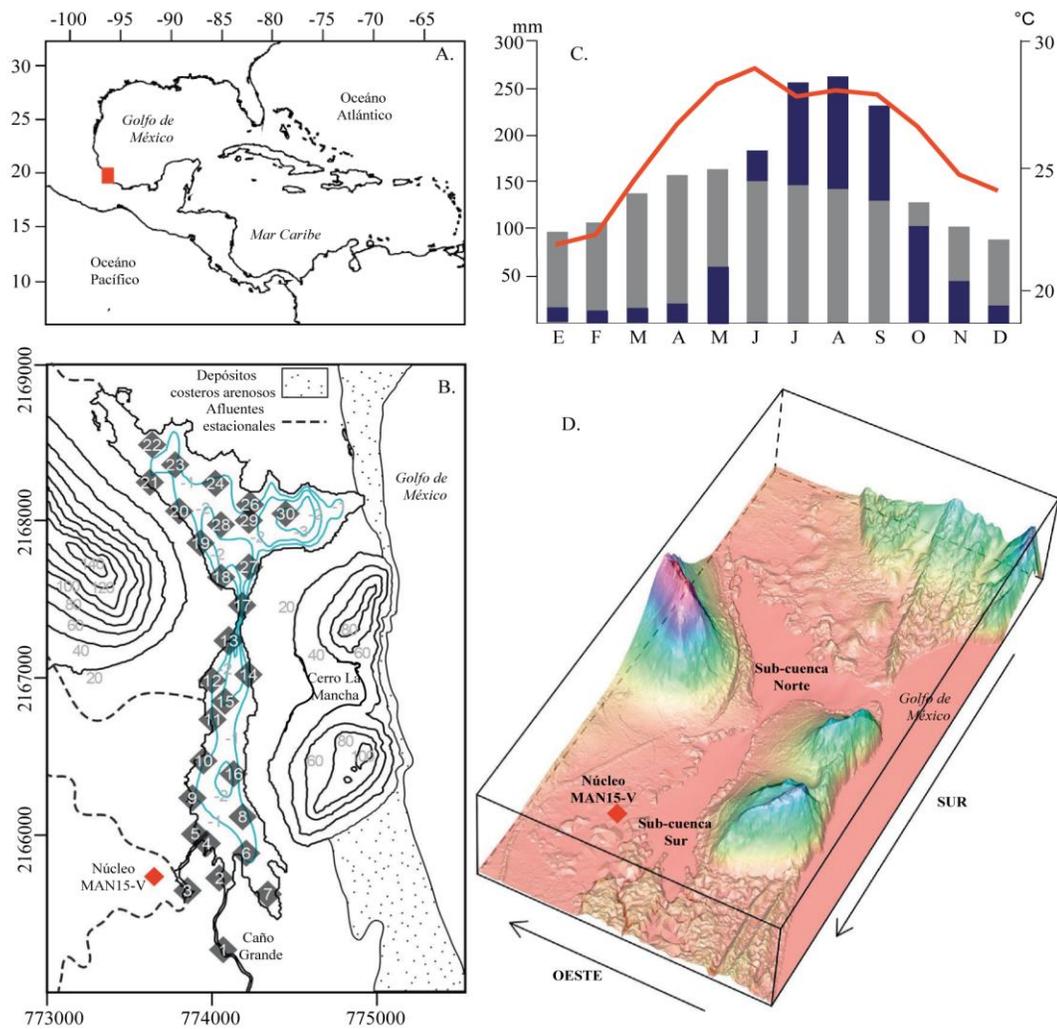


Figura 14. Localización de la Laguna La Mancha. A. Ubicación de la laguna La Mancha en el contexto continental. B. Sitios muestreados en muestras modernas y sedimentos fósiles en el contexto local de la laguna costera La Mancha; contornos de elevación con incrementos de 20 m (líneas negras sólidas), batimetría básica basada en observaciones de campo en contornos azules. C. Precipitación mensual (barras azules), evapotranspiración (barras

grises), temperatura media mensual (línea roja continua) en la estación meteorológica de La Mancha (Servicio Meteorológico Nacional, 2018). D. Representación topográfica de la laguna costera La Mancha.

3.3 Métodos

3.3.1 Trabajo de campo y análisis de laboratorio

En otoño de 2015, se extrajo un núcleo de sedimento en la parte sur de la laguna costera La Mancha (MAN15V, Fig.14), sobre un rodal de *Avicennia germinans*, utilizando un pistón Livingstone modificado (Colinvaux et al., 1999). El núcleo fue seccionado longitudinalmente, descrito estratigráficamente, y almacenado a temperaturas menores a 4°C para preservar los sedimentos. El control cronológico de la secuencia sedimentaria se basó en ocho fechas de radiocarbono utilizando un espectrómetro de acelerador de masas (AMS) de sedimentos masivos, dado que no se encontraron macrofósiles o carbón para realizar la datación. Las fechas de radiocarbono fueron calibradas a años antes del Presente (cal AP) utilizando la curva de calibración IntCal13 (Reimer et al., 2013), y un modelo de edad-profundidad Bayesiano fue construido utilizando Bacon (Blaauw and Christen, 2011). El núcleo fue submuestreado cada ~ 12.5 cm para el análisis de polen. Un total de 104 muestras fueron procesadas para el análisis de polen utilizando las técnicas estándar para la extracción de granos de polen (Faegri and Iversen, 1989). Las muestras fueron analizadas bajo microscopio de luz transmitida a magnificaciones de 40x y 100x, hasta alcanzar una suma de polen de 300 granos. Los granos de polen fueron identificados según familia y género con ayuda de guías de identificación impresas y digitales (Mao et al., 2012; Roubik and Moreno, 1991; Willard et al., 2004). Los granos de la familia Cyperaceae y las esporas de pteridofitas fueron excluidas de la suma de polen, pero fueron contadas e incluidas en la interpretación. Los conteos de polen fueron transformados a porcentajes de la suma de polen y se construyó un diagrama estratigráfico de polen.

Los taxa palinológicos fueron clasificados en 5 grupos de acuerdo a sus afinidades ecológicas (según Lugo y Sneadaker, 1974; Ranwell, 1972; Travieso Bello, 2000; (Rzedowski, 2006): i) manglares representados por *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, y *Conocarpus erectus*; *Laguncularia racemosa* no se identificó en el espectro de polen; ii) la vegetación de marisma representada por Cyperaceae, Amaranthaceae, *Croton*, *Typha*, Asteraceae,

Chenopodiaceae, y *Mimosa*; iii) los bosques de tierras bajas representadas por *Inga*, *Acacia*, *Machaerium*, *Protium*, *Bursera*, y Moraceae-Urticaceae; iv) los bosques montaños regionales representados por *Alnus*, *Myrica*, Ulmaceae, *Quercus*, y *Miconia*; y v) los taxa de disturbio representados por *Pinus* y Poaceae; estos últimos son clasificados como taxa de disturbio debido a que en México están distribuidos a lo largo de ambientes desfavorables al desarrollo de la vegetación, usualmente asociados a causas naturales o antropogénicas (Franco-Gaviria et al., 2018; Rzedowski, 2006). Las altas abundancias de polen de *Pinus* han sido reportadas en áreas sujetas a condiciones secas y/o regímenes de alto disturbio (Correa-Metrio et al., 2013; Metcalfe et al., 2000), principalmente asociadas a colonizadoras de sucesión temprana (Ramirez-Marcial et al., 2001). Mientras tanto, a pesar de que el polen de Poaceae se caracteriza por ser parte de procesos sucesionales en las planicies supramareales (Bush, 2002; Urrego et al., 2013), también se encuentra en los ensambles de polen de todos los tipos de vegetación en México, usualmente asociada al disturbio (Correa-Metrio et al., 2013; Franco-Gaviria et al., 2018).

El registro de polen fósil se complementó con 30 muestras de la interfaz agua-sedimento moderno distribuida a través del cuerpo de agua (15 muestras de cada sub-cuenca), utilizando una draga Ekman (Ekman, 1911). Este muestreo tuvo como objetivo cubrir la variabilidad del espectro de polen moderno (Fig.14), especialmente las diferencias entre los ambientes depositacionales y el contexto de disturbio de las dos sub-cuencas. Las muestras fueron tratadas y analizadas utilizando las mismas técnicas de las muestras fósiles.

El C y N total (%TC y %TN) fueron medidos en muestras fósiles cada 5 cm a lo largo del núcleo y en las muestras modernas. Para este propósito, las muestras fueron liofilizadas y trituradas, para posteriormente ser procesadas en un analizador elemental CNS Carlo Erba NA1500. Adicionalmente, se utilizó titulación colorimétrica para determinar el carbonato de carbono (%TIC) en muestras modernas, permitiendo estimar el carbono orgánico (%TOC). La discriminación de TC en TIC y TOC en muestras modernas fue utilizada para inferir la relación entre el origen de carbono en el sistema de la laguna costera La Mancha.

3.3.2 Análisis estadístico

Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés) a los datos de abundancias relativas de polen, incluyendo las muestras modernas y

fósiles. La ordenación se realizó para resumir la variabilidad temporal del espectro de polen y para evaluar las dinámicas temporales de la vegetación en el contexto moderno de la laguna. Esta técnica ordena las muestras en un espacio de k dimensiones definidas a priori por el analista, intentando mantener las relaciones topológicas originales entre las muestras (Legendre and Legendre, 2012). A pesar de que la ordenación en dos dimensiones es muy utilizada (Fernández-Martínez et al., 2016; Ma et al., 2015; Trevor F Cox and Gillian Ferry, 1993), se seleccionaron tres dimensiones ($k=3$) para producir una ordenación más relajada para que la afinidad en el espectro de polen se pueda manifestar de manera más libre. Se utilizó la métrica de Bray-Curtis para estimar la disimilitud entre muestras, una métrica que depende de la composición de los datos más que de la abundancia individual de los taxa y ha demostrado ser monotónica a la distancia ecológica (Faith et al., 1987).

Las muestras modernas fueron clasificadas en sub-cuencas sur y norte como representantes de bosques de manglar densos y poco densos, respectivamente. La sub-cuenca norte tiene salida directa al mar a través de la boca efímera, mediante la cual aumenta la energía del ambiente. La subcuenca norte ha sido sometida a disturbios humanos y modificaciones continuas lo cual da como resultado un bosque de manglar perturbado y de cobertura escasa. Por su parte, la sub-cuenca sur está más influenciada por la entrada del río, y está menos perturbada por actividades humanas, lo cual permite la ocupación de un bosque de manglar más denso. Por tanto, el espectro de polen de ambas sub-cuencas refleja condiciones contrastantes del bosque de manglar, y su influencia relativa con el mar y los afluentes que llegan a la laguna. Las diferencias entre los puntajes de las muestras del NMDS de las dos sub-cuencas fueron probadas con una prueba de t (Zar, 1999). El contenido de TIC, TOC, TC y TN en las muestras modernas fue comparado utilizando una correlación de coeficiente de Pearson, mientras que la comparación entre las concentraciones de la cuenca sur y norte también fue comparada utilizando una prueba de t (Zar, 1999).

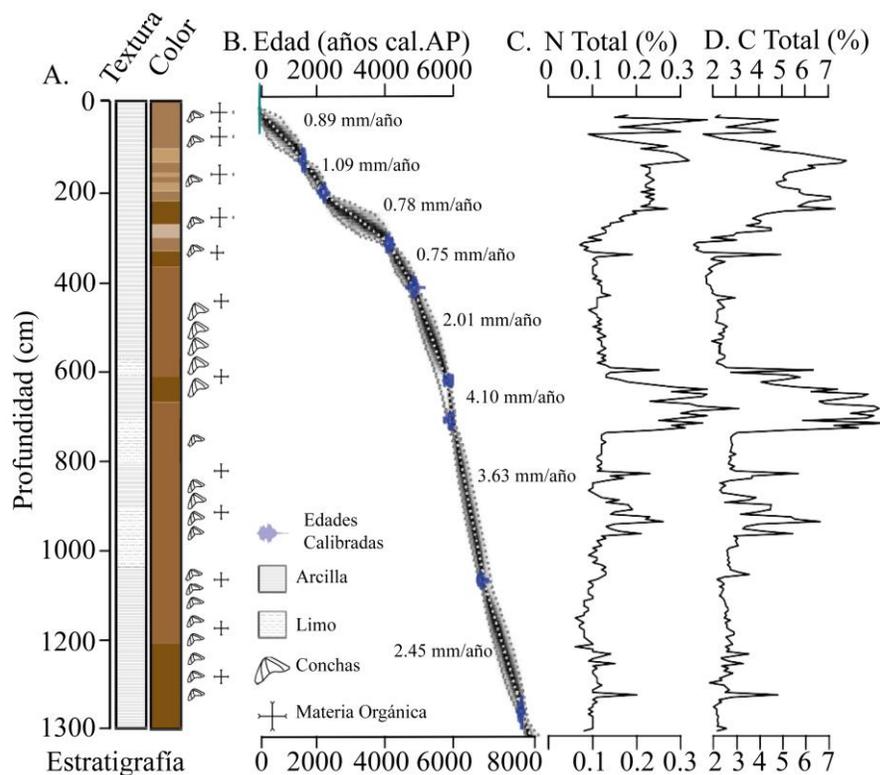


Figura 15. Núcleo MAN15V de la laguna costera La Mancha. A. Estratigrafía de la secuencia sedimentaria: textura (izquierda), color (derecha), y contenido orgánico y fragmentos de conchas. B. Modelo edad-profundidad; edades calibradas (silueta azul), 95% de intervalo de confianza en gris (colores más oscuros indican probabilidad alta), y tasas de sedimentación (mm/año). C y D. Porcentaje total de nitrógeno y de contenido total de carbono (TN y TC).

3.4 Resultados

3.4.1 Estratigrafía y Cronología del registro sedimentario

Los sedimentos de la laguna costera de La Mancha son principalmente arcillas de color café, con bajo contenido de material orgánico y algunos limos café con fragmentos de conchas y material orgánico (Fig.15). Desde la base del núcleo hasta 1200 cm por debajo del fondo de la laguna (blf en adelante), los sedimentos corresponden con arcillas de tonos café, mientras que de 1200 a 663 cm blf el color pasó a tonalidades café claro (arcilla y limo) con fragmentos de conchas y carbonatos. De 663 a 615 cm blf, el sedimento arcilloso es café con bandas de color café claro. De 615 a 372 cm blf, el sedimento mostró tonos café y está compuesto principalmente de arcilla con una capa delgada de limo, con fragmentos de conchas y poco

material orgánico. Los 327 cm superiores son de color café oscuro a muy claro, con una composición uniforme de arcilla con fragmentos de conchas (Fig. 15A).

Las fechas de radiocarbono resultaron en orden estratigráfico (Tabla 1). Si bien las fechas de radiocarbono en sedimentos masivos podrían conducir a errores, no pudimos cuantificarlo debido a la falta de otros materiales fechables. Sin embargo, la alta correspondencia entre TC y TN a lo largo del registro sedimentario (Fig.15) sugiere que el carbono inorgánico representa una proporción relativamente baja del material sedimentario. Según el modelo de edad-profundidad, el núcleo tiene una edad basal de ~ 7840 cal AP, lo que resulta en una tasa de sedimentación promedio de 1.96 mm / año (Fig.15). Desde el final de la secuencia hasta 5500 cal AP, las tasas de sedimentación fueron altas, con valores máximos alrededor de 5500 cal AP (4.10 mm / año). Desde C. 5500 cal AP, las tasas de sedimentación disminuyeron, alcanzando 0.89 mm / año en la parte superior del núcleo (Fig. 15).

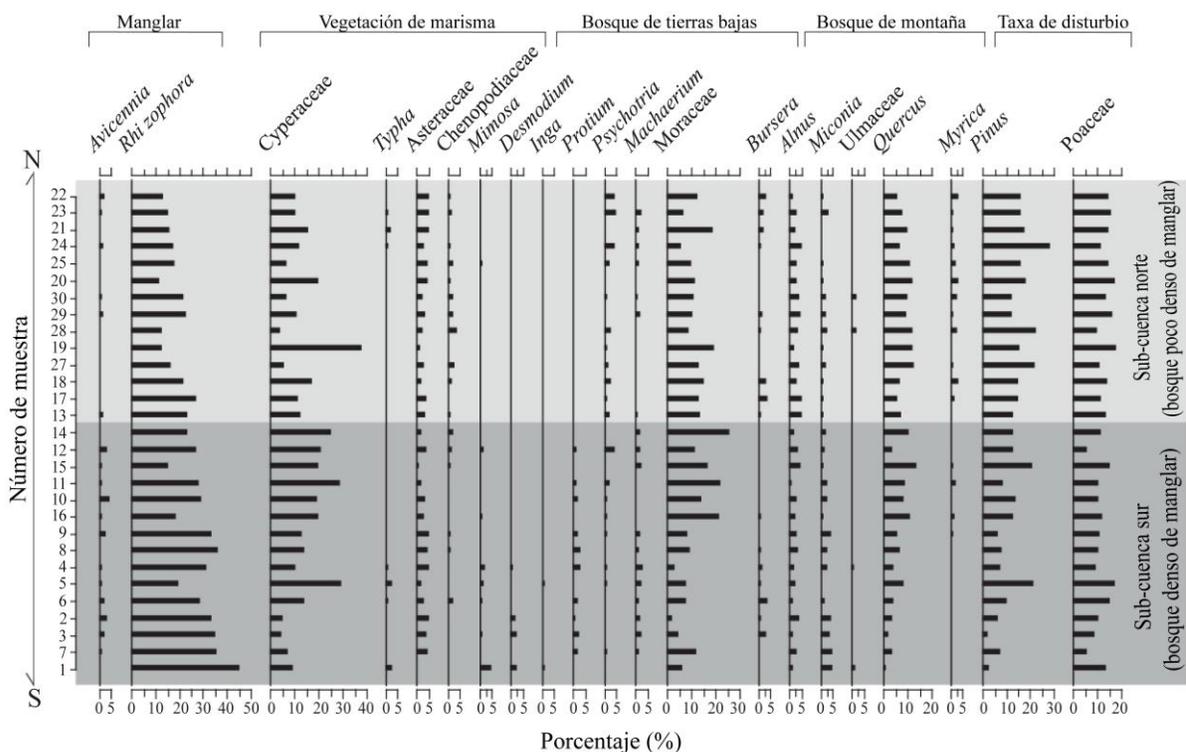


Figura 16. Diagrama de polen de taxa seleccionados de las muestras de la interfaz agua-sedimento de la laguna costera La Mancha. Afinidades ecológicas según Lugo and Sneadaker 1974, Ranwell, 1972; Travieso-Bello 2000. Las muestras se ordenan de sur a norte de las sub-cuencas sur (gris oscuro) y norte (gris claro).

3.4.2 Espectro de polen, C y N en muestras modernas

Las muestras modernas se caracterizaron por 49 taxa, identificados 18 familias y 31 géneros. Las sumas de polen variaron entre 300 y 387, mientras que los conteos de polen, incluidas las Cyperaceae estuvieron entre 322 y 472 palinomorfos. *Rhizophora*, Cyperaceae, Moraceae-Urticaceae, *Quercus*, *Pinus* y Poaceae dominaron estas muestras (hasta 45%), mientras que taxa como *Typha*, *Mimosa*, *Desmodium*, *Inga* y Ulmaceae estuvieron pobremente representados (<5%). Una muestra de la subcuenca norte no mostró contenido de polen (muestra 26, Fig. 14).

Avicennia y *Rhizophora* mostraron porcentajes altos (hasta 5 y 45%, respectivamente) en la subcuenca sur de la laguna (Figs. 14 y 16). En contraste, *Quercus*, *Myrica* y *Pinus* disminuyeron hacia el sur. Las diferencias de composición entre las subcuencas norte y sur de la laguna también fueron indicadas por taxa que se registraron solo en esta última, como *Desmodium*, *Inga* y *Protium* (Figs. 14 y 16). Las muestras del área media de la laguna (muestras 12, 13, 14, 17 y 18) (Figs. 14 y 16) mostraron los porcentajes más altos de Cyperaceae y Moraceae-Urticaceae (25% y 30%, respectivamente), y mínimos de *Typha*, Asteraceae y *Psychotria*. En la subcuenca norte (Figs. 14 y 16), *Quercus*, *Pinus* y Poaceae dominaron los espectros de polen con abundancias superiores al 10%.

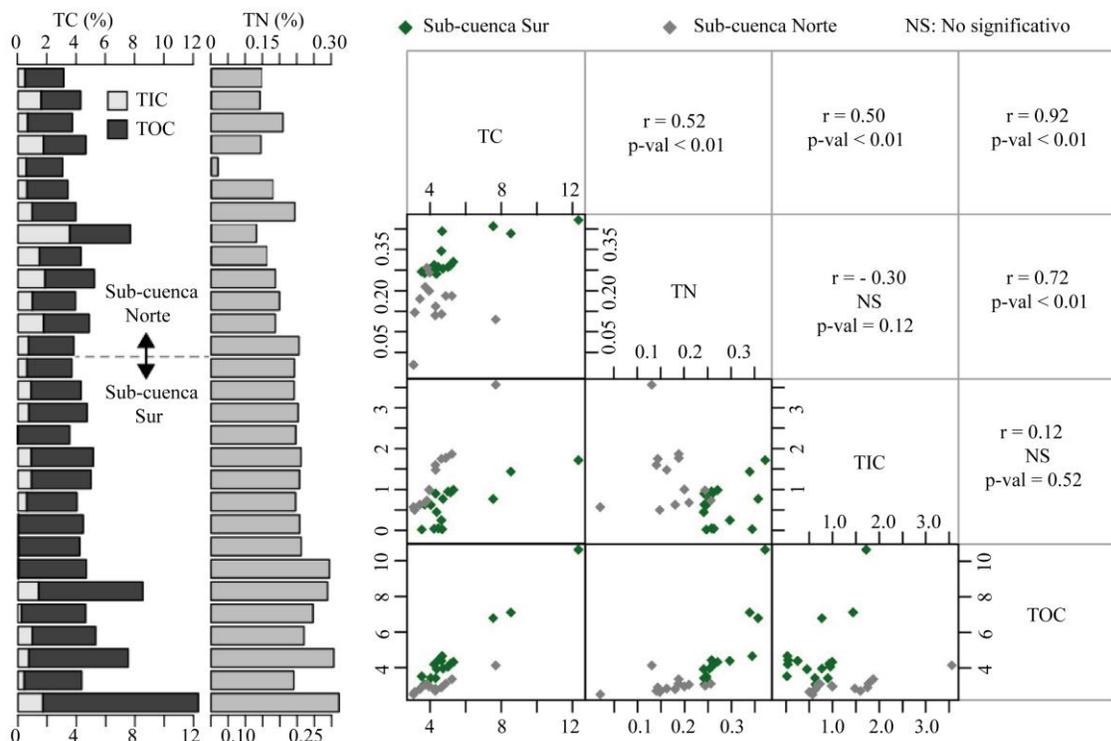


Figura 17. Porcentaje de carbono y nitrógeno en las muestras modernas de la laguna costera de La Mancha. Contenido total de C (TC) discriminada en fracciones de carbono inorgánica y orgánica (TIC y TOC), y N total (TN). La comparación entre atributos sedimentarios está en el panel derecho como biplots y coeficientes de correlación con su significancia.

3.4.3 Registro fósil

Los tipos de polen fósil incluyeron 55 taxa clasificados en 24 familias y 31 géneros. Las sumas de polen variaron entre 300 y 349 granos por muestra (promedio de 306 granos), mientras que los conteos de polen que incluían Cyperaceae alcanzaron entre 303 y 359 palinomorfos por muestra (promedio de 317). Las abundancias más altas fueron mostradas por *Rhizophora*, Moraceae-Urticaceae, *Quercus* y *Pinus*, mientras que las abundancias más bajas fueron mostradas por *Conocarpus*, *Inga*, *Bursera* y *Miconia*. De los 55 taxa identificados, solo *Rhizophora*, Cyperaceae, *Typha*, Asteraceae, Chenopodiaceae, Moraceae-Urticaceae, *Alnus*, *Quercus*, *Pinus* y Poaceae persistieron a lo largo de todo el registro. El registro se discretizó en cuatro zonas principales de polen (Fig. 4) para facilitar la descripción de la secuencia sedimentaria. Las zonas de polen se definieron con base en la observación de la distribución de porcentajes de polen a través del tiempo, con el objetivo de identificar

períodos de tiempo caracterizados por conjuntos de polen relativamente estables (Post, 1946; West, 1970).

Zona de polen I (De 1300 a 907 cm, 7840 – 6300 cal AP). El sedimento presentó concentraciones de TC entre 1.84 y 4.78%, con una media de 2.54%, y concentraciones de TN entre 0.06 y 0.20%, con una media de 0.10% (Fig. 15). Esta zona mostró altos porcentajes de *Rhizophora* (hasta 20%), Moraceae-Urticaceae (hasta 50%), *Quercus* (hasta 20%), *Pinus* (hasta 50%) y Poaceae (hasta 20%). *Avicennia*, Amaranthaceae, *Croton*, *Typha*, Asteraceae, Chenopodiaceae, *Mimosa*, *Inga*, *Acacia*, *Machaerium*, *Protium*, *Bursera*, Ulmaceae y *Miconia* mostraron porcentajes bajos (<5%).

Zona de polen II (De 907 a 596 cm, 6300 – 5400 cal AP).

El sedimento está compuesto de concentraciones muy variables de TC y TN (Fig. 2). TC varió entre 2.28 y 9.67% con una media de 4.6%, mientras que TN varió entre 0.09 y 0.43 con una media de 0.19%. Esta zona estaba dominada por Cyperaceae (20%), *Croton* (10%), *Typha* (20%), Chenopodiaceae (15%), Moraceae-Urticaceae (50%), *Alnus* (~ 6%), Ulmaceae (10%), *Quercus* (20%), *Pinus* (50%) y Poaceae (20%). *Avicennia*, *Conocarpus*, Amaranthaceae, Asteraceae, *Mimosa*, *Inga*, *Machaerium*, *Protium*, *Bursera* y *Miconia* mostraron porcentajes inferiores al 5%. La parte superior de la zona se caracterizó por porcentajes relativamente bajos de *Pinus* (~ 18%) y un aumento sustancial de Amaranthaceae, *Croton*, *Typha*, Asteraceae, Chenopodiaceae y Cyperaceae (hasta ~ 20%) (Fig. 17).

Zona de polen III (De 596 a 280 cm, 5400 – 3700 cal AP). En esta sección, tanto TC como TN tuvieron una variabilidad más baja junto con porcentajes sustancialmente disminuidos (Fig. 2). TC varió de 1.14 y 6.31% con una media de 2.45, y TN varió entre 0.07 y 0.25% con una media de 0.12%. A partir de 5400 cal AP, la abundancia de *Rhizophora* comenzó a aumentar gradualmente, y *Avicennia* mostró <5%. *Pinus* alcanzó las mayores abundancias en todo el registro (hasta 60%), mientras que Amaranthaceae, *Croton*, *Mimosa*, *Inga*, *Machaerium*, *Bursera*, *Alnus*, Ulmaceae, Moraceae-Urticaceae y *Miconia* mostraron sus porcentajes más bajos. Por último, *Typha*, Asteraceae y Chenopodiaceae mostraron abundancias alrededor del 10% (Fig. 17).

Zona de polen IV (De 280 a 0 cm, 3700 cal AP – Presente)

TC y TN alcanzaron progresivamente concentraciones altas y variables (Fig. 15). TC varió entre 0.02 y 7.77% con una media de 4.45%, y TN varió entre 0.01 y 0.36% con una media de 0.20%. Las abundancias de *Rhizophora* y *Avicennia* alcanzaron sus valores más altos (hasta 60% y 10% respectivamente), y mostraron una tendencia creciente hacia el presente. Las abundancias de *Amaranthaceae*, *Croton*, *Typha*, *Chenopodiaceae*, *Myrica*, *Ulmaceae*, *Quercus* y *Pinus* disminuyen hacia el presente. Mientras tanto, *Acacia*, *Inga*, *Machaerium* y *Protium* presentaron sus mayores abundancias (hasta 10%) (Fig. 17).

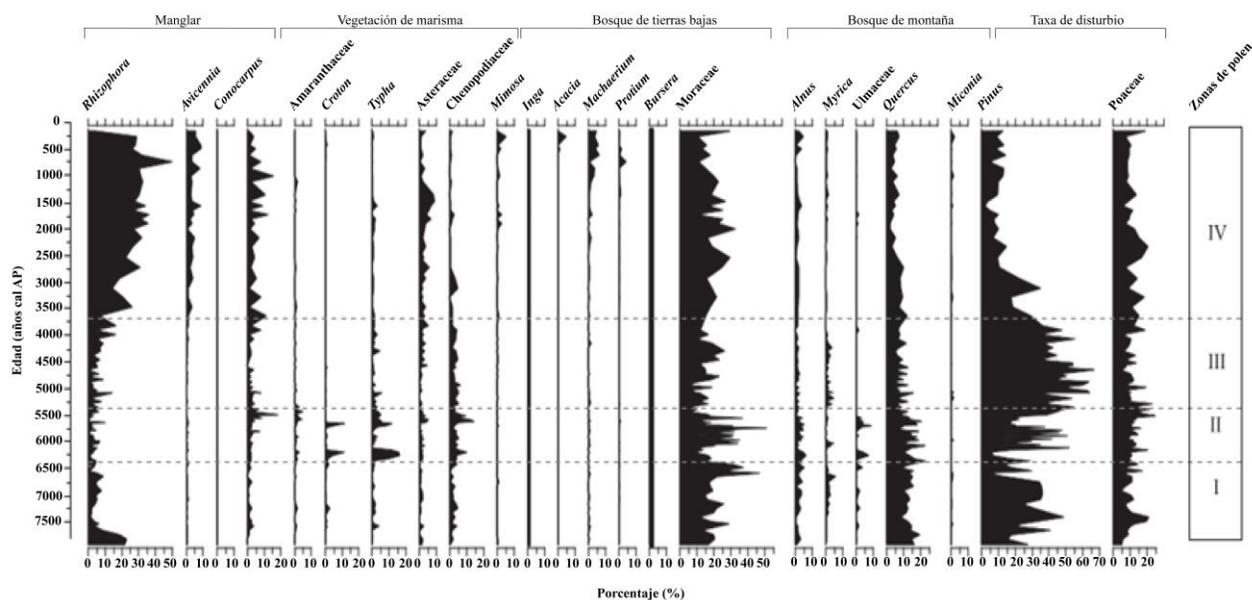


Figura 18. Diagrama de polen fósil de taxa seleccionado del núcleo MAN15V de la laguna costera La Mancha. Afinidades ecológicas según Lugo and Snedaker, 1974; Ranwell, 1972; Travieso-Bello, 2000.

3.4.4 Análisis estadístico

La ordenación tridimensional de las muestras de polen modernas y fósiles mostró un estrés de 0.144. Los valores negativos a lo largo del Eje 1 caracterizaron las muestras modernas, mientras que las muestras fósiles se dividieron claramente en puntuaciones positivas (negativas) para las muestras más antiguas (más jóvenes) que ~ 5400 cal BP (Figs. 18 y 19.B). A lo largo del Eje 2, tanto las muestras modernas como las fósiles se ubicaron principalmente entre -0.31 y 0.2, aunque algunos puntos de las muestras fósiles mostraron excursiones positivas o negativas (Fig. 18). El eje 3 del NMDS se caracterizó por puntajes

generalizados para muestras fósiles y puntajes negativos casi exclusivamente para muestras modernas (Apéndice 1).

La prueba de t para comparar los puntajes del NMDS entre muestras modernas de las subcuencas norte y sur fueron significativas sobre los ejes 1 y 2, pero no significativas para el eje 3 (Tabla 2). Dado el comportamiento relativamente plano del Eje 2 y la falta de significancia del Eje 3 (Apéndice 1), solo el primer eje de la ordenación se considerará para la interpretación.

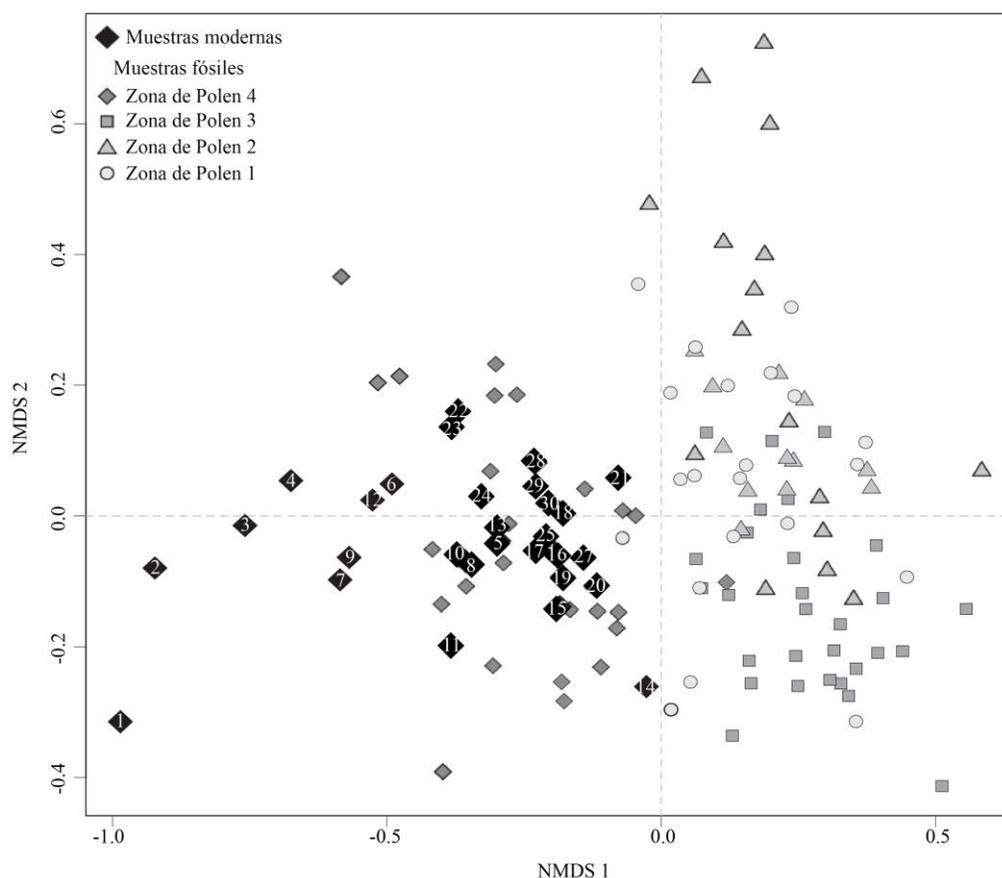


Figura 19. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de las muestras modernas y fósiles de la laguna La Mancha. Muestras modernas en diamantes negros mostrando el número de muestra, muestras fósiles son simbolizadas de acuerdo con la leyenda.

3.5 Discusión

3.5.1 Sedimentos modernos de la laguna costera La Mancha

La composición palinológica de las muestras modernas generalmente refleja los patrones de la vegetación moderna, incorporando elementos de la vegetación de los alrededores como los manglares y la vegetación de marisma (vegetación local), y de tierras cercanas como los bosques de tierras bajas y bosque montano (vegetación regional). A pesar de que los manglares de la Mancha están dominados por *A. germinans* sobre *R. mangle* (Moreno-Casasola, 2006), el espectro de polen moderno fue dominado por *R. mangle*. Debido a su mecanismo de polinización, *R. mangle* produce mayor cantidad de polen, por lo cual domina la mayor parte del espectro de polen del bosque de manglar (López-Portillo and Ezcurra, 2002; Vázquez, 1980). En contraste, *A. germinans* es polinizado por insectos y por ello su producción de polen es más baja (Hogarth, 2015), resultando en una baja representación del taxa parental en el espectro de polen donde los porcentajes son tan bajos como 5%, lo cual representa una buena parte de la vegetación en pie. Sin embargo, la representación promedio de *R. mangle* en muestras modernas del bosque de manglar denso ubicado en la sub-cuenca sur de la laguna (~ 25%) es baja en comparación con el espectro de polen de la vegetación en pie, reportado como alto 65% (Behling et al., 2001b; Urrego et al., 2009). A pesar de que *C. erecta* y *L. racemosa* son componentes que se encuentran en el bosque actual de La Mancha (Moreno-Casasola, 2006), no se encuentran representados en el espectro de polen probablemente porque producen menor cantidad de polen a comparación de otros taxa de manglar, y se encuentran en una posición distante con respecto al cuerpo de agua .

En la subcuenca sur de La Mancha, los altos porcentajes de *Rhizophora* reflejan el buen estado de conservación de los manglares (Moreno-Casasola, 2006), con presencia exclusiva de taxa como *Desmodium*, *Inga* y *Protium* indicando una buena preservación de la vegetación de tierras bajas (Franco-Gaviria et al., 2018). El espectro de polen de la subcuenca norte contiene bajos porcentajes de *Rhizophora*, y una representación sustancial de polen regional, que posiblemente proviene de las partes más alta de la cuenca de captación. A través de las décadas, el efecto de las actividades humanas sobre la cubierta de manglar ha sido más intensa alrededor de la sub-cuenca norte de la laguna La Mancha (Lopez-Portillo et al., 2011; Moreno-Casasola, 2006), hecho que se refleja en los ensambles de polen donde los elementos

de disturbio y regionales son mejor representados (principalmente Moraceae-Urticaceae, *Myrica*, *Pinus*, Poaceae, and *Quercus*) (Correa-Metrio et al., 2011b; Franco-Gaviria et al., 2018). A pesar de que *Rhizophora*, Moraceae-Urticaceae, Poaceae y *Quercus* no dominan la vegetación actual de la orilla del área norte de la laguna y de mayor disturbio, son representadas por porcentajes de polen mayor a 10% cada una (Fig.16), reflejando escasa presencia de los bosques de manglar en esta área. Este descubrimiento refleja la sobrerrepresentación reportada de estos taxa en el espectro de polen, derivado de su alta producción de polen y su capacidad de dispersión de larga distancia, reportada para especies anemófilas (Correa-Metrio et al., 2013; Ellison, 2008; Hooghiemstra et al., 2006; Marchant et al., 2002).

Las muestras modernas fueron agrupadas en el NMDS (Fig.19), implicando mayor consistencia entre las muestras del espectro de polen moderno que entre las muestras fósiles y modernas. Este descubrimiento demuestra que la heterogeneidad moderna de la laguna no representa la variabilidad ecológica y ambiental del área en los últimos ~ 7800 años. Las diferencias estadísticamente significativas entre los puntajes del eje 1 del NMDS del ensamble de polen de las dos subcuencas demuestran que la densidad de la cobertura del bosque de manglar se puede identificar a través de su espectro de polen. En general, estos hallazgos indican que i) los ensambles de polen de la laguna La Mancha están sistemáticamente asociados con atributos físicos y biológicos de la región a una escala amplia (vegetación regional), y ii) el espectro de polen es altamente sensible a la variabilidad del ambiente moderno en toda la laguna (vegetación local). Así, como se ha reportado en otras áreas (Franco-Gaviria et al., 2018; Urrego et al., 2010; Urrego et al., 2009), los ensambles de polen moderno del estudio de la laguna provee un marco robusto para interpretar la secuencia de polen fósil.

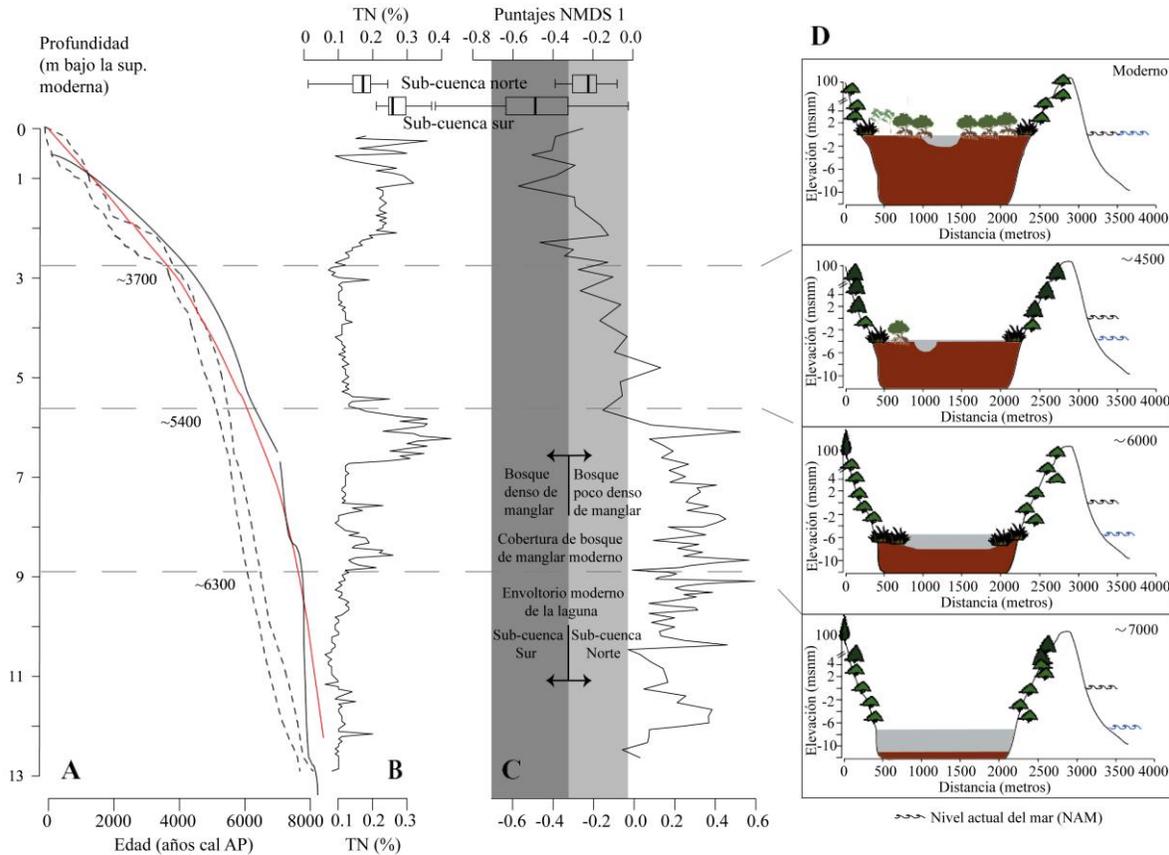


Figura 20. Historia ambiental de la laguna La Mancha a través de los últimos 7800 años. A. Modelo de profundidad de edad del núcleo MAN15V de la laguna de La Mancha (las líneas discontinuas muestran el intervalo de confianza del 95%), en comparación con las curvas de aumento del nivel del mar para el Caribe (línea roja, Toscano and Macintyre, 2003) y el norte del Golfo de México (negro sólido línea, Milliken et al., 2008). B. Contenido de nitrógeno total (%); Los diagramas de caja ilustran el nitrógeno total en muestras modernas del norte (arriba) y sur (abajo) subcuencas de la laguna (los “boxplots” muestran puntajes mínimos y máximos). C. Puntuaciones del Eje 1 de NMDS a lo largo del tiempo; los diagramas de caja ilustran decenas de muestras modernas; puntajes del envoltorio ambiental moderno representada por muestras modernas están resaltadas en gris; puntajes del rango intercuartílico de muestras bien preservadas del envoltorio ambiental moderno son de color gris oscuro. D. Desarrollo esquemático de la Laguna La Mancha, ilustrado en ~ 7000, 6000, 4500 cal BP y Moderno.

3.5.2 Historia de la vegetación de la laguna costera La Mancha

El registro de polen de la laguna La Mancha refleja las complejidades asociadas con los múltiples factores que han intervenido en el establecimiento de los sistemas modernos bióticos y abióticos. Mientras que las abundancias muy variables de vegetación regional sugieren variabilidad en el aporte de agua dulce por precipitación y afluentes al sistema lagunar, el polen de los manglares junto con la vegetación herbácea ofrecen información sobre los patrones sucesionales y el desarrollo de la vegetación local (Urrego et al., 2018; Urrego et al., 2013). Además, la presencia constante de conchas marinas a través del registro sedimentario (Fig. 15) demuestra una influencia marina permanente a través de los últimos ~ 7800 años. Estos indicadores ilustran la interacción íntima entre los niveles del mar y los aportes regionales de agua dulce (precipitación, sedimentos) que finalmente regulan la colonización, el establecimiento y el desarrollo de los ecosistemas de manglares en el área. Según los datos obtenidos de polen y geoquímica, la historia de la vegetación que rodea la laguna y, por lo tanto, la historia ambiental regional podría resumirse en cuatro etapas principales que se detallan a continuación.

Desde 7800 a 6300 cal BP: Inundación de valles por agua de mar

A través de este período de tiempo, la interfaz agua-sedimento estaba entre 13 y 9 metros debajo de la superficie moderna, que hoy está al nivel del mar. Al mismo tiempo, el nivel promedio del mar estaba entre 9 y 5 m por debajo del actual. La diferencia entre la profundidad de la interfaz entre el sedimento y el agua y el nivel del mar solo puede explicarse por la profundidad del agua de la laguna, que estuvo ~ 4 m por debajo del nivel del mar (Fig. 20). El cerro de La Mancha, compuesto de roca andesítica de origen Neógeno (Geissert, 1999; Moreno-Casasola, 2006) (Fig.14), probablemente actuó como una barrera que protegía el ambiente de depósito de la energía erosiva de las olas y los vientos. Durante este período, a pesar de que las tasas de sedimentación en La Mancha (~ 3.04 mm / año) fueron más bajas que la tasa inferida de aumento del nivel del mar, están entre las más altas a través del registro. Las altas tasas de aumento del nivel del mar y de la sedimentación regional en La Mancha son probablemente el resultado de la inestabilidad geológica regional que caracterizó la conformación del Golfo de México actual (Davis, 2011). A medida que el nivel del mar aumentó durante la deglaciación y a través del Holoceno temprano, el agua de

mar inundó llanuras y valles costeros a una velocidad que superó la acumulación de sedimentos continentales. Por lo tanto, la cuenca lacustre de La Mancha fue probablemente más profunda que la moderna, impidiendo el establecimiento de bosques de manglar (Fig. 20). Un pico de *Rhizophora* desde el fondo del registro hasta ~ 7500 cal BP (Fig. 20) probablemente muestra la colonización de manglares durante las etapas iniciales de la laguna y las inundaciones de agua de mar, que posteriormente fueron desplazadas por la formación de un cuerpo de agua profundo.

Desde 6300 a 5400 cal BP: Desarrollo de orillas de la laguna

Mientras que la tasa de aumento del nivel del mar comenzó a disminuir a través de este período, las tasas de sedimentación en La Mancha se mantuvieron altas (3.86 mm / año). Este fenómeno podría explicarse por dos factores: i) después de la desaceleración reportada del aumento del nivel del mar a ~ 7000 cal BP (Toscano and Macintyre, 2003), las barras de arena comenzaron a acumularse en la desembocadura de las lagunas costeras (Davis, 2011), lo que proporciona una mayor estabilidad en la planicie aluvial para la acumulación de sedimentos en La Mancha; y ii) una disminución sustancial en los porcentajes de *Pinus* y un aumento de los taxa de los bosques montanos (por ejemplo, *Alnus*, *Quercus* y *Ulmaceae*) indican condiciones más húmedas que a su vez se asociarían con una mayor descarga de sedimentos del río. Estas condiciones regionales más húmedas podrían estar relacionadas con las etapas finales del Máximo Termal del Holoceno, que en general se caracterizó por una precipitación y temperatura más altas que las actuales en el hemisferio norte (Rensen et al., 2009).

Durante esta etapa la laguna se hizo menos profunda, y la depositación de sedimentos estuvo acompañada de altos porcentajes de vegetación de marismas (Fig. 18). La dominancia de vegetación local y la alta acumulación de materia orgánica sugieren el cierre de la boca efímera, probablemente causada por una menor energía asociada con la superficialidad de la laguna, junto con la intensificación de las corrientes de viento y los cambios en el nivel del mar reportados para el Golfo de México y el Caribe (Balsille and Donoghue, 2004; González and Dupont, 2009; Urrego et al., 2013; Wooller et al., 2007). Los espectros de polen sugieren las primeras etapas de un patrón sucesional de vegetación de manglar asociado con la transgresión marina, aunque los puntajes del Eje 1 del NMDS (Fig.19) demuestran que los

bosques de manglar modernos aún no se establecieron cerca del lugar donde se recuperó el núcleo.

Desde 5400 a 3700 BP: Una sequía regional

Mientras que la tasa de aumento del nivel del mar continuó disminuyendo, las tasas de sedimentación relativamente altas fueron evidentes en la secuencia de La Mancha hasta ~ 5000 cal BP, cuando aparentemente las tasas de depositación de sedimentos en la laguna y las del aumento del nivel del mar se volvieron similares (Fig. 20). El equilibrio entre la depositación de sedimentos y el aumento del nivel del mar implica la definición de una línea base de erosión costera que permitió la depositación de arena a lo largo de la costa, transportada por las corrientes del norte durante la estación seca, creando el banco de arena que cierra la laguna. Por el contrario, durante la época húmeda del año, la entrada fluvial erosionaría el banco de arena, permitiendo el contacto entre la laguna y el mar y, por lo tanto, el ciclo de inundación estacional moderno. La laguna se convirtió así en un cuerpo de aguas poco profundas (máx ~ 1 m) principalmente protegido de la energía de las olas por el cerro de La Mancha (Fig.14), y sometido a las fluctuaciones climáticas y las mareas estacionales. Desde 5400 a 3700 cal BP, el drenaje recurrente de agua dulce hacia el mar probablemente creó una serie de canales que le dan a la laguna una fisiografía muy similar a la moderna. Sin embargo, de acuerdo con los puntajes NMDS, la vegetación en ese momento se parecía a la subcuenca del norte de hoy (Fig.14), un área caracterizada por rodales de manglares dispersos poco desarrollados. Por lo tanto, los ensambles de vegetación de este período probablemente fueron el resultado de condiciones ambientales subóptimas para el desarrollo del bosque de manglar. Los altos porcentajes de *Pinus* (hasta 60%) durante este período sugieren una sequía regional en el área, que probablemente mantuvo alta salinidad del sustrato al reducir la descarga del río de agua dulce hacia la laguna. Por lo tanto, la vegetación local consistía en una mezcla de manglares dispersos con algunas especies de marismas y un lento aumento del polen de manglar debido a las condiciones secas predominantes (Fig. 18). Aunque la influencia antropogénica no puede descartarse como una explicación plausible de la escasa vegetación de manglares, la inferencia de una sequía regional está respaldada por reportes similares del lago Petén Itzá entre ~ 4500 y ~ 3000 cal BP (Mueller et al., 2010), en el lago Tzib (Quintana Roo) a ~ 3500 cal BP (Carrillo-Bastos et al., 2010), y también en el registro

de la Cuenca de Cariaco, con un evento de sequía reportado en ~ 5400 años cal AP (Haug et al., 2001).

Desde 3700 cal BP al Presente: el establecimiento de los bosques de manglar moderno

Los taxa de polen de manglar tuvieron los porcentajes más altos (Fig.18), reflejando un ambiente de relativa estabilidad donde el intercambio de agua salada y dulce, y el aporte de sedimentos fue equilibrado, produciendo un aumento de la biomasa de manglares (Krauss et al., 2008). Estas condiciones proporcionaron sedimentos arcillosos consolidados, donde, como lo indican los puntajes de NMDS, los bosques de manglar se convirtieron en rodales forestales maduros de *Rhizophora* y *Avicennia*. El nivel del mar continuó aumentando a tasas más lentas (Balsille and Donoghue, 2004) que fueron igualadas por la tasa de acumulación de sedimentos en La Mancha (~ 0.92 mm / año en promedio). Estas condiciones más estables para los ecosistemas costeros se han reportado para otras localidades en el Caribe (Urrego et al., 2013), donde los bosques de manglar se desarrollaron bajo tasas de sedimentación relativamente estables de entre 1.09 y 0.89 mm/año.

El polen de *Pinus* y marismas en La Mancha mostró disminuciones sustanciales causadas por condiciones más húmedas y una mayor representación del polen de manglar local, implicando una menor influencia regional en los espectros de polen y la continuación de procesos sucesionales que condujeron al establecimiento del bosque de manglar (González and Dupont, 2009). En esta etapa, la laguna parece haber alcanzado su configuración moderna, con influencia de procesos locales como la apertura anual de la boca efímera, inundaciones fluctuantes de agua salada, entrada de agua dulce de las corrientes y actividades antropogénicas (Moreno-Casasola, 2006). De hecho, la disminución de *Rhizophora* probablemente refleja la elevación del sitio de perforación, que hoy está ocupado por un bosque de *Avicennia germinans* que se inunda solo cuando la boca efímera está cerrada y la laguna alcanza su nivel máximo de agua durante todo el año.

3.6 Conclusión

El registro sedimentario de la laguna de La Mancha abarca la historia de las condiciones ambientales locales y regionales durante los últimos ~ 8000 años, incluido el establecimiento de manglares modernos en la costa de Veracruz. El registro muestra el contexto regional bajo

el cual se formó la laguna costera, revelando la transformación de la laguna de un cuerpo de agua con comunicación permanente con el mar al sistema moderno estacionalmente cerrado. Cuando las tasas de aumento del nivel del mar fueron más altas que las tasas de relleno de sedimentos de la cuenca de la laguna, el ambiente depositacional estaba bajo el nivel del mar y los ensambles de polen estaban dominados por taxa regionales. La sucesión ecológica hacia el establecimiento del bosque de manglar comenzó en ~ 6300 cal BP, pero los bosques de manglar eran escasos, similares a la configuración moderna de la subcuenca norte, debido a dos razones principales: i) la columna de agua era relativamente profunda y las llanuras de inundación eran probablemente estrechas para el establecimiento de manglares, y ii) una sequía regional desde ~ 5400 a 3700 BP probablemente causó una salinidad extremadamente alta del sustrato que impidió la expansión de los manglares. Los bosques de manglar densos similares a los que ocupan actualmente la subcuenca sur se establecieron alrededor de ~ 3500 BP, y han dominado el área desde entonces, bajo la estabilidad regional del nivel del mar.

La simultaneidad de la depositación de sedimento hacia la laguna y la relativa estabilidad del aumento relativo del nivel del mar a ~ 4000 cal BP probablemente se asoció con el desarrollo de la temporada donde la laguna mantiene abierta su salida al mar. Este emparejamiento de la acumulación sedimentaria de la laguna y la tasa de aumento del nivel del mar definió a este último como el nivel base para la erosión, permitiendo la acumulación de material durante la estación seca y, por lo tanto, la formación de una barra de contención, que eventualmente estaría abierta durante la temporada de lluvias debido al aumento de la descarga de agua dulce. Relacionado a este proceso, se puede interpretar la erosión lineal de los canales a través de la deposición sedimentaria, conformando la geomorfología moderna del área.

El establecimiento del bosque de manglar implicó un aumento sustancial de materia orgánica sedimentaria, destacando el papel de estos ecosistemas en el almacenamiento de carbono. En general, el registro sedimentario de la laguna La Mancha demuestra la complejidad de las interacciones entre los factores locales y regionales en el desarrollo y la evolución de la geomorfología costera y los ecosistemas.

Capítulo 4: Vegetación y cambios ambientales de un escenario de ocupación humana en una laguna kárstica durante los últimos 6.000 años (sur de la Península de Yucatán)

Resumen

La península de Yucatán se caracteriza por atributos ambientales, ecológicos y geológicos que hacen de esta región un lugar ideal para reconstruir la vegetación y paleoambientes. Los cambios en la vegetación son provocados por las interacciones entre las perturbaciones naturales y humanas a lo largo del tiempo, que pueden estar asociadas al sustrato y las características climáticas donde se desarrollaron las comunidades vegetales. Esta interacción influye en diferentes escalas temporales y físicas. Las perturbaciones humanas interrumpieron el desarrollo natural de los ecosistemas de manera diferente, es decir, la vegetación y el medio ambiente pueden verse afectados de manera distinta. Mientras que las perturbaciones naturales desencadenan una serie de procesos de adaptación y / o renovación de especies en la vegetación. En este estudio analizamos el polen, la geoquímica y las partículas de carbón de un registro sedimentario de ~ 6000 años de antigüedad de la laguna La Encantada, al sur de la Península de Yucatán, México, para identificar la relación entre los cambios de vegetación con perturbaciones naturales y / o humanas y las fluctuaciones climáticas. Se utilizó el ensamblaje de polen moderno para interpretar el registro de polen fósil. Se aplicó el análisis geoquímico (XRF) en la interpretación de las condiciones ambientales desencadenadas por procesos regionales y locales. Nuestros resultados establecieron la historia de la vegetación y las condiciones ambientales divididas en cuatro etapas, comenzando con la zona 1 de ~ 6220 a ~ 5250 años calibrados antes del presente (cal BP) donde prevalecieron condiciones relativamente húmedas, dinámica erosiva y predominio de manglares con pocos elementos de taxa arbóreos. Seguido por la segunda etapa de ~ 5250 a ~ 2500 cal BP con condiciones regionales más secas, donde la disminución de la humedad apoya la transición entre un bosque de manglar al dominio de un ambiente de marisma. Las actividades humanas mostraron mayor influencia, evidenciada en altas concentraciones de partículas de carbón vegetal. La tercera etapa de ~ 2500 a ~ 1000 cal BP se caracterizó por condiciones secas principalmente al final de la etapa cuando ocurrió el Período Cálido Medieval. Sin embargo, el dominio de taxa arbóreos, por lo tanto, una recuperación forestal,

se ve respaldada por una disminución gradual de la influencia humana. La etapa final desde ~ 1000 cal AP hasta el Presente se caracterizó principalmente por condiciones relativamente más húmedas que permitieron el establecimiento de bosques de manglar, que se asemejan al conjunto de polen moderno. En esta etapa la disminución de las actividades humanas permitió la recuperación de taxa forestales de uso común en las actividades humanas. Generalmente, nuestro registro muestra la relación entre el sustrato y las características superficiales para interpretar los desencadenantes locales y regionales que contribuyen al desarrollo de ecosistemas desarrollados en accidentes geográficos kársticos.

1. Introducción

La diversidad de vegetación en la Península de Yucatán corresponde con 7.2% del territorio mexicano, e incluye el porcentaje más alto (5.17%) del total de especies endémicas del país. De ahí que sea fundamental reconstruir la historia biogeográfica de la vegetación, y determinar la vulnerabilidad de las especies a la extinción (Espadas et al., 2003; Fernández-Carnevali et al., 2012). Esta vulnerabilidad se ve reforzada por los cambios climáticos y las actividades humanas que se reflejan en el registro sedimentario de las masas de agua lénticas de la Península de Yucatán a lo largo del tiempo.

La variabilidad climática, especialmente en la precipitación y la temperatura (e.g., Schroeer y Kirchengast, 2018), produce cambios en la humedad, el régimen hidrológico y procesos erosivos a escalas regionales y locales, que afectan la composición y distribución de la vegetación. El gradiente de precipitación de la Península de Yucatán disminuye de sureste a noroeste, mientras que la temperatura varía de manera temporal dentro del clima biestacional de la Península (Fernández-Carnevali et al., 2012). La variabilidad climática se analizó en los últimos 6,000 años ha sido medida a través de proxies geoquímicos y análisis de polen en sedimentos que generalmente indican eventos repetidos húmedos-secos que duraron del orden de varias décadas (Curtis et al., 1998; Curtis and Hodell, 1996; Mueller et al., 2009; Wahl et al., 2014).

Dado que la vegetación del sur de Yucatán incluye bosques de manglar y vegetación de marismas, los cambios relativos en el nivel del mar han jugado un papel fundamental en el desarrollo de estos ecosistemas en la zona. Después del Último Período Glacial (LGP), el nivel del mar comenzó a aumentar relativamente rápido hasta su estabilización en ~ 7000 cal

BP produciendo condiciones de equilibrio de las dinámicas continentales y marinas donde se pueden establecer los manglares (Balsille and Donoghue, 2004; Coleman and Smith, 1964). La curva de aumento del nivel del mar del Caribe muestra un aumento de 6 metros en la tasa del nivel del mar desde los 6000 años cal BP hasta el Presente (Toscano and Macintyre, 2003), influenciando gradual y directamente los procesos continentales relacionados con la dinámica sedimentaria donde se desarrollaron manglares y marismas. Los accidentes geográficos kársticos aumentan el grado de influencia del agua de mar ya que las cuevas y túneles en la plataforma carbonatada de Yucatán permitieron la entrada y mezcla con agua dulce de las fuentes continentales (Smart et al., 2006). El suelo delgado característico de Yucatán sobre las rocas carbonatadas es de fácil disolución desde la base, y ha afectado el desarrollo de la vegetación en cualquier escala de tiempo, ya que la configuración geológica uniforme también influye en el régimen hidrológico (González et al., 2006; Marín-Stillman et al., 2004).

La dinámica hidrológica ha influenciado el desarrollo de la vegetación a lo largo del tiempo, evidenciado en los registros del Holoceno en la Península de Yucatán los cuales sugieren que los elementos del bosque tropical han tenido presencia desde el Holoceno temprano hasta ~ 4800 cal AP. Desde ese momento hasta la actualidad las especies de manglares comenzaron a dominar (Carrillo-Bastos et al., 2010; Islebe and Sanchez, 2002; Torrescano-Valle and Islebe, 2012; Torrescano and Islebe, 2015), debido a la influencia del aumento del nivel del mar y de las condiciones que propician mayor movilidad del agua subterránea. En algunos casos el bosque de *Rhizophora mangle* se estableció en ~ 2500 cal BP (Islebe y Sánchez, 2002). Sin embargo, los períodos de sequía discontinua reportados en Yucatán (5400-3900 cal BP, 3400-2600 cal BP, 2300-2100 cal BP, 1900-1600 cal BP, 1340-1250 cal BP) han producido una disminución de taxa tropicales y un predominio de elementos secundarios y taxa acuáticos en algunos sitios (Torrescano e Islebe, 2015).

Las cuevas y cenotes de la Península de Yucatán han ganado un mayor reconocimiento recientemente debido a las excavaciones arqueológicas e investigaciones donde se encontraron huesos humanos fechados entre ~ 13.000 y 9.000 años cal BP (Gonzalez et al., 2013; Hubbe et al., 2019). En el sur de la Península de Yucatán, la evidencia apunta a la presencia de grupos humanos desde 11,000 años cal AP (Hammond, 1982), de manera que

los cambios en la vegetación probablemente han estado relacionados con las actividades humanas desde finales del Pleistoceno hasta el presente. La intensificación de las prácticas agrícolas, la economía basada en la leña y los cambios del suelo durante el Holoceno conducen a ecosistemas alterados donde los bosques cambiaron de primarios a secundarios en escalas de tiempo relativamente cortas (Dussol et al., 2017).

Muchas investigaciones en la Península de Yucatán destacan características únicas como el paisaje kárstico, la dinámica hidrológica, la vegetación endémica, la influencia diferencial del nivel del mar y la ocupación maya (Carrillo-Bastos et al., 2010; Curtis and Hodell, 1996; Pohl et al., 1996)(Pohl et al., 1996, Carrillo-Bastos et al., 2010, Curtis y Hodell ,1996, Gutiérrez-Ayala et al., 2012). Su compleja conformación kárstica requiere del análisis detallado de las características locales para lograr mejores interpretaciones paleoambientales de la Península, ya que las estructuras kársticas juegan un papel importante en el desarrollo de la vegetación. Aquí se presenta un enfoque multi-indicador a partir de un registro de sedimentos donde los análisis de polen, materiales carbonizados y geoquímicos permitieron la reconstrucción de la vegetación y las condiciones ambientales durante los últimos 6000 años, en el sureste de México. Esta investigación proporciona evidencia paleoecológica para identificar patrones temporales de cambio de vegetación y determinar los posibles impactos de perturbaciones naturales y humanas sobre la vegetación de Yucatán. El objetivo principal consiste en estudiar los cambios en el ambiente, incluidos los factores estresantes climáticos y antropogénicos como los principales desencadenantes de los cambios sobre la vegetación. Se abordan en esta investigación dos preguntas: 1) ¿Los disturbios naturales produjeron un efecto en la vegetación a lo largo del Holoceno medio-tardío? 2) ¿Cómo afecta la ocupación humana al desarrollo natural de los taxa en un paisaje kárstico?

2. Área de estudio

La laguna La Encantada está ubicada en el Estado de Quintana Roo, al sur de la Península de Yucatán, México (18.4987 N °, 88.3894 W °). La ubicación está aproximadamente a 1,5 km de la frontera entre México y Belice a unos 10 km de la bahía de Chetumal. Con un diámetro de ~ 330 m, la laguna circular cubre un área de ~ 8.5 ha (Fig. 21). La fuente de agua dulce más cercana es el río Hondo a ~ 1.4 km al sur de la laguna, que alimenta la laguna a través

de una compleja red de conexiones subterráneas y superficiales. El clima regional es subtropical cálido con una temperatura media anual de 27,5 ° C y una precipitación media anual de 1300 mm. Las temperaturas máximas (33 ° C en promedio) ocurren de abril a agosto, mientras que las mínimas ocurren en enero (17 ° C en promedio). La precipitación es abundante de junio a octubre, aunque las lluvias son persistentes durante la mayor parte del año, con un régimen monomodal (Servicio Meteorológico Nacional, 2019). La conexión más cercana al mar de La Encantada es a través de la Bahía de Chetumal donde las mareas son mixtas semi-diurnas, con 2 oscilaciones de marea completas diarias y desigualdades de altura y tiempo. La bahía es un cuerpo semicerrado de agua salobre, receptor de varios afluentes de agua dulce donde el Río Hondo es uno de los principales. Dentro de la bahía, las corrientes marinas se ven afectadas principalmente por los vientos alisios del este y sureste, y las corrientes superficiales con una dirección oeste y noroeste. El efecto de las mareas sobre las corrientes de la bahía es bajo, desplazando el cuerpo de agua en dirección Norte-Sur (SEMAR, 2020).

La vegetación moderna cercana a la laguna está compuesta principalmente por manglares y bosques semidecíduos de estatura media (Granados-Sánchez et al., 1998). El bosque semidecídulo predomina cerca de la laguna, donde los árboles miden de 15 a 25 metros de altura en promedio y tienen tallos delgados (Pozo et al., 2011). Además de los manglares, los bordes de los cuerpos de agua están rodeados de vegetación de marismas. Los manglares en la frontera México-Belice, cerca de la laguna La Encantada, alcanzan desde 1 hasta 15 metros de altura en suelos inundados y fangosos permanentes debido a la proximidad e influencia del río Hondo, donde el bosque mixto está compuesto principalmente por *Conocarpus* y *Rhizophora*, pero también pueden aparecer *Avicennia* y *Laguncularia* (Granados-Sánchez et al., 1998). Alrededor de la laguna se encuentran tres tipos de manglares clasificados de acuerdo con la altura del dosel y la composición de especies: a) manglares inundados estacionalmente, de estatura media (seis a diez metros de altura), con un dosel cerrado, están dominados principalmente por *Rhizophora mangle*, b) manglares de pequeña estatura (de dos a cinco metros de altura), suelos fangosos inundados durante la temporada de lluvias están dominados por *Conocarpus erecta* rodeado de pastos y c) manglares enanos permanentemente inundados compuestos por una mezcla de *Rhizophora*, *Laguncularia* y *Conocarpus* (INEGI-CONAFOR, 2014).

Las actividades humanas intensas han tenido un efecto directo sobre la vegetación alrededor de la laguna, con la zona noreste caracterizada por vegetación mejor preservada (PV), compuesta principalmente por un bosque mixto de manglar de *Conocarpus* y *Rhizophora*, y vegetación de marisma, esta zona mejor preservada se encuentra representada con verde claro en el mapa de ubicación (Fig.21C).

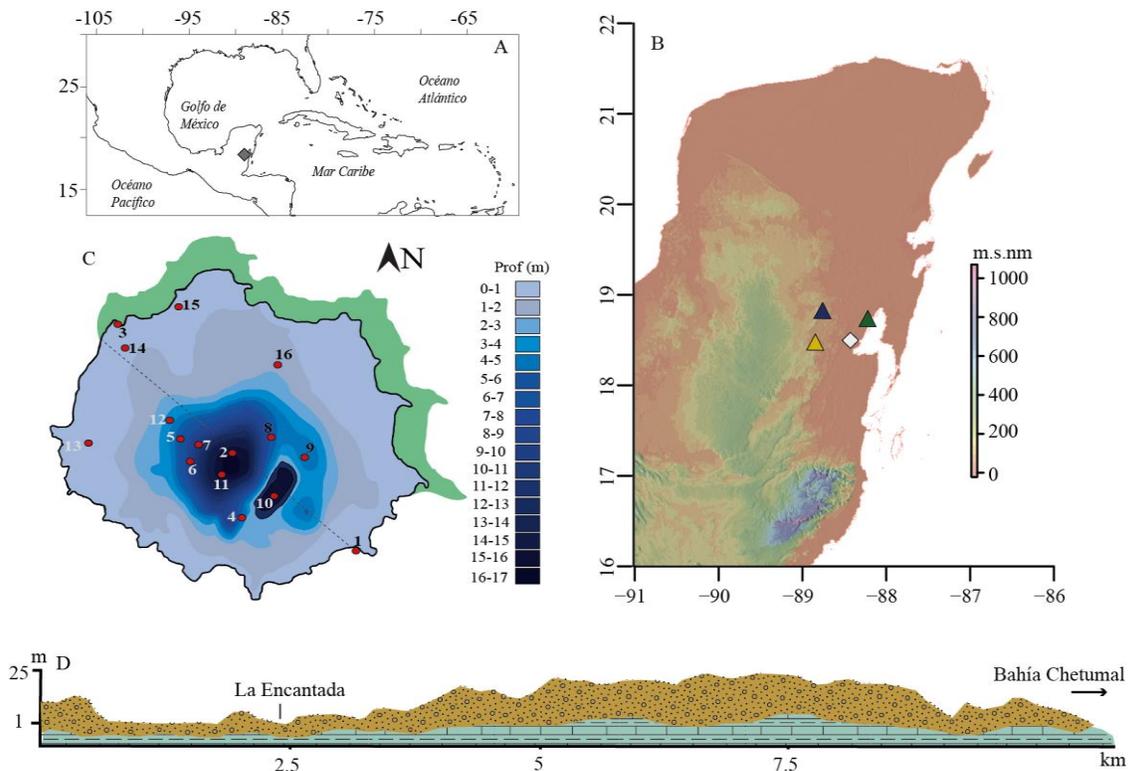


Figura 21. A. Laguna La Encantada. B. Mapa topográfico de la Península de Yucatán; Laguna La Encantada (diamante blanco), Kohunlich (triángulo amarillo), Oxtankah (triángulo azul) y Dzibanche (triángulo verde) C. Batimetría de la laguna La Encantada; ubicaciones de las muestras de la interfaz lodo-agua en círculos rojos; Zona de vegetación preservada (PV) en verde, la línea discontinua divide las muestras modernas en áreas preservadas (norte y noreste) y con disturbio (sur y suroeste). D. Perfil geológico basado en perfiles hidrológicos de CONAGUA e información geológica (los espesores de las capas son representaciones, sin escala); calizas en azul claro y sedimentos cuaternarios en marrón claro (CONAGUA, 1989).

2.1 Geología y karst

El entorno geológico está formado principalmente por rocas sedimentarias del Terciario y el Cuaternario (Fig.21). Las rocas más antiguas son calizas de color claro y capas delgadas de

marga y yeso de edades Paleoceno y Eoceno (66-55 millones de años). Las rocas más jóvenes han sido depositadas a través del Cuaternario, emergiendo como calizas y sedimentos litorales arenosos-arcillosos a lo largo de la costa, y depósitos residuales arcillosos producidos por la erosión. La laguna La Encantada se ubica sobre la Formación Bacalar de piedra caliza y dolomita, aunque los primeros 10 metros están compuestos por un acuífero de capas delgadas de sedimentos limosos no consolidados (CONAGUA, 1989) (Fig.21). A través del Cuaternario se ha formado un sistema de fracturas orientado de norte a sur como resultado de eventos geológicos y tectónicos que se iniciaron durante el Eoceno (Bautista et al., 2005a).

La disolución de las rocas da como resultado ríos y cuevas subterráneas que permiten el movimiento del agua subterránea a través de la plataforma kárstica (Beddows et al., 2016). En la región, las cuevas se extienden desde la línea costera hasta ~ 12 km tierra adentro, con fisuras ubicadas principalmente cerca de la costa. En la mayoría de estas cuevas, el agua salina es más cálida que el agua dulce superficial, creando una zona de mezcla que conforma la haloclina en la base del agua dulce (Smart et al., 2006). La alta permeabilidad de los carbonatos fracturados creó un bajo gradiente en el nivel freático, y la falta de suelo en los niveles superiores genera una rápida infiltración del agua de lluvia en el acuífero. Estas características producen agua insaturada con altas cualidades para disolver y agrandar las fracturas y grietas. Eventualmente, las rocas colapsan creando cenotes y sumideros (Velázquez and Ordaz, 2015). El nivel freático regional está controlado principalmente por las fluctuaciones del nivel del mar, con cuevas que se drenan durante los niveles bajos del nivel del mar y se inundan con agua marina durante los aumentos del nivel del mar (Beddows et al., 2016). En la Península de Yucatán, las fluctuaciones del nivel del mar son altamente distinguibles en el registro sedimentario ya que la actividad tectónica ha sido insignificante desde el Pleistoceno (Szabo et al., 1978). Este trasfondo geológico sugiere que la laguna La Encantada es un sumidero lleno de sedimentos transportados por el río desde los cerros más altos y materiales colapsados principalmente del basamento geológico, que dio forma a la columna sedimentaria a través del tiempo y confirió a la laguna su configuración moderna.

Por lo tanto, los bosques de manglares desarrollados en un contexto kárstico con áreas costeras planas mostraron una transición gradual entre los procesos continentales y la

influencia del mar, la dinámica de los ríos y los efectos de la marea, así como la relación del agua subterránea y las corrientes superficiales principalmente durante la temporada de lluvias (Granados-Sánchez et al., 1998).

2.2 Ocupación humana

Los humanos probablemente llegaron a la Península de Yucatán durante el Pleistoceno tardío, de acuerdo con evidencia paleontológica y antropológica que incluye vertebrados y esqueletos humanos fechados cerca del límite Pleistoceno / Holoceno, cuando el nivel del mar estaba ~ 65 m por debajo de su nivel actual (González et al., 2006; Gonzalez et al., 2008; Gonzalez et al., 2013). Las actividades humanas han sido un componente de la dinámica ambiental de la región durante todo el Holoceno. En 1400 AC (3350 cal BP) algunos Mayas habitaban la región de Belice y sus alrededores, aunque no tenían tecnología, cerámica ni vida sedentaria en las aldeas (Clark et al., 2000b). Dependiendo de la intensidad de la modificación antropogénica del paisaje, las actividades humanas se reflejan en la evidencia sedimentaria. De hecho, la ocupación humana intensa de la región maya ha sido ampliamente reportada durante los últimos 3,000 años con base en evidencia de registros sedimentarios (Anselmetti et al., 2007; Curtis and Hodell, 1996; Franco-Gaviria et al., 2018; Hodell et al., 1995).

Se han reportado varios sitios arqueológicos cerca de la laguna la Encantada. Uno de los más cercanos (<10 km) fue la provincia prehispánica conocida como “Chactemal” (hoy Chetumal) poblada por el grupo conocido como putunes (Olivera-Gómez, 2002). Su población se expandió durante el Preclásico tardío entre ~ 2250 y 1700 cal BP (300 AC - 250 DC). Los putunes usaban sumideros para cultivar cultivos y árboles de mayor altitud para obtener madera, ya que los bosques regionales eran generalmente de baja estatura. Por tanto, algunos de los taxa presentes en los bosques modernos son un legado de influencia antropogénica (por ejemplo, *Cercocarpus*, *Artemisa*, *Chenopodiaceae*, *Ambrosia*, *Poaceae*, *Zea* y *Solanaceae*). El aclareo del bosque, inducido por el hombre, se ha dado para fines prácticos como la agricultura y los asentamientos caracterizados por la sustitución de taxa arbóreos por estos elementos antropogénicos (Margraf, 1989; Olivera-Gómez, 2002). Otros sitios arqueológicos cercanos de importancia son Kohunlich ubicado a 42 km al suroeste, Oxtankah a 20 km al noreste y Dzibanche a 40 km al noroeste (Fig. 21B). La evidencia

arqueológica sugiere que estos sitios fueron el centro de actividades desde al menos ~ 4150 cal BP (2200 AC), cuando los agricultores semi-sedentarios cortaron y quemaron los bosques para cultivar maíz, aunque la evidencia de este intervalo de tiempo es relativamente escasa (Clark and Blake, 1994; Clark et al., 2000b). La máxima ocupación maya de las tierras bajas data del Período Clásico (~ 1700 cal BP a ~ 950 cal BP) (Clark et al., 2000a; Nalda, 2005). Esta ocupación disminuyó en ~ 900 cal BP, cuando los sitios principales fueron abandonados y la población se dispersó a otros lugares seguros esparcidos por la Península de Yucatán y sus alrededores (Clark et al., 2000a; Flores Esquivel, 2010). Hace falta un párrafo donde se diga con la variabilidad ambiental afectó la ocupación humana...

3. Métodos

3.1 Trabajo de campo y laboratorio

En la primavera de 2017, se recuperaron dos núcleos de sedimentos adyacentes (LEN 17-I y LEN 17-II) cerca del centro de la laguna La Encantada, utilizando un nucleador de pistón Livingstone modificado (Colinvaux et al., 1999). Se ensambló una sección compuesta de 4,85 m de longitud (LEN 17) correlacionando las características físicas de los núcleos de sedimentos (e.g., color, textura, reacción de HCl y componentes orgánicos y / o fragmentos de conchas). Las propiedades de la sección compuesta resultante se resumieron en una columna estratigráfica (Fig.22). La secuencia sedimentaria se almacenó a ~ 4 ° C para preservar la evidencia sedimentaria.

Se tomaron diez muestras de materia orgánica distribuidas homogéneamente a lo largo del núcleo para análisis de radiocarbono, utilizando espectrometría de masas con acelerador (AMS). Las fechas resultantes se calibraron (cal AP) utilizando la curva IntCal13 (Reimer et al., 2013). Las edades calibradas se utilizaron para construir un modelo bayesiano utilizando Bacon (Blaauw and Christen, 2011).

Para el análisis de polen, se tomaron 97 muestras de un cm³ distribuidas homogéneamente a lo largo de la secuencia sedimentaria. Las muestras se procesaron utilizando protocolos estándar para la extracción de palinomorfos (Faegri e Iversen, 1989). Las muestras se examinaron bajo microscopio de luz transmitida a 1000x y 400x aumentos y los granos de polen se identificaron según sus características morfológicas (Willard et al., 2004, Roubik y Moreno, 1991, Mao et al., 2012). Los conteos de polen se realizaron hasta alcanzar una suma

de polen de 300 granos, excluyendo de la suma a la familia Cyperaceae y las esporas, aunque estos taxa fueron incluidos en la interpretación y en los conteos de polen. Los resultados se transformaron en porcentajes de la suma de polen y se representaron en un diagrama de polen estratigráfico.

Se recolectaron muestras de un cm^3 de sedimentos para análisis de carbón de las mismas profundidades de las muestras para análisis de polen. Cada una de las muestras fue defloculada en un tubo de ensayo con pirofosfato de sodio ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$), y calentadas en una parrilla por 20 minutos. Posteriormente, las muestras son tamizadas a través de una malla de 53 micras usando pirofosfato de sodio y agua. Finalmente, se lavaron las muestras y se recuperó el material restante en un tubo pequeño para centrifugar y eliminar el excedente de agua. Posteriormente, las partículas microscópicas de carbón vegetal se separaron manualmente bajo un estereomicroscopio y se fotografiaron (Clark, 1988). Las imágenes de cada muestra se procesaron utilizando ImageJ (Rasband, 2005), contando el número de píxeles cubiertos por partículas de carbón y luego expresando el carbón como área por volumen analizado ($\text{mm}^2 / \text{cm}^3$).

Las concentraciones de Mo, Sr, Rb, Fe, Sc, Ca, K y S se midieron usando un analizador de fluorescencia de rayos X (XRF) (Niton XL3t) en 145 muestras. La secuencia sedimentaria se submuestreó cada 5 cm desde 0 a 230 m, y cada 2 cm desde 230 m hasta la base. Luego, cada muestra se secó en horno a 40°C , se trituró y se homogeneizó utilizando un mortero. Las concentraciones elementales se graficaron temporalmente.

Se realizó un muestreo moderno para comprender la línea base moderna de los indicadores ambientales utilizados para la reconstrucción. Para el efecto, se recolectaron 16 muestras de interfaz agua-sedimento a lo largo de la laguna utilizando una draga Eckman (Ekman, 1911). Estas muestras modernas se analizaron para polen y XRF utilizando los mismos protocolos descritos para las muestras fósiles.

3.2 Análisis estadístico

Se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) (Hill and Gauch, 1980) sobre las abundancias relativas de polen, tanto moderno como fósil, para resumir la variabilidad de

la vegetación a lo largo del registro, así como la relación entre las condiciones ambientales modernas y pasadas (Correa-Metrio et al., 2014). Las puntuaciones de los dos primeros ejes se graficaron estratigráficamente con el objetivo de representar los ensambles de polen a través del tiempo y definir las zonas de polen (Fig.25). Se utilizó la distancia euclidiana entre muestras basada en las puntuaciones de DCA para resumir las diferencias estructurales y de composición de las muestras de polen.

Los datos geoquímicos y las puntuaciones del DCA se sometieron a un análisis de componentes principales (PCA) para encontrar correlaciones entre ellos (Jolliffe, 2011). La significancia estadística de los componentes principales se evaluó mediante un modelo *broken stick*, que permitió identificar los ejes susceptibles de ser interpretados en términos de la señal ambiental asociada.

4. Resultados

4.1 Descripción y cronología de sedimentos

La secuencia sedimentaria recuperada de la laguna La Encantada consistió en capas intercaladas de limo y arcilla de color rosa claro a negro, y laminaciones de color marrón claro y rosa en una capa arenosa (Fig. 22). Desde la base hasta ~ 450 cm por debajo del piso de la laguna (blf en adelante) (~ 5700 cal BP), los sedimentos eran principalmente arena de color rosa claro y marrón claro, mientras que de ~ 450 a ~ 310 cm blf (~ 5700 a ~ 3900 cal BP) los sedimentos variaron de arcilla negra, marrón y rosa claro. De ~ 310 a ~ 270 cm blf (~ 3900 a ~ 3400 cal BP), se intercalaron arcilla y limo de color gris claro y gris oscuro. De ~ 270 a ~ 125 cm blf (~ 3400 a ~ 1600 cal BP), predominaron los sedimentos de limo arcilloso de tonos grises, marrones y negros. Desde ~ 125 cm blf (~ 1600 cal BP) hasta la parte superior del registro, los sedimentos se caracterizaron por capas delgadas de arcilla y limo de color marrón claro (Fig.22A).

Según el modelo edad-profundidad, la edad basal del registro es de ~ 6220 años calibrados antes del presente (cal AP), resultando en una tasa de sedimentación promedio de 0,86 mm / año (Fig.22B). Desde el fondo del registro hasta ~ 2650 cal AP, la velocidad de la sedimentación fue baja con un promedio de 0,5 mm / año, mientras que desde ~ 2650 cal AP a ~ 2040 cal AP, las velocidades de sedimentación aumentaron a ~ 2.04 mm / año. Desde ~

2030 AP cal hasta el presente, las tasas de sedimentación disminuyeron a ~ 0.95 mm / año (Fig.22B).

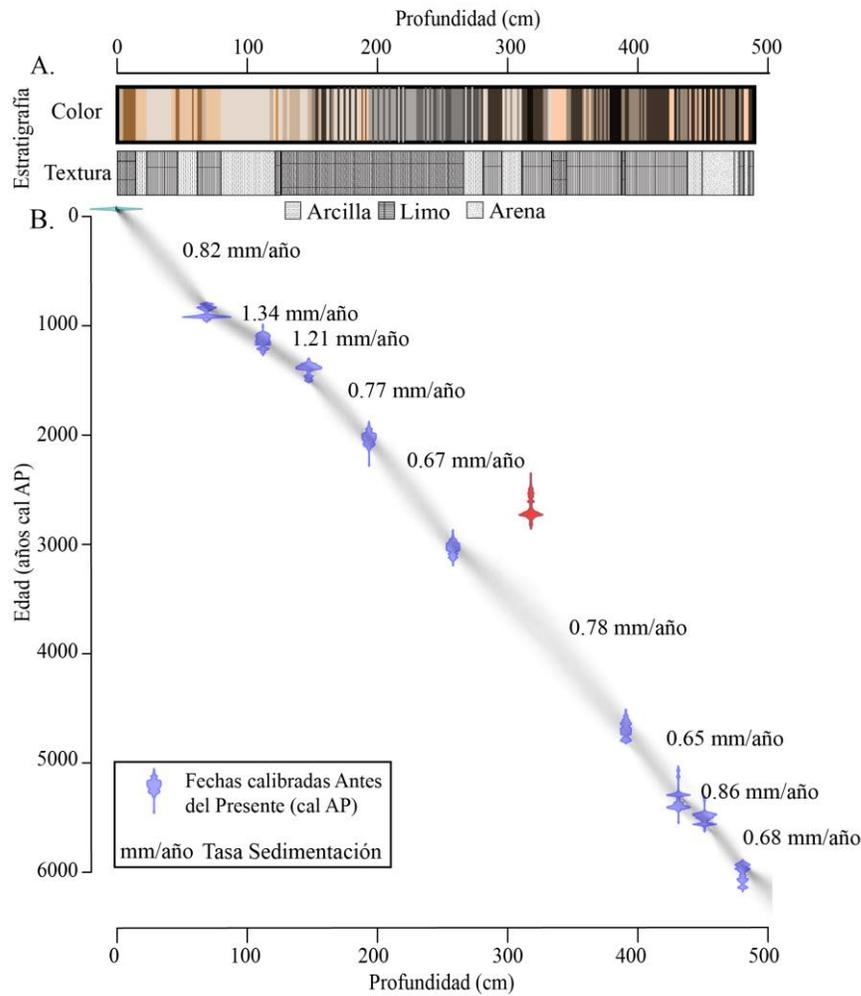


Figura 22. Estratigrafía y modelo edad-profundidad de la secuencia sedimentaria de la laguna La Encantada. A. Descripción estratigráfica del color y la textura de los sedimentos. B. Modelo cronológico y tasas sedimentarias. La fecha de radiocarbono en rojo no se consideró en el modelo cronológico.

Tabla 1. Fechas de radiocarbono y edades calibradas (cal BP) de la secuencia sedimentaria de La Encantada. La tercera columna indica el intervalo de confianza del 95% de las edades calibradas.

LabID	Depth (cm blf)	14C Age ±error	Calibrated Age (extremes of the 95% range Cal BP)
UBA-40757	69	985±20	771-931
UBA-40758	112	1218±24	1077-1259
UBA-40759	147	1513±23	1357-1533
UBA-34356	193	2071±32	1940-2161
UBA-40760	257	2911±27	2876-3144
UBA-34350	317	2598±45	3388-3979
UBA-40761	389	4170±30	4542-4843
UBA-40762	429	4615±31	5098-5456
UBA-34357	449	4803±32	5425-5652
UBA-34351	478	5254±31	5849-6118

Nota: la fecha UBA-34350 no se incluyó en la construcción del modelo de edad.

4.2 Polen fósil y análisis de carbón vegetal

Los espectros de polen están compuestos por 74 taxa: 38 familias y 36 géneros identificados. Las sumas de polen variaron de 300 a 330 con un promedio de 305 granos por muestra, mientras que los conteos variaron entre 306 y 359 granos de polen por muestra, con un promedio de 327.

Conocarpus, Cyperaceae, Moraceae, *Brosimum*, *Miconia* y Poaceae mostraron sus porcentajes más altos en relación con los otros taxa y estuvieron presentes a lo largo de todo el registro. Fabaceae y *Rhizophora* también estuvieron presentes a lo largo de todo el registro, aunque en porcentajes menores. *Avicennia*, *Typha*, Amaranthaceae / Chenopodiaceae y *Mimosa* fueron menos abundantes y dispersas a lo largo del registro. Los taxa se agruparon de acuerdo con su asociación ecológica en cinco grupos: manglares, marismas, bosque de tierras bajas, bosque montano y taxa antropogénicos (Fig.23).

El diagrama de polen se dividió en 4 zonas basadas en intervalos de puntuaciones muestrales de DCA relativamente estables (Correa-Metrio et al., 2014). Las zonas de polen se

conformaron con el fin de facilitar la descripción de los cambios en los conjuntos de polen a lo largo del tiempo (Fig.23).

Moraceae y Poaceae alcanzaron porcentajes superiores al 40% y 25%, respectivamente, a lo largo de las cuatro zonas, y por tanto se obviará descripción en cada zona.

Zona de polen I (De 500 a 428 cm blf, c. 6200-5250 cal AP): En esta zona, las marismas estuvieron dominadas por hierbas Cyperaceae (7-11%) y los manglares estuvieron representados principalmente por *Conocarpus* (5-10%) y *Rhizophora* en menor proporción (1 - 4%). Otros taxa importantes fueron Fabaceae (7-15%) y Malpighiaceae (0-6%) de bosques de tierras bajas (Fig.23).

Zona de polen II (De 428 a 223 cm blf, c. 5250-2500 cal AP): En esta zona, Cyperaceae (2-15%), Amaranthaceae / Chenopodiaceae (0-6%) y Asteraceae (0-5%) de marismas, mostraron sus porcentajes más altos a través del registro, mientras los otros taxa mostraron porcentajes menores al 5%. Los manglares estuvieron dominados por *Conocarpus* (0-17%) y *Rhizophora* (0-6%), con leves incrementos con respecto a la zona anterior. *Trema* (0-15%), *Brosimum* (1-16%) y Fabaceae (1-10%) fueron los taxa más importantes en las tierras bajas. *Miconia* (1-13%), *Myrica* (1-11%), Melastomataceae (0-6%), Urticaceae (0-6%) y Ulmaceae (0-3%) del bosque montano fueron los taxa más importantes (Fig. 23).

Zona de polen III (de 223 a 90 cm blf, c. 2500-1000 cal AP): Las marismas estuvieron dominadas por Cyperaceae (1-11%) y en menor proporción por Amaranthaceae / Chenopodiaceae (0-4%) y Asteraceae (0-4%), pero Araceae (9%) alcanzó sus mayores porcentajes de su récord en esta zona, y *Mimosa* (0-3%) aumentó respecto a la zona anterior. *Conocarpus* (0-17%) y *Rhizophora* (0-4%) aún caracterizaron los manglares, pero *Avicennia* (0-2%) aumentó su frecuencia en esta zona. *Brosimum* (1-11%), *Trema* (0-9%), Anacardiaceae (0-6%), Fabaceae (0-5%), *Bursera* (0-3%) y Malpighiaceae (0-2%) fueron los taxa más representativos de los bosques de tierras bajas. El bosque montano estuvo representado principalmente por *Myrica* (2-20%), *Miconia* (0-11%), Melastomataceae (0-7%), *Pinus* (0-6%) y *Quercus* (0-3%). Myrtaceae (0-2%), Ulmaceae (0-2%) con porcentajes menores (Fig.23).

Zona de polen IV (de 90 a 0 cm blf, c. 1000 cal AP - Presente): En esta zona las marismas estuvieron dominadas por Cyperaceae (1-14%), aunque Asteraceae, Amaranthaceae / Chenopodiaceae, *Typha* y *Batis* presentaron porcentajes entre 0 y 2%, mientras que Araceae desapareció del registro. Entre los manglares, *Rhizophora* (0-11%) y *Avicennia*, (0-4%) alcanzaron sus porcentajes más altos a lo largo del registro, y *Conocarpus* (0-9%) presentó porcentajes importantes en este periodo. *Brosimum* (0-19%), Fabaceae (0-6%), Anacardiaceae (0-4%), *Bursera* (0-3%) y Rubiaceae (0-3%), caracterizaron los bosques de tierras bajas mientras que *Trema* desapareció del registro. Melastomataceae (0-19%), *Myrica* (2-13%) y *Miconia* (0-14%) fueron los taxa dominantes en el bosque montano, mientras que *Quercus* (0-4%), Ulmaceae (0-9%) y *Pinus* (0-9%) alcanzaron sus porcentajes más altos a lo largo del registro. También estuvieron presentes Urticaceae (0-7%) y Myrtaceae (0-2%).

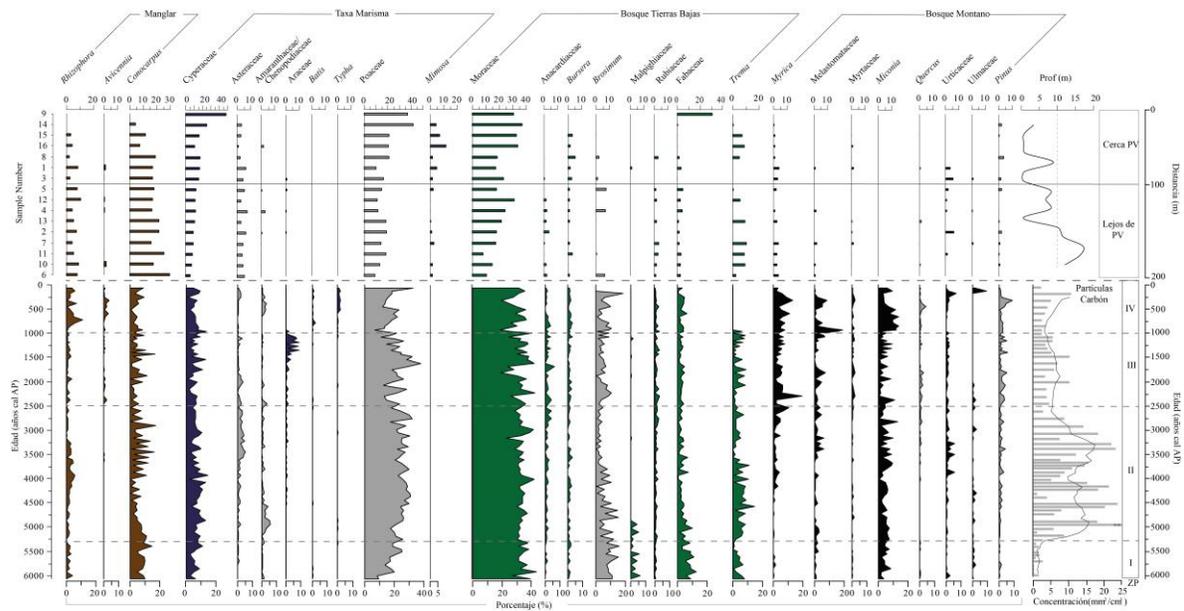


Figura 23. Diagrama de polen de muestras fósiles y modernas y material carbonizado de la laguna La Encantada. Los porcentajes de polen de las muestras modernas están representados por barras en la parte superior del diagrama, mientras que las siluetas en la parte inferior representan los porcentajes de polen a través del tiempo. Las muestras modernas se ordenaron de arriba hacia abajo de acuerdo con los intervalos de profundidad y la distancia a la zona de vegetación menos perturbada. La clasificación de taxa según afinidades ecológicas se muestra en la parte superior (taxa antropogénicos en gris) (Escarraga-Paredes et al., 2014; Rzedowski, 2006). ZP: zona de polen.

Por su parte, las concentraciones de carbón mostraron tres intervalos principales. Desde la base del registro hasta ~ 5250 cal BP (zona de polen 1), las concentraciones estuvieron por debajo de $4 \text{ mm}^2 / \text{cm}^3$ mostrando el mínimo de concentraciones de carbón a través del registro (Fig. 23). De ~ 5250 a ~ 2500 cal BP (Zona de polen 2), el carbón mostró las concentraciones más altas del registro, variando de $8 \text{ mm}^2 / \text{cm}^3$ a $32 \text{ mm}^2 / \text{cm}^3$. Desde ~ 2500 cal BP hasta el presente (zonas de polen 3 y 4) se alcanzaron concentraciones de carbón de hasta $12 \text{ mm}^2 / \text{cm}^3$ (Fig.23).

4.3 Muestras de polen moderno

Los espectros de polen modernos estuvieron compuestos por 49 taxa, 31 y 18 identificados a nivel de familia y género, respectivamente. Las sumas de polen variaron entre 83 y 309 granos, con un promedio de 272, mientras que los conteos estuvieron entre 134 y 407 con un promedio de 330 granos de polen por muestra. *Conocarpus*, Cyperaceae, Moraceae y Poaceae mostraron los porcentajes más altos, mientras que *Avicennia*, *Ambrosia*, Amaranthaceae / Chenopodiaceae, Melastomataceae y Myrtaceae fueron menos abundantes (Fig.23).

Las muestras de polen fueron ordenadas por puntajes del DCA para interpretar el recambio de vegetación en conjuntos modernos (Fig. 23), y también agrupadas según la profundidad (m) y la distancia en línea recta a la zona de vegetación preservada (PV) ubicada al N y NE de la laguna (Fig.1C). *Conocarpus* fue más abundante en muestras ubicadas a > 10 metros de profundidad y > 100 metros de la zona de vegetación preservada (PV). Los taxa de Cyperaceae y Poaceae tuvieron mayor abundancia en muestras de < 10 metros de profundidad y más cerca del PV (< 100 metros). La mayoría de los taxa de bosques de tierras bajas y montañas se dispersaron heterogéneamente sin una tendencia clara, y las Moraceae con mayor abundancia en muestras de < 10 metros de profundidad y relativamente más cerca del PV.

4.4 Geoquímica

Rb, Fe, K, S, Mo, Sr y Ca estuvieron por encima del límite de detección del analizador a través de todo el registro. Rb, K y Fe mostraron tendencias similares, un grupo de elementos a su vez en antifaz con S y Mo (Fig.24). Las concentraciones de Sr mostraron variaciones sin

una tendencia clara, mientras que el Ca mostró una tendencia general de aumento hacia el Presente. Mo y S mostraron los valores más altos en la parte inferior del registro, mientras que Rb y Fe presentaron sus concentraciones más altas en ~ 5900 y ~ 3800 cal AP. Las concentraciones de K alcanzaron sus valores máximos entre ~ 4200 y ~ 3700 cal AP, mientras que S alcanzó un máximo de ~ 5000 y ~ 3800 cal AP. Las concentraciones más bajas de Mo ocurrieron a ~ 2500 cal AP, mientras que Rb y Fe alcanzaron sus niveles más bajos a ~ 600 cal AP (Fig.24). Las concentraciones de K comenzaron a disminuir desde ~ 1000 cal AP, alcanzando concentraciones indetectables en una gran proporción de muestras. S alcanzó los valores más bajos a ~ 700 cal AP. Las concentraciones más altas y bajas de Ca y Sr se alcanzaron a ~ 400 cal BP y ~ 5900 cal AP respectivamente, aunque el Sr mostró una concentración de picos baja a ~ 5000, ~ 3800 y ~ 1000 cal AP. Las concentraciones de Sr fueron muy variables y no mostraron una tendencia diferenciable a lo largo del registro (Fig.24).

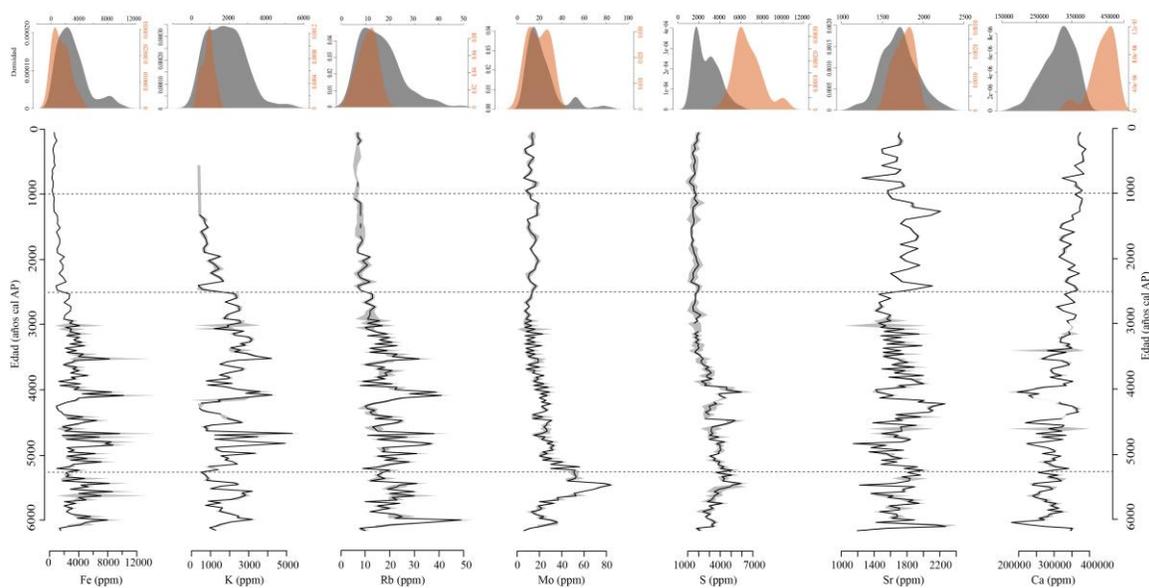


Figura 24. Registro geoquímico de los sedimentos de la laguna La Encantada (XRF). Los tonos grises muestran los intervalos de confianza del 95% construidos a partir del error analítico (2 errores estándar asociados a cada medición). La parte superior de cada elemento muestra la densidad de probabilidad de muestras modernas (rosa) y muestras fósiles (gris).

4.5 Análisis numérico

Las longitudes de los ejes DCA 1 y 2 (DCA1 y DCA2) fueron 1,46 y 0,89, respectivamente (Fig.25). La distribución de taxa en la ordenación DCA se describe según su posición en el lado negativo o positivo de cada eje (Fig.25A). A lo largo de DCA1, las puntuaciones de los taxa se distribuyeron entre -2.7 a 5.2, con puntuaciones negativas asociadas con manglares (*Avicennia*), taxa de marismas (*Batis*, *Typha*), taxa de bosques de tierras bajas y montanos (*Brosimum*, Moraceae, Anacardiaceae, Melastomataceae, *Myrica*, *Pinus*, Myrtaceae, Solanaceae, *Acacia*, *Quercus*, *Miconia* y Ulmaceae). Las puntuaciones positivas a lo largo del DCA1 fueron obtenidas por taxa de manglar (*Rhizophora*, *Conocarpus*), taxa de marismas (Chenopodiaceae / Amaranthaceae, Cyperaceae, Nymphaeaceae, Poaceae, Asteraceae, *Ambrosia*, Araceae) y en taxa de bosques de tierras bajas y montanas (*Bursera*, Malpighiaceae, Urticaceae, *Alnus*, *Machaerium*, *Protium*, *Mimosa*, *Trema*, Rubiaceae y *Psychotria*). Los puntajes de los taxa en el DCA2 se distribuyen entre - 5.7 a 4.1, con valores negativos asociados con taxa de manglar (*Conocarpus*, *Rhizophora*), taxa de marismas (*Batis*, Cyperaceae, Chenopodiaceae / Amaranthaceae), taxa de tierras bajas y montanas (*Brosimum*, Malpighiaceae, *Miconia*, Fabaceae y Ulmaceae), y al mismo tiempo se encuentran ubicadas principalmente donde se encuentran las zonas polínicas 1, 2 y 4 (Fig.25B), mostrando el cambio gradual donde prevalecen los taxa de manglares seguidos por los de marismas, hasta una mezcla de algunos taxa forestales. Los valores positivos fueron obtenidos por un solo taxón de manglares (*Avicennia*), la mayoría de los taxa de marismas (Asteraceae, Araceae, Poaceae, Nymphaeaceae, *Typha*, *Ambrosia*) y la mayoría de los taxa de tierras bajas y montanas (Moraceae, *Bursera*, Anacardiaceae, *Trema*, *Mimosa*, Rubiaceae, *Alnus*, *Myrica*, Myrtaceae, Melastomataceae, Urticaceae, Moraceae, *Pinus*, *Quercus*, Solanaceae, *Inga*, *Machaerium*, *Acacia* y *Protium*) (Fig. 25A), relacionado con la zona de polen 2 y 3 donde los taxa de las marismas cambian gradualmente a un entorno dominante de taxa arbóreos.

En términos de distribución de muestras en la ordenación DCA (Fig.25B), las muestras modernas y fósiles se diferenciaron a lo largo del Eje 1 (DCA1), con las primeras agrupadas hacia el extremo positivo. A lo largo del Eje 2 (DCA2), las muestras se agruparon por zonas. Las muestras de la zona de polen 1 obtuvieron puntajes DCA2 entre -0.23 y -0.5, las muestras de la zona 2 estuvieron entre -0.35 y 0.2, las muestras de la zona de polen 3 se distribuyeron

de -0.1 a 0.43 y, por último, las muestras de la zona de polen 4 estuvieron entre -0.2 y 0.42 (Fig.25B). Esta distribución se representó estratigráficamente (Fig.25C). El eje 1 (DCA1) en las zonas polínicas 1 y 2 representaba muestras fósiles, mientras que la zona polínica 3 representaba la transición entre ensamblajes fósiles y modernos, y la zona polínica 4 indicaba puntuaciones de las muestras modernas. Las puntuaciones negativas del eje 2 (DCA2) representaron las zonas de polen 1 y 4, mientras que la zona de polen 2 mostró una transición entre las puntuaciones negativas y positivas, y la zona de polen 3 mostró una tendencia positiva al Presente.

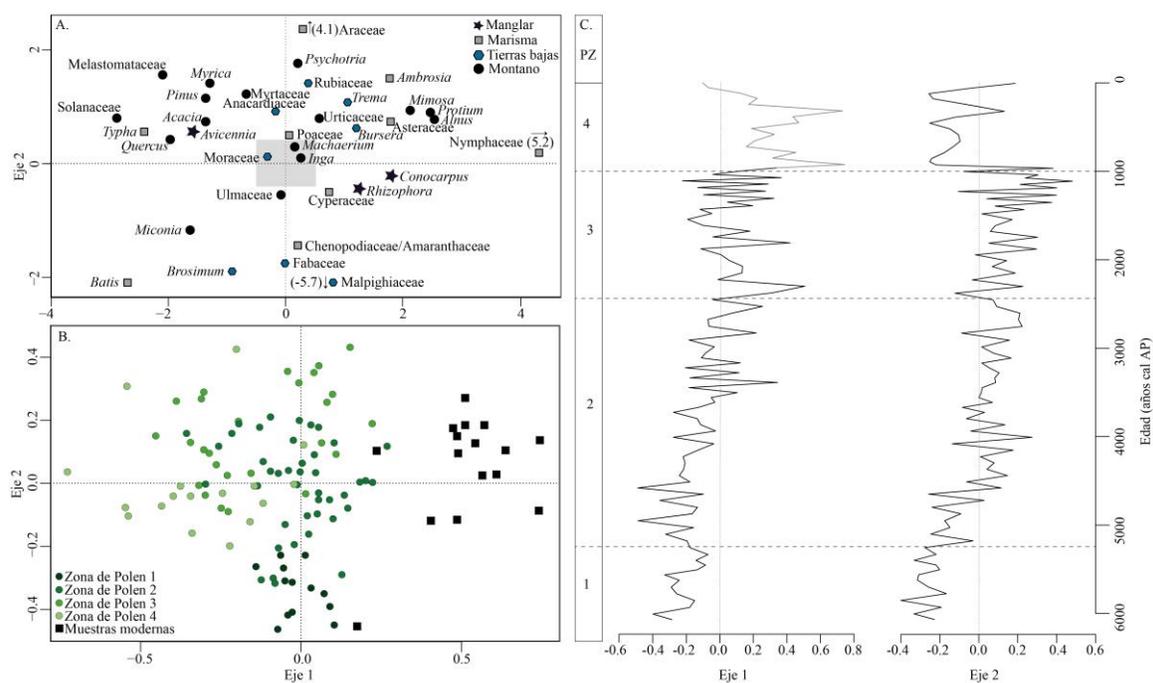


Figura 25. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de conjuntos de polen moderno y fósil de la laguna La Encantada. A. Ordenación de taxa agrupados según afinidades ecológicas (estrellas negras: manglar, cuadrado gris: marisma, polígono azul: taxa de tierras bajas, círculos negros: taxa montanos); el rectángulo gris muestra el espacio ocupado por las muestras. B. Ordenación de sitios coloreados según zonas polínicas. C. Puntajes del sitio de los ejes 1 y 2 de DCA (DCA1 y DCA2) a lo largo del tiempo. PZ: zonas de polen.

Los dos primeros componentes del PCA (PC1 y PC2) con los datos geoquímicos (Fig.26) fueron estadísticamente significativos según el modelo *broken-stick* (Fig.26C) y, por lo tanto, fueron seleccionados para interpretar la variabilidad ambiental a lo largo de los últimos 6,000 años. Estos dos primeros componentes representaron en conjunto el 66.3% de la varianza

contenida en el conjunto de datos, y los elementos se describieron según su posición en el lado negativo o positivo de cada eje. Rb, Mo, Fe y K, se ordenaron hacia el lado positivo de PC1, mientras que S, Sr, Ca, DCA Eje 1 y DCA Eje 2 se ordenaron hacia el extremo negativo de PC1. Las puntuaciones de Fe, Rb, DCA Eje 1, Ca, Sr, S, Mo y DC1 se ordenaron hacia el lado negativo de PC2, mientras que K y DCA Eje 2 se ordenaron en el lado positivo de PC2. En términos de relaciones entre elementos, Fe, K y Rb se asociaron positivamente entre ellos (PC1), y se asociaron negativamente con Ca y Sr (PC1). DC1 se asoció positivamente con S, mientras que DC2 se correlacionó negativamente con Mo (Fig.26A). Ambos ejes se trazaron estratigráficamente (Fig.26B) donde PC1 posee valores positivos en general, con puntuaciones positivas (hasta ~ 3000 cal BP) las cuales se relacionan con K, Fe, Rb y Mo, y puntuaciones negativas (de ~ 3000 cal BP a el Presente) están relacionados con S, Sr y Ca. El lado negativo de PC2 agrupó muestras modernas y se asoció con Sr, Ca, S, Mo, Rb, Fe y DC1, mientras que el lado positivo se relacionó con la mayoría de las muestras fósiles y con K y DCA2.

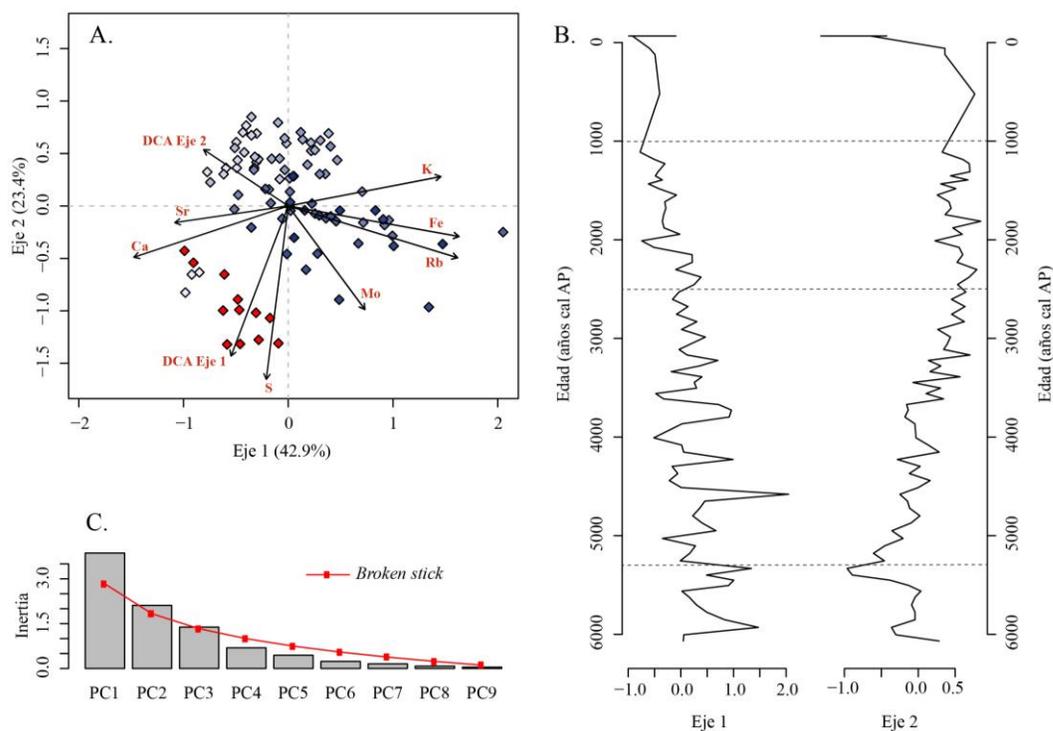


Figura 26. Análisis de componentes principales del registro geoquímico de la secuencia sedimentaria de La Encantada. A. Ordenación de elementos en el espacio definido por los dos primeros componentes principales; los ángulos entre vectores muestran las correlaciones

entre atributos. Los colores más oscuros representan muestras de fósiles y los colores más claros, muestras modernas, mientras que los puntos rojos son muestras modernas. B. Puntajes de los dos primeros componentes graficados estratigráficamente. C. Modelo *broken-stick*, las barras indican la varianza asociada con cada componente, mientras que la línea roja indica la varianza nula.

5. Discusión

5.1 Indicadores geoquímicos y polen

Los conjuntos de polen moderno y fósil en los sedimentos de la laguna La Encantada son el resultado de una compleja red de interacciones entre las condiciones ambientales y la vegetación a lo largo de la cuenca lacustre de captura y el entorno deposicional. En toda la región, las respuestas de la vegetación a la variabilidad ambiental también han sido mediadas por grados diferenciales de ocupación humana. Durante el Arcaico (antes de ~ 4000 cal AP) (Dunning et al., 2015), la influencia humana en los ecosistemas regionales fue relativamente leve, lo que llevó a patrones de renovación de la vegetación que se combinaron con los climas regionales (Curtis et al., 1998; Leyden, 1984, 2002). Por otro lado, las etapas temporales posteriores caracterizadas por la influencia humana generalizada mostraron un patrón de renovación de la vegetación disociado de la variabilidad climática natural (Leyden, 2002, Anselmetti et al., 2007, Franco-Gaviria et al., 2018b). Por lo tanto, el registro de polen local debe interpretarse teniendo en cuenta el contexto cultural en el que se produjo el proceso de depositación del espectro de polen.

La composición de los conjuntos modernos de polen de la laguna La Encantada reflejan la vegetación que predomina en la península de Yucatán. La vegetación local estuvo representada por manglares (*Conocarpus erecta*, *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle*) y taxa de marismas (Asteraceae, Cyperaceae, Poaceae, *Mimosa*). Los bosques de tierras bajas estuvieron representados por Anacardiaceae, Arecaceae, *Brosimum*, *Bursera*, Caesalpiniaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Trema*, Malpighiaceae, Rubiaceae y Moraceae. Los taxa de los bosques montanos están representados por *Myrica*, Myrtaceae, Melastomataceae, *Pinus* y Ulmaceae. Todos estos taxa se reportan como componentes importantes de las asociaciones de vegetación que hoy ocupan la Península de Yucatán (Anderson, 2013; Carnevalli et al., 2012; Espadas et al., 2003; Fernández-Concha et al., 2010; Ibarra-Manriquez.G. et al., 1995). Los porcentajes de polen de la mayoría de los taxa fueron relativamente bajos (<10%) en comparación con los reportados para la región (Correa-

Metrio et al., 2011a; Escarraga-Paredes et al., 2014; Franco-Gaviria et al., 2018; Islebe and Hooghiemstra, 1995; Islebe et al., 2001), por lo que el polen representó un paisaje menos diverso de lo reportado en la Península de Yucatán. Sin embargo, el espectro de polen moderno de La Encantada se compone principalmente de taxa locales (manglares y marismas), como se encuentra comúnmente en ambientes costeros (Costa and Davy, 1992; Peterson and Bell, 2015). Las abundancias relativamente bajas de *Rhizophora* (<12%) en las muestras modernas resultaron tanto de la distancia entre el sitio de muestreo y la línea de costa (~ 9 km) como de la influencia estacional del agua dulce haciendo que su intercambio sea subterráneo pero no permanente, lo que llevó al establecimiento de individuos de *Rhizophora* dispersos, pero al mismo tiempo impidiendo la consolidación de una verdadera comunidad de manglares. Esta interpretación se ve reforzada por la mayor abundancia relativa de *Conocarpus*, especie de manglar mejor adaptada a condiciones más continentales (Espejel.I., 1992; Torrescano and Islebe, 2006), como las presentes alrededor de La Encantada. Dado que el balance hídrico local favorece el predominio del agua dulce, los pocos granos de *Avicennia* encontrados en los sedimentos modernos probablemente reflejan la escasa presencia de árboles de esta especie en la vegetación regional y su baja producción de polen, como la mayoría de las especies entomófilas.

La composición de los ensambles de polen moderno de los taxa del manglar de La Encantada se representó preferentemente en muestras ubicadas a más de 100 m de distancia de la costa donde la vegetación estaba mejor conservada, y en lugares de muestreo a más de 10 m de profundidad (Fig.21C). En contraste, los porcentajes más altos de marismas (hasta un 40%) fueron comunes cerca de la costa (principalmente Cyperaceae y Poaceae) a profundidades menores a 10 m. Este patrón indica una mejor representación de los taxa de marismas cerca de la orilla de la laguna donde la vegetación está bien conservada (PV), y una mejor representación de los taxa de manglares hacia el centro de la laguna, donde la abundancia de marismas disminuye. Los taxa de tierras bajas y montañas se distribuyeron aleatoriamente en la interfaz agua-sedimento de la laguna, lo que probablemente indica una depositación espacialmente homogénea de granos alogénicos traídos por el río Hondo.

La diferencia composicional entre los espectros de polen moderno y fósil fue dada por *Mimosa*, ya que solamente se presentó en muestras modernas, mientras que *Batis*, *Miconia* y

Typha, mostraron abundancias solamente en el registro fósil (Fig.21). *Batis* y *Typha* se asocian comúnmente con la colonización de áreas litorales, actualmente afectadas por la recuperación de tierras para construcciones alrededor de La Encantada (Castillo-Campos et al., 2011; Domínguez-Vázquez and Bocanegra-Ramírez, 2020). De hecho, la presencia de *Mimosa* en muestras modernas también podría ser el resultado de la perturbación asociada con la ocupación humana moderna. Por otro lado, *Miconia* es típica de la sucesión de bosques secundarios naturales y posiblemente refleje bosques muy perturbados en el pasado y probablemente permanezcan perturbados debido a su ausencia en el registro de polen moderno, lo que significa una recuperación incompleta del bosque (De Santiago, 2000).

Aunque similar en composición, los espectros de polen moderno y fósil mostraron grandes diferencias en términos de abundancia relativa de los taxa (Fig.23). En este contexto, los taxa de manglares tuvieron abundancias relativas continuas (entre 5% y 20%) a lo largo del registro, principalmente desde ~ 2500 cal AP hasta el presente. *Rhizophora* y *Conocarpus* tenían tendencias en antifase que muestran la relación entre un ambiente con un balance de agua salobre (*Rhizophora*) versus un ambiente de zona supramareal relativamente más fresco (*Conocarpus*). Si bien las abundancias relativamente altas de *Avicennia* (de ~ 750 a ~ 250 cal AP) podrían interpretarse como condiciones hipersalinas y sistemas abiertos con influencia marina (Castaño et al., 2010; Urrego et al., 2009), en comparación con las bajas abundancias de las dos primeras zonas polínicas que podrían explicarse por la presencia de individuos suprimidos que sobreviven a las condiciones variables de la laguna (Madrid et al., 2014). Los cambios temporales en la abundancia relativa de taxa de marismas dependen de la intensidad de la perturbación alrededor / dentro de la laguna y de factores locales específicos, como el nivel fluctuante del agua de la laguna y la influencia de la variable subterránea del agua de mar. Cyperaceae y Poaceae mostraron abundancias continuas y relativamente altas a lo largo del registro, siendo resistentes a alteraciones y cambios, mientras que Asteraceae y Amaranthaceae / Chenopodiaceae mostraron altas abundancias durante épocas de ocupación humana regional más intensa y en los niveles de inundación. Además, todos los taxa de tierras bajas (excepto Malpighiaceae) fueron persistentes a lo largo de todo el registro, lo que refleja una entrada continua de agua dulce y sedimentos a la cuenca relacionada con el desarrollo de la vegetación local o, más probablemente, una regeneración producida por el transporte constante de polen alogénico de tierras bajas cercanas, por el río

o por el viento. Los taxa reportados como típicos de Yucatán como *Myrica*, Melastomataceae, *Quercus* y *Pinus* aumentaron hacia el presente (Fig.23), probablemente reflejando la disminución gradual de las actividades humanas cerca de la laguna hasta el presente y la recuperación del bosque natural.

El análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) proporcionó un resumen del recambio de la vegetación temporal del registro de polen de La Encantada (Fig. 25). El Eje 1 de DCA en la ordenación se asoció claramente con la analogía moderna de los espectros de polen fósil. Mientras que las puntuaciones positivas se asociaron con los espectros modernos, las puntuaciones negativas apuntan a condiciones ambientales diferentes al escenario moderno. Por lo tanto, el eje no parece estar asociado con el cambio temporal de la vegetación a través del tiempo, sino con la asociación de los conjuntos de pólenes fósiles y modernos. Por otro lado, el Eje 2 del DCA reflejó una ordenación de taxa que sugiere una relación con puntajes negativos, intermedios y positivos asociados con taxa de manglares, marismas y bosques (tierras bajas y montañas), respectivamente. Así, las condiciones ambientales podrían estar relacionadas con esta relación, y al mismo tiempo con el equilibrio de agua dulce y salada, (inundaciones locales y aumentos del nivel del mar), condiciones anóxicas e intervención humana. Estas variables ambientales también se observaron en registros sedimentarios regionales donde las condiciones húmedas permiten el establecimiento de manglares a los ~ 3800 cal AP y las condiciones cambiantes afectaron el desarrollo de taxa de marismas y bosques a lo largo del Holoceno (Aragón-Moreno et al., 2012; Carrillo-Bastos et al., 2010). Las condiciones de inundación en los cuerpos de agua de la Península variaron dependiendo de la precipitación principalmente durante las condiciones más húmedas y / o cuando el nivel del mar subió: Lago Cobá ~ 7800 cal AP (Whitmore et al., 1996), Cenote San José Chulchacá ~ 8000 cal AP (Brenner et al., 2000) y Lake Tzib ~ 6000 cal AP (Carrillo-Bastos et al., 2010).

El registro geoquímico de la Encantada se caracterizó por un patrón temporal antifásico entre materiales alóctonos (Fe, K y Rb) y autóctonos (Sr, Ca y S). Las concentraciones de K, Rb y Fe, todos ellos litogénicos, y relacionados con agentes erosivos (Francois, R., 1998), disminuyeron hacia el presente. Por el contrario, Sr y Ca, elementos que en su mayoría son suministrados por la precipitación local de carbonatos (Cohen, 2003; Franco-Gaviria et al., 2020), aumentaron hacia el presente. Sin embargo, dada la naturaleza kárstica del área, el

Ca también podría incorporarse a los sedimentos de la laguna mediante deposición alogénica (Rothwell and Croudace, 2015). Sin embargo, las tendencias opuestas entre los elementos litogénicos (K, Rb, Fe) y Ca a través del registro de La Encantada apuntan hacia un origen autigénico de Ca (Franco-Gaviria et al., 2020).

Las concentraciones de S probablemente se asocian con cambios en las condiciones redox, con ambientes anóxicos que favorecen la acumulación de materia orgánica y la precipitación de yeso, ambos asociados a altas concentraciones de S (Blanchet et al., 2007; Richter et al., 2006; Rothwell and Croudace, 2015). S se presentó en fase con Mo a través del registro, lo que refuerza nuestra interpretación de altas concentraciones de S que indican una menor disponibilidad de oxígeno. El Mo es un elemento conservativo que, en condiciones anóxicas y sulfídicas, crea enlaces con partículas orgánicas ricas en S (Tribovillard et al., 2006). En consecuencia, los sedimentos depositados en condiciones anóxicas y sulfídicas están enriquecidos en Mo y S.

En el análisis de componentes principales, elementos alóctonos (Fe, K y Rb) y autóctonos (Ca, S y Sr) resultaron diferenciados a lo largo del primer componente principal (Fig. 26), lo que implica la expresión de la señal de erosión a lo largo de este componente. Así, el 42,9% de la variabilidad registrada en los sedimentos de La Encantada se ha asociado a procesos erosivos, los cuales probablemente estuvieron relacionados con la erosión pluvial y las actividades humanas. La asociación de S y Mo con el extremo negativo del segundo componente indica que este eje está reflejando condiciones redox con menos oxígeno hacia puntuaciones negativas. El Eje 1 de DCA se asoció claramente con el extremo anóxico de PC2, lo que indica una menor disponibilidad de oxígeno hacia el Presente. Sin embargo, esta interpretación debe tomarse con cautela, ya que la composición y estructura contrastantes de los conjuntos de polen fósiles y modernos dominan el Eje 1 del DCA. El Eje 2 del DCA, por otro lado, se asoció parcialmente con ambos ejes del PCA (Fig. 26). La asociación negativa con PC1 refleja el efecto de cambios en el régimen hidrológico a lo largo del tiempo. En condiciones relativamente más secas, la vegetación de marismas saladas en la costa se vuelve más vigorosa, provocando una menor representación de los taxa de manglares. La relación positiva del Eje 1 de DCA con PC2 es más clara ya que las puntuaciones más positivas (vegetación no manglar) se asocian con ambientes que poseen mejor disponibilidad de

oxígeno, por lo que prevalece la vegetación diferente al bosque de manglar. Y no puede estar reflejando nivel oscilante del mar y de los aportes aluviales.

En general, PC1 se puede interpretar como un indicador de erosión, con menos (más) condiciones erosivas hacia el extremo negativo (positivo) del eje, representado en la mayor parte de la zona de polen 3 y 4 (desde ~ 2500 cal AP hasta el Presente). De hecho, la tendencia hacia valores más negativos (condiciones más secas) coincide con la migración reportada hacia el sur de la Zona de Convergencia Intertropical a través del Holoceno (Haug et al., 2001) (Fig. 26). A medida que la insolación del verano disminuyó, la precipitación de verano y por lo tanto la erosión, también disminuyeron (Fig.27). Así, el modo principal de variabilidad ambiental regional estuvo asociado con un proceso climático a escala continental. Por otro lado, PC2 parece un indicador de condiciones redox, con puntuaciones negativas que indican menor disponibilidad de oxígeno, representado en las zonas de polen 1 (de 6200 a 5250 cal AP), la mitad de la zona 2 (de 5250 a ~ 4250 cal AP), y al final de la zona 4 (últimos 100 años). Este modo de variabilidad está claramente asociado con procesos de naturaleza local, ya que la disponibilidad de oxígeno en la interfaz agua-sedimento de la laguna podría ser el resultado de cambios en los niveles de agua y / o cambios de productividad en las comunidades biológicas locales.

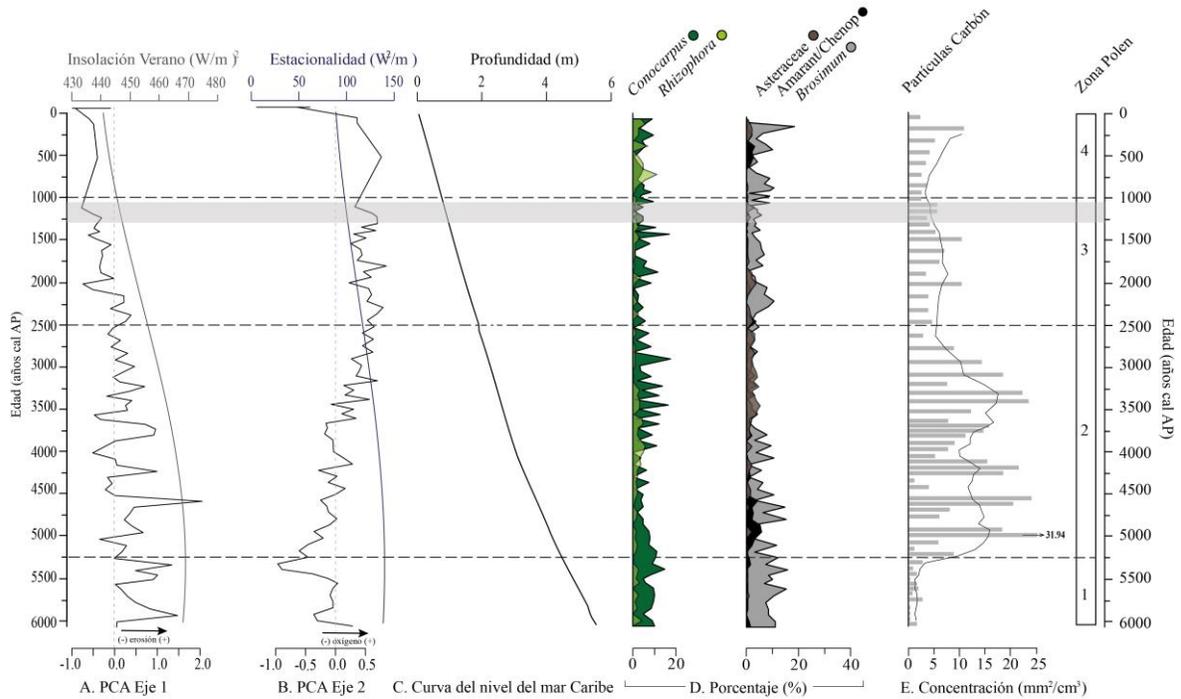


Figura 27. Interpretación de datos de la laguna La Encantada. A. Eje 1 del PCA para polen y geoquímica, y curva de insolación de verano. B. Eje 2 del PCA para polen y geoquímica, y curva de estacionalidad. C. Curva de aumento del nivel del mar Caribe (Toscano & Macintyre, 2003). D. Abundancia de dos taxa de manglares (*Conocarpus* y *Rhizophora*) y taxa antropogénicos (*Asteraceae*, *Amaranthaceae / Chenopodiaceae* y *Brosimum*). E. Concentración de partículas de carbón vegetal. El tono gris muestra edades aproximadas del Colapso Maya (Hodell et al., 1995).

5.2 La historia ambiental de la laguna La Encantada

Los conjuntos de polen moderno y fósil en los sedimentos de la laguna La Encantada brindan información sobre el desarrollo de la vegetación regional durante los últimos ~ 6.000 años. Las condiciones de depositación de sedimentos en la laguna La Encantada fueron propiciadas por la relativa estabilidad tectónica de la Península de Yucatán desde el Pleistoceno (Szabo et al., 1978) y la relativa estabilización de los niveles del mar en el Caribe a ~ 5,000 cal AP (Khan et al., 2017; Toscano and Macintyre, 2003), aportando una naturaleza menos dinámica que antes. La evolución ambiental regional ha sido el resultado de una compleja red de interacciones que involucran múltiples factores endógenos y exógenos. Dados los efectos contrastantes de los factores naturales y antropogénicos sobre la vegetación, la historia de la laguna se puede dividir en cuatro etapas. Esta división no pretende establecer una

cronoestadigrafía formal, sino más bien facilitar la descripción e interpretación del entorno ambiental regional desde el Holoceno medio hasta el Presente.

Desde C. 6,200 a 5,250 cal BP: Entorno natural

Según el modelo de edad-profundidad, este intervalo de tiempo se caracterizó por tasas de sedimentación relativamente bajas (0,77 mm / año en promedio). Sin embargo, la alta variabilidad de la concentración de los elementos geoquímicos y la alternancia de texturas y colores en los sedimentos indican condiciones ambientales cambiantes en períodos de tiempo relativamente cortos. La acumulación de sedimentos terrigénicos se refleja en altas concentraciones de Rb, Fe y K, indicando condiciones erosivas relacionadas con un clima más húmedo y condiciones de inundación mayores (Beddows et al., 2016; Leyden et al., 1998) y la estabilización del nivel del mar que tuvo lugar durante este tiempo en el Caribe. Las bajas concentraciones de Ca respaldan aún más la interpretación de una mayor precipitación regional que disminuiría la precipitación de carbonatos autogénicos. (Beddows et al., 2016). Estas condiciones relativamente más húmedas probablemente fueron el resultado de una posición más al norte de la ZCIT durante el Holoceno temprano y medio (Haug et al., 2001). Por otro lado, la alta variabilidad de la señal geoquímica podría ser el resultado de la máxima estacionalidad de la insolación que resulta en una alta estacionalidad de la precipitación (Hillesheim et al., 2005) (Fig. 27).

La vegetación local a lo largo de esta etapa estuvo dominada por *Conocarpus*, un taxón característico del bosque de manglar en aguas fangosas poco profundas (Conafor et al., 1994; Gabriel et al., 2009; Torrescano and Islebe, 2006) pero también puede tolerar una estación seca más prolongada sin inundaciones, y probablemente relacionado con un aumento en la estacionalidad (Fig.27B). Bajo este ambiente relativamente mésico, *Brosimum*, es el componente dominante de los bosques tropicales modernos de la zona y tiene relación con la ocupación humana, alcanzó los porcentajes más altos ya que su desarrollo solo requiere riegos frecuentes pero no abundantes (Querejeta et al., 2006). Sin embargo, otros indicadores de perturbación antropogénica como el material carbonizado, y algunos taxa de marismas, por ejemplo, Asteraceae y Chenopodiaceae-Amaranthaceae (Gabriel et al., 2009) estuvieron presentes en abundancias muy bajas.

Las concentraciones relativamente altas de Mo y S y los puntajes negativos del eje PC2 sugieren concentraciones bajas de oxígeno en la interfaz agua-sedimento (Myrow, 1978)). Esta disminución de oxígeno probablemente estuvo asociada con la acumulación de materia orgánica aportada por la vegetación altamente productiva. De ~ 6,000 a ~ 5,000 cal AP, aunque las tasas de aumento del nivel del mar fueron relativamente estables, continuó aumentando (Toscano y Macintyre, 2003, Gabriel et al., 2009), lo que permite condiciones salobres, como resultado de una mezcla subterránea de agua salada y dulce, creando las condiciones para el desarrollo de pantanos y manglares (Pohl et al., 1996, Khan et al., 2017) que probablemente resultaron del aporte de agua subterránea a la laguna en este paisaje kárstico.

Las condiciones ambientales dieron lugar a la formación de varios lagos y lagunas costeras en la Península de Yucatán y el Caribe (Brenner et al., 2000). El incremento de Asteraceae y Chenopodiaceae-Amaranthaceae puede indicar condiciones fluctuantes de inundación en las orillas de la laguna donde esta vegetación comienza a desarrollarse (Clarke and Hannon, 1971).

Desde C. 5250 a 2500 cal BP: Domesticación del paisaje

La disminución progresiva de Fe, Rb y K y el aumento de Ca indican una tendencia general hacia condiciones más secas, aunque la continua variabilidad climática, principalmente relacionada con las precipitaciones y el régimen hidrológico, se evidencia por las grandes oscilaciones de las puntuaciones de PC1 (Fig.7). A lo largo de este intervalo de tiempo, la baja disponibilidad de humedad en La Encantada se asoció con condiciones regionales más secas reportadas ampliamente para la Península de Yucatán (Pohl et al., 1996, Wahl et al., 2014, Aragón-Moreno et al., 2012, Poore et al., 2003, Hodell et al., 1991, Curtis y Hodell, 1996). Esta sequía de escala milenaria, estuvo probablemente asociada con una disminución gradual de la insolación de verano en el hemisferio norte. En este escenario de menor aporte fluvial, la salinidad local probablemente se mantuvo debido al nivel del mar relativamente estable (Pohl et al., 1996, Toscano y Macintyre, 2003). Una tendencia hacia condiciones más oxigenadas en la interfaz agua-sedimento se evidencia por la disminución de las concentraciones de Mo y S, y la tendencia creciente de PC2 (Figs. 24 y 27). De hecho, el

cambio de color de los sedimentos de tonos parduscos a grisáceos que tiene lugar dentro de esta etapa probablemente refleja baja conservación de la materia orgánica en condiciones oxidativas.

Un alto porcentaje de taxa asociados con las marismas sugiere que los conjuntos de polen estuvieron dominados por elementos locales, probablemente representados por un espeso cinturón de vegetación herbácea a lo largo de las orillas de la laguna. Este tipo de vegetación probablemente se vio favorecido por la conjunción del aumento del nivel del mar y una menor disponibilidad de agua dulce, lo que resultó en condiciones más salinas. De hecho, este tipo de vegetación ha sido reportado para otros sitios en el sur de Yucatán en este intervalo de tiempo (Pohl et al., 1996, Gabriel et al., 2009) interpretados como alteraciones o cambios de uso de la tierra y el intercambio estacional de agua dulce y agua salada, proveniente de la Bahía de Chetumal. De ~ 4200 a 3500 cal AP, un aumento de *Rhizophora* sugiere condiciones adecuadas donde la entrada de agua dulce y salada aumenta y se equilibra para permitir el establecimiento de manglares en la laguna. No obstante, una reducción general de los taxa arbóreos y una gran abundancia de partículas de carbón vegetal a ~ 3500 cal AP indican una influencia humana regional generalizada. Aunque la evidencia apunta a que *Brosimum* se ha utilizado durante más de 2000 años en varios tipos de uso (Peters and Pardo-Tejeda, 1982), nuestro registro indica el uso de este taxon por humanos desde aproximadamente 3500 años evidenciado en su baja abundancia.

Las actividades agrícolas que se reportan para América Central desde ~ 12,000 cal AP y su expansión y diversificación han estado cambiando y transformando el ambiente natural desde entonces (Piperno, 2006; Pohl et al., 1996). Las actividades humanas probablemente impulsaron los principales cambios en la vegetación en nuestro sitio de estudio desde 5200 cal AP hasta el Presente, principalmente asociados con la ocupación de las tierras bajas de Yucatán por la civilización Maya (Nalda, 2005, Curtis y Hodell, 1996, González et al., 2013). El aumento abrupto de carbón vegetal a ~ 5200 cal AP probablemente estuvo asociado con la domesticación del paisaje por parte de los grupos humanos. La intervención humana y la manipulación de la vegetación local dieron como resultado cambios ecológicos y demográficos en las poblaciones naturales, con el objetivo de crear un escenario productivo

y agradable para los humanos, caracterizado por perturbaciones locales y probablemente regionales (Clement, 1999).

Se han documentado cultivos desde 5000 cal AP en el sur de la Península de Yucatán, aunque las prácticas agrícolas se intensificaron a partir de las 3200 cal AP en adelante (Krause et al., 2018; Pohl et al., 1996; Pope et al., 2001). En nuestro registro, las altas concentraciones de carbón vegetal, la disminución de taxa (por ejemplo, *Brosimum*, *Pinus* y *Quercus*) y el aumento de *Trema* apuntan a un vigorizado impacto regional humano sobre la vegetación. Para ~ 2500 cal AP, una disminución sustancial del carbón vegetal indica un menor impacto regional de las actividades agrícolas. Esta reducción de impactos probablemente estuvo asociada con el desarrollo de prácticas e infraestructura agrícolas más eficientes. De hecho, se ha informado de la construcción de canales para mejorar la calidad de las prácticas agrícolas durante el período de tiempo entre ~ 2950 y 2350 cal AP (Pohl et al., 1996, Pope y Dahlin, 1993).

Desde C. 2500 a 1000 cal BP: Un paisaje antropizado

A lo largo de esta etapa, la disponibilidad de humedad regional disminuyó progresivamente, como se refleja en la disminución de la concentración de Fe, Rb y K (Fig.24). Simultáneamente, las concentraciones de Ca aumentaron como resultado del menor nivel del agua del lago y, por lo tanto, de una mayor precipitación de carbonatos. Concentraciones consistentemente altas de Sr y puntajes de PC1 progresivamente decrecientes apuntan a condiciones más secas sostenidas durante esta etapa, aunque la sequía parece intensificarse gradualmente. El Período Cálido Medieval coincide con condiciones más cálidas cerca del final de esta etapa (~ 1200 a 800 cal AP), probablemente acumulando la sequía regional (Hodell et al., 2001). Sin embargo, la alta variabilidad climática que se ha documentado para la región podría enmascarar los efectos de esta evidencia de calentamiento global capturada en los sedimentos de la laguna.

Aunque se han documentado condiciones locales y regionales secas, esta etapa se caracteriza por las tasas de sedimentación más altas a través del registro. Este aumento de la velocidad de sedimentación es probablemente el resultado de la erosión causada por la actividad humana local, que causaría principalmente la erosión in situ de los carbonatos. Las bajas concentraciones de Mo y S y las altas puntuaciones de PC2 apuntan a una columna de agua

bien oxigenada (Fig.27). De hecho, los colores claros del sedimento sugieren un bajo contenido de materia orgánica en el sedimento, probablemente como resultado de un ambiente de aguas poco profundas (Myrow, 1978).

Esta etapa de la historia ambiental de la Laguna La Encantada coincide aproximadamente con el período Clásico Maya (de ~ 2100 - 1000 cal BP, Clark y Blake, 1994). Aunque la demografía humana es muy dinámica (Pohl et al., 1996, Franco-Gaviria et al., 2018a), este intervalo de tiempo se caracteriza por una estructura social compleja y una ocupación generalizada de Mesoamérica (Clark et al., 2000b, Clark y Blake, 1994). En este registro, los aumentos de los taxa arbóreos (por ejemplo, *Brosimum*, *Quercus* y *Pinus*) sugieren una aparente recuperación del bosque, acompañada de una disminución sustancial de las concentraciones de carbón vegetal. Sin embargo, estos cambios podrían estar relacionados con una intervención controlada del paisaje, donde el fuego representa una tecnología agrícola controlada (Schupbach et al., 2015). La recuperación de los citados taxa arbóreos y la evidente tendencia a la dominancia de elementos diferente a los manglares probablemente estén asociados al cultivo de especies arbóreas útiles alrededor de la laguna como *Brosimum* (Hernández-Guerra and Joyce, 2000), o por el contrario a la disminución paulatina de la ocupación humana, ya que esto no se ve influenciado por las condiciones secas de este período debido a su capacidad para extraer agua del lecho de roca caliza que caracteriza a la Península (Querejeta et al., 2006).

Se han reportado una serie de sequías regionales entre ~ 1700 y 1000 cal AP (Poore et al., 2003; Wahl et al., 2014), que terminaron con una mega sequía comúnmente asociada con el Colapso Maya (Hodell et al., 1995). El registro sedimentario de La Encantada no muestra evidencia clara de este episodio que causó el colapso demográfico y cultural de la civilización Maya. Las condiciones climáticas regionales previas a la sequía mostraron un deterioro progresivo, y posteriormente hay una clara evidencia de una recuperación de la vegetación que se discutirá en la siguiente etapa.

Desde C. 1000 cal BP hasta el presente: Abandono de tierras y recuperación del paisaje

La característica más llamativa de esta etapa fue el cambio drástico en los ensambles de polen (Fig.23) ya que la recuperación de la vegetación fue evidente pero gradual a partir de un ambiente perturbado. Los aumentos de *Rhizophora*, *Brosimum*, Fabaceae y *Bursera* apuntan a una recuperación sustancial del estrato arbóreo de la vegetación (Fig. 23). Esta recuperación de la vegetación probablemente esté asociada con el colapso cultural Maya y el posterior abandono de los centros urbanos densamente poblados (Clark et al., 2000a). Aunque es poco probable que la intervención humana haya desaparecido por completo, las concentraciones más bajas de carbón vegetal sugieren un menor impacto de la infraestructura y los cultivos. Mayores porcentajes de taxa montanos, que suponemos transportados por el río Hondo, podrían estar evidenciando un mayor aporte de agua dulce junto con una recuperación regional de la vegetación tras el citado abandono.

La disminución de las concentraciones de Sr junto con aumentos sostenidos de Ca (Fig.24) sugieren un clima más húmedo y / o menos estacional, ampliamente reportado para la región durante este período de tiempo (Franco-Gaviria et al., 2018; Vazquez-Molina et al., 2016). Mientras que las concentraciones más bajas de Sr son el resultado de una menor precipitación autogénica de carbonatos, el aumento de Ca es el resultado de una mayor erosión de la plataforma kárstica (Rothwell y Croudace, 2015). Las bajas concentraciones de los materiales terrigénicos, incluso la desaparición de K, probablemente estuvo asociado con el aumento progresivo del nivel del mar (Domínguez-Vázquez and Bocanegra-Ramírez, 2020) cambiando la línea base erosiva hacia arriba y por lo tanto, debilitando la capacidad de transporte del río (Davidson-Arnott, 2010). Así, aunque se ha reportado una alta variabilidad ambiental para la región durante el último milenio (por ejemplo, la Pequeña Edad de Hielo, variabilidad ENSO, Moy et al., 2002, Hodell et al., 2005, Curtis y Hodell, 1996), este registro geoquímico es relativamente mudo, y los sedimentos arcillosos-limosos de color claro y los puntajes altos de PC2 sugieren un cuerpo de agua poco profundo y bien oxigenado con una influencia del aumento relativo del nivel del mar (Kathiresan, 2003).

Es probable que la vegetación moderna responda principalmente a actividades humanas recientes donde la alteración y la explotación del paisaje por interés económico establecieron otro tipo de cambio de uso de la tierra. El bosque de manglar moderno es principalmente un

bosque mixto de *Rhizophora* y *Conocarpus* y se estableció sobre un sustrato donde la disolución superficial cambia constantemente el movimiento del agua subterránea, y el aumento proyectado de la tasa del nivel del mar hasta 40 cm en 2050 podría reflejarse (Delgado-Castro and Martín-Fernández, 2014; Ruiz-Ramírez et al., 2019). Así, una mezcla de agua salada subterránea y dulce superficial permite la persistencia de este tipo de bosque de manglar, cuya dinámica está mayoritariamente dominada por las actividades humanas modernas en las áreas circundantes.

6. Conclusión

El registro de sedimentos de La Encantada permitió reconstruir la vegetación de los últimos 6.000 años en un paisaje kárstico, donde las dinámicas locales subterráneas y los eventos climáticos regionales controlaron los procesos superficiales y que eventualmente fueron interrumpidos por las actividades humanas. Estas actividades antropogénicas obstaculizaron el establecimiento de los diferentes tipos de vegetación debido a la ocupación, la intensificación del uso de la tierra, el abandono y una etapa final de restauración de la vegetación donde algunos taxa desaparecen. Adicionalmente, se consideraron variaciones climáticas en estas etapas debido a la respuesta diferencial de la vegetación a lo largo del tiempo. Cualquiera de los dos tipos de perturbaciones resulta en la resiliencia de la vegetación ante condiciones adversas como el suelo relativamente delgado y deficiente en nutrientes de la plataforma kárstica de Yucatán.

Los primeros 750 años mostraron condiciones más húmedas donde el aumento del nivel del mar genera una entrada subterránea a la cuenca y la vegetación de manglares y marismas sobrevive a un entorno relativamente salino, sin evidencia de influencia humana. Posteriormente, desde 5.250 hasta 2.500 cal AP, las actividades humanas se convirtieron en la principal fuente de cambios en la cuenca, evidenciados en altas concentraciones de carbón vegetal y menor abundancia de taxa montanos y algunos taxa de tierras bajas utilizados por los Mayas. Las condiciones relativamente más secas comenzaron a establecerse regionalmente, y un ambiente inundado de marismas fue probablemente el escenario de estos cambios. Posteriormente, se evidencia el abandono gradual de la tierra por parte de los humanos a partir de las 2.500 cal AP, a medida que disminuyen las concentraciones de carbón

vegetal. El Colapso Maya produjo la disminución y aumento de taxa, dependiendo del uso doméstico de los grupos originarios y su relación con el ambiente, y aumentos de carbón vegetal sin embargo, La Encantada mostró tendencias opuestas y llevó a suponer que esta laguna podría desempeñar el papel de refugio para algunos de los taxa, ya que la abundancia de taxa mostró pequeños cambios en esta etapa seca. Los últimos 1000 años mostraron el inicio del establecimiento de la vegetación moderna, respondiendo a la reciente influencia y ocupación Maya, así como a las condiciones de humedad que aumentan de forma paulatina hacia el Presente.

En general, los accidentes geográficos kársticos agregaron complejidad a la historia paleoambiental de la laguna dadas las irregularidades subterráneas y la morfología. Por lo tanto, la respuesta diferencial de la vegetación en una laguna kárstica de poca área no es predecible. Este registro estableció las condiciones donde la civilización humana se superpone al desarrollo de la vegetación durante los últimos 6000 años y permite interpretar las condiciones ambientales y la presencia humana interactuando simultáneamente desde mediados del Holoceno.

Capítulo 5: Desarrollo de los bosques de manglar durante el Holoceno medio-tardío: caso comparativo de manglares en el Golfo de México y el Caribe mexicano

5.1 Introducción

Los manglares son un tipo de vegetación azonal cuyo desarrollo está principalmente determinado por agentes que responden a procesos físicos de escala regional y local (Ahumada and Faúndez, 2009; Teillier, 2005). Sin embargo, su carácter megatermal delimita su distribución produciendo mayor proliferación de bosques de manglar entre los trópicos (23°26'14" N y 23°26'14" S), a pesar de que se han encontrado bosques de manglar hasta las latitudes 32°N y 35°S (Morley, 2000). Esta delimitación geográfica de los bosques de manglar sumado a la baja diversidad de especies en comparación con otros bosques tropicales, permiten establecer de manera más detallada la estructura de los bosques de manglar y los factores que permiten su establecimiento (Gilman et al., 2008; Morley, 2000). La asociación de los manglares con costas fangosas de baja energía y deltas tropicales, es una de las características más frecuentes, aunque éstos pueden crecer en una variedad de paisajes como plataformas kársticas o sustratos arenosos (Chapman, 1975). En general, las zonas donde se desarrollan los manglares se caracterizan por acumular lodo, pero el establecimiento y desarrollo de estos ecosistemas se da en superficies donde la acumulación de sedimentos es relativamente más rápida que en otras zonas (Thom, 1967). En los diferentes entornos donde se encuentran los manglares, se genera acumulación de sedimentos, turba donde se acumula carbono y aumenta la masa de raíces. Lo anterior depende del conjunto de variables que intervienen en el establecimiento del manglar y de las especies que lo conforman (Carter, 1959). Además, el establecimiento de los bosques de manglar está también determinado por el intercambio de agua dulce y salada, el cual a su vez se relaciona con los cambios relativos del nivel del mar y la dinámica hidrológica de la cuenca, que en el caso de los manglares incluye el hidroperiodo (Wolanski et al., 1990; Wolanski et al., 1992).

La dinámica hidrológica en los bosques de manglar juega un papel importante debido a que establece la cantidad y el origen del agua que llega a las raíces de los mangles. Por tanto, es uno de los factores que define la especie dominante en cada uno de los bosques de manglar y la localización de las especies en la zonación previamente mencionada. Esta dinámica es

de suma importancia dado que incluye procesos continentales tales como el aporte de ríos y afluentes, la erosión producida por la precipitación desde las zonas altas y el aporte de las corrientes subterráneas. Aunque, debido a la ubicación de los bosques de manglar en la zona intermareal estos procesos interactúan para generar las condiciones idóneas para su desarrollo y establecimiento. Tal es el caso del hidropereodo, el cual depende de los aportes de agua originados por la precipitación, el agua superficial y subterránea, así como el ingreso del agua por movimiento de mareas u oleaje para poder definir la profundidad, duración y frecuencia de la inundación (Rodríguez et al., 2018).

Los bosques de manglar presentan cambios a lo largo del tiempo debido a que su posición en la zona intermareal es altamente dinámica, y en ella interactúan procesos continentales y oceánicos altamente dinámicos (Woodroffe.C.D., 1992). Los procesos modeladores del paisaje incluyen la tectónica regional, el aporte de sedimentos aluviales a la cuenca por precipitación o transporte de sedimentos desde las zonas más altas, erosión producida por agentes locales como el viento, el oleaje, las mareas, las corrientes oceánicas, los disturbios naturales o las actividades humanas (Rogers et al., 2014; Woodroffe.C.D. et al., 2016). Sin embargo, cada uno de estos factores está estrechamente relacionado con la ubicación geomorfológica de los sitios de estudio, y la clasificación de estos factores según su origen, marino o continental. Los cambios relativos del nivel del mar, las corrientes oceánicas, el oleaje, las mareas y el aporte de sedimentos arrastrados por el mar, constituyen los factores marinos. Entre los factores de origen continental se destacan los agentes erosivos responsables de depositar sedimentos aluviales en la cuenca lacustre como la precipitación y el viento, así como la dinámica hidrológica superficial y subterránea que determinan los periodos de inundación de las cuencas y el intercambio de agua dulce y salada. La conexión de estos procesos sobre la zona transicional es la que permite el establecimiento de los bosques de manglar y la definición de las especies que lo constituyen.

Las especies que conforman los manglares en México son *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus* (CONABIO, 2013). Cada una de estas especies presenta características específicas que le permiten ser más o menos tolerantes a las condiciones de inundación y salinidad, permitiendo definir a su vez, un ordenamiento espacial de éstas a lo largo de la zona intermareal (Duke et al., 1998). Esta zonación puede mostrar variaciones en cuanto al ordenamiento de las especies y son éstas las que permiten

interpretar procesos asociados, como los cambios en la línea de costa, o los procesos erosivos que han modificado los ecosistemas y las actividades humanas a través del tiempo (Chapman, 1975; Lopez-Portillo and Ezcurra, 1989). La densidad de las especies y de su sistema de raíces constituye un parámetro importante que determina la sedimentación, aumentando la fricción y reduciendo las velocidades de las corrientes de marea (Kathiresan, 2003; Wolanski et al., 1992).

Este trabajo incluye dos cuerpos de agua, una laguna costera ubicada en el Golfo de México conocida como La Mancha en el estado de Veracruz, y un lago costero ubicado a 6 km de la Bahía de Chetumal en el sur de la Península de Yucatán en Quintana Roo, conocido como La Encantada (Fig.28A). Estas lagunas presentan diferentes características morfológicas, y físicas, sin embargo, ambos se encuentran rodeados por bosques de manglar. El objetivo de este trabajo es establecer y comparar los factores que permitieron el establecimiento de estos bosques de manglar durante el Holoceno medio-tardío. Con el fin de cumplir este objetivo se realizó una síntesis de las generalidades y antecedentes de los manglares del Golfo de México y la Península de Yucatán, principalmente en las cercanías de los sitios de estudio para establecer el panorama general. Posteriormente, se realizó la reconstrucción de la historia de la vegetación con un enfoque en los bosques de manglar de ambos sitios, con el fin de observar los cambios a través del tiempo por medio de las secuencias sedimentarias analizadas. Seguidamente, se analizó el grado de influencia de cada uno de los factores responsables del desarrollo y establecimiento de los bosques de manglar.

Para corroborar los niveles de energía y la dinámica erosiva de los sedimentos se utilizó el análisis de luminiscencia ópticamente estimulada (OSL). Esta técnica mide la cantidad de luz acumulada en los sedimentos en el momento en que se entierran, ya que los electrones de ciertos minerales pueden almacenar esta energía y liberarla cuando se exponen a la luz natural. En este caso, la medición se realiza con una luz infrarroja (IRSL) y azul (BLSL) indicando la sensibilidad de la señal de los feldespatos y cuarzos respectivamente. La razón IRSL/BLSL (feldespatos/cuarzos) indica la proporción de la exposición de estos minerales. Al aumentar la razón indica que la señal de feldespato es mayor en relación con la de los cuarzos y viceversa. Esta relación se puede interpretar en términos de erosión ya que una disminución de la razón IRSL/BLSL indica menor señal de feldespato en la medida que

tienen mejor capacidad de transporte en comparación con los cuarzos, por tanto, en la cuenca de depósito los cuarzos quedarán expuestos y su señal será mayor que la de los feldespatos transportados, evidenciando así mayor erosión y viceversa (Aitken, 1998; Mendes et al., 2019).

Las tasas de sedimentación (SR) indican el flujo vertical de sedimentos al ambiente depositacional durante una unidad de tiempo determinada (por ejemplo, mm / año). Pueden ocurrir aumentos en SR cuando se dan perturbaciones naturales o antropogénicas (tormentas y agricultura) ya que erosionan la superficie y se produce un mayor arrastre de sedimentos hacia la cuenca y, a la inversa, las condiciones secas causan la disminución de las tasas de sedimentación (Middleton, 2003). Cuando la SR es constante o aumenta indica un aumento de la entrada de sedimentos o menor distancia desde la fuente. Sin embargo, cuando la SR disminuye significa la entrada de sedimentos constante o decreciente o mayor distancia desde la fuente (Syvitski and Morehead, 1999; Wang, Y. et al., 1998).

Las particularidades del color del sedimento y textura son indicadores de las condiciones ambientales. La interpretación de textura permite la descripción del nivel energético en el transporte de sedimentos a la cuenca, donde la tendencia decreciente del nivel de energía se relaciona a un tamaño de grano mayor y viceversa. De este modo, la granulometría gruesa de tamaño arena (2 - 0,06 mm) implica menor transporte y por tanto bajo nivel de energía en el sistema. Los tamaños de grano como lo son los limos (0,06 – 0,002 mm) y las arcillas (< 0,002 mm) son indicadores del aumento de la energía en el sistema ya que implica mayor transporte hacia la cuenca de depósito (Middleton, 2003). Por su parte, el color de los sedimentos puede tener varias interpretaciones y por tanto se debe considerar la información contextual, ya que las condiciones pueden alterarse por una variedad de factores externos a la cuenca. En consecuencia, los tonos gris y negro se producen principalmente debido a la presencia de materia orgánica acumulándose bajo condiciones anóxicas (ambientes pantanosos). Las coloraciones rojizas implican ambientes oxigenados (canales de ríos, llanuras aluviales y mares poco profundos). Los tonos verdes se interpretan como sitios con bajo nivel de oxígeno o falta de oxígeno (ambientes marinos). Los tonos cafés son interpretados como ambientes con mayor influencia continental donde los sedimentos están en continua circulación (Nichols, 2009; Scholle, 1978).

5.2 Antecedentes y características generales de los sitios

Las estructuras que conforman el Golfo de México y la Península de Yucatán muestran las características fisiográficas de gran escala donde evolucionaron varias provincias fisiográficas (por ejemplo, las llanuras costeras del Golfo) (Ortiz-Pérez, 2016). Los procesos de formación del Golfo y la Península se encuentran relacionados en el tiempo, ya que la apertura del Golfo termina a finales del Jurásico medio (~ 166,1 millones de años) cuando el bloque de Yucatán alcanza su posición actual, y desde ese momento prevalece un hundimiento lento y continuo (Padilla y Sánchez, 2007). La sedimentación y la deposición fueron los procesos principales en ambas áreas desde finales del Jurásico, ya que posteriormente se formaron amplias plataformas y llanuras de aguas poco profundas donde predominaban los carbonatos. Estas tierras relativamente planas son ideales para el desarrollo de los manglares, ya que permiten el establecimiento de un equilibrio entre el agua salada y dulce, que a su vez se encuentra estrechamente relacionado con los cambios relativos del nivel del mar producidos a lo largo de la historia.

La Península de Yucatán y las llanuras costeras del Golfo de México fueron clasificadas como 2 de las principales regiones geomorfológicas de México dentro de la categoría de llanuras (Zamorano et al., 2016). Cada una de estas unidades se extiende hasta la costa, donde las dinámicas continentales y marinas interactúan y pueden generar procesos de erosión y depositación. Los procesos costeros incluyen la influencia de mareas, olas, corrientes, viento, mientras que los procesos continentales aportan a estas cuencas sedimentos transportados por aguas superficiales y subterráneas. Considerando estos componentes, en cada sitio se formó una llanura costera con características particulares relacionados con los procesos locales durante su formación (Ortiz, 2016).

En el caso de La Mancha, el tipo de costa es de playa abierta acumulativa donde se produce una inmersión tectónica que provocó una menor acumulación de sedimentos y posteriormente un aumento más rápido del nivel del mar. Este proceso actuó con relativa rapidez, durante unas décadas (Ortiz, 2016). En contraste, la costa de La Encantada se define como una barrera acumulativa donde la tectónica de hundimiento con sumersión es la principal causa de la formación de la costa, además de la acumulación y redistribución de

sedimentos a lo largo de la costa provocada por la lenta destrucción del litoral. Estos cambios fueron más lentos, aproximadamente cientos de años (Ortiz, 2016) (Fig.1B).

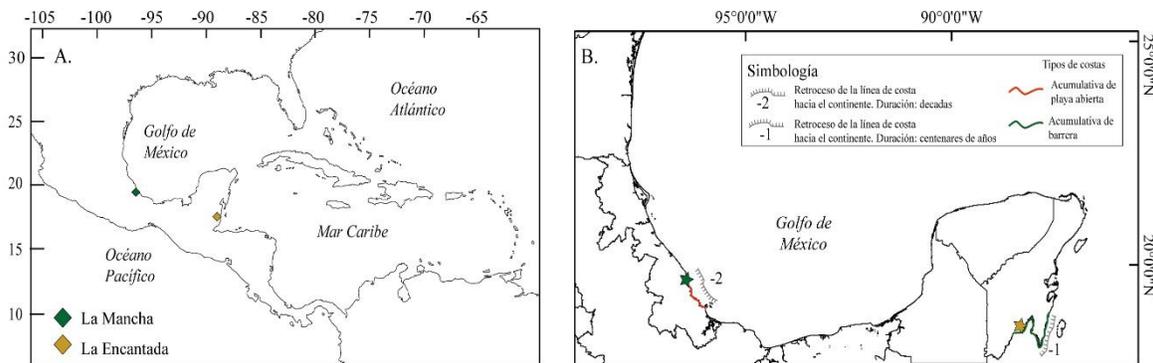


Figura 28. Ubicación general de sitios de estudio. A. Localización de las lagunas en relación al Golfo de México y al Caribe. B. Tipos de costa y dinámica del litoral de las costas cercanas a las lagunas estudiadas (Ortiz, 2016).

Los procesos de depositación y sedimentación costera en los alrededores de los cuerpos lacustres interactúan sobre ambientes con diferente conformación geomorfológica. La Mancha se encuentra ubicada sobre la unidad Cuaternaria conocida como Planicie Baja Acumulativa rodeada de morfologías originadas a partir de agentes como el viento y la acción del agua de los ríos y del mar como lo son cordones litorales, dunas y playas (Geissert, 2006). Por su parte, La Encantada se ubica sobre la planicie palustre costera de inundación marina con hundimiento, con un basamento kárstico de rocas carbonatadas. Estas rocas al estar en contacto con el agua subterránea y superficial se erosionan con mayor facilidad, principalmente dentro de sus grietas, produciendo expansión de estas y ruptura con el tiempo, conformando cavernas subterráneas, uvalas, dolinas y cenotes característicos de la Península de Yucatán (Bautista et al., 2005a; Smart et al., 2006). Al comparar la geomorfología de ambos sitios y la caracterización de las costas, es de esperar que, en el caso de La Mancha, los cambios de la dinámica sedimentaria se produzcan más rápido que en La Encantada, de modo que esta última presenta un paisaje comparativamente más estable.

Las características geomorfológicas de los sitios donde se encuentran los cuerpos lacustres, mencionadas anteriormente generan las condiciones para que se formen diferentes tipos de suelo. Los nutrientes y la capacidad hídrica de cada uno de los suelos, así como el clima de cada zona de estudio permiten, a su vez, el desarrollo de diferentes tipos de vegetación. En

el caso de La Mancha, los suelos que conforman su base corresponden con gleysol mólico cuya característica principal es agrietamiento durante el periodo seco y susceptible a la compactación, junto con histosol fábriico, constituido por material orgánico acumulado superficialmente, a causa de un proceso de humidificación provocado por una prolongada saturación del suelo con agua, es susceptible a procesos de salinización (Travieso-Bello and Moreno-Casasola, 2006). Por otro lado, el suelo desarrollado en la base de La Encantada es de tipo pedregoso, poco profundo, con roca calcárea en la parte baja. Principalmente se compone de litosoles con profundidades menores a los 10 cm y rendzina menores a 50 cm, característicos de plataformas carbonatadas (Bautista and Palacio, 2005).

El clima de la zona costera de Veracruz donde se ubica La Mancha es cálido subhúmedo con régimen de lluvias de verano (precipitación total anual de 1,286 mm como media) y temperaturas entre 21.1°C y 27.3°C (García, 1998; Travieso-Bello and Moreno-Casasola, 2006). Mientras que la zona donde se localiza La Encantada posee climas cálidos subhúmedos con lluvias en verano, con precipitaciones entre 1078 y 1220 mm al año y una temperatura media anual de 25.9 a 26.6 °C (García, 1998). Mientras que La Mancha se rodea de bosques de coníferas, mesófilo, de encino, selvas baja, mediana y alta (300-1300 msnm, 1300-1500 msnm, 1500-3000 msnm respectivamente), vegetación acuática, matorrales, manglares y pastizales; La Encantada se rodea de selvas medianas subperennifolias y subcaducifolias, selva baja inundada, manglares y pastizales (Benitez et al., 2009; Durán and Méndez, 2010). Dentro de cada uno de los tipos de vegetación, anteriormente mencionados, hay especificidades que diferencian aún más los sitios de estudio, tal es el caso de los bosques de manglar que circundan cada una de las lagunas.

Las cuatro especies de mangle que predominan en México formaron bosques mixtos y monoespecíficos a lo largo de las zonas intermareales, produciendo una barrera intermedia y una zona de captura de sedimentos más eficiente (CONABIO, 2013). La eficiencia de la captura de sedimentos varía según las zonas donde se desarrollan los manglares. La evidencia ha demostrado que los neumatóforos de *Avicennia* (raíces aéreas respiratorias) son más eficientes que *Rhizophora* como trampa de sedimentos, ya que la baja velocidad del agua y la turbulencia en la pendiente intermareal facilitan la sedimentación (Kathiresan, 2003). En ese sentido, de acuerdo con las características de cada especie, la eficiencia con que se atrapan

los sedimentos, en orden son *Avicennia germinans* como la más eficiente, seguida de *Rhizophora mangle*, y dado que *Laguncularia* y *Conocarpus* crecen en baja frecuencia e intensidad de oleaje y un sustrato más estable, su eficiencia como trampas es menor (Woodroffe.C.D., 1992). En nuestro caso, los cuerpos de agua en Veracruz y Quintana Roo mostraron presencia de *Rhizophora*, *Avicennia* y de *Conocarpus* en ambos registros, mostrando un bosque dominado por *Rhizophora* en el primero y por *Conocarpus* en el segundo. De esta manera, tanto la especie de manglar predominante como la geomorfología y el tipo de suelo que presentan cada uno de los sitios, permite determinar que el bosque de manglar desarrollado en La Mancha es más eficiente como trampa de sedimentos que los bosques desarrollados alrededor de La Encantada.

De acuerdo con la fisonomía del bosque de manglar (Lugo and Snedaker, 1974), estos bosques se pueden clasificar en ribereños en el caso de La Mancha (Veracruz) y de cuenca en el caso de La Encantada (Quintana Roo), por lo que su desarrollo está principalmente controlado por patrones locales. En el caso de bosques de tipo ribereño como en el caso de La Mancha, se refiere a planicies de inundación a lo largo de ríos o drenajes. Estos tipos de bosque son afectados por el efecto directo de las mareas diarias, poseen velocidades bajas del flujo de agua, durante la temporada de lluvias de verano los niveles de agua aumentan y la salinidad disminuye debido a la erosión de las tierras altas. El tipo ribereño consiste en un bosque dominado por árboles de tronco relativamente recto de *R. mangle* y mezclas variadas con *A. germinans* y *L. racemosa*. Sin embargo, *R. mangle* domina por su tolerancia a la inundación. Por su parte, los manglares de cuenca, como el que rodea La Encantada proliferan en el interior del continente, alrededor de depresiones, canalizando la escorrentía terrestre hacia la costa. Tierra adentro, la influencia de las mareas disminuye y el dominio de *Conocarpus* se vuelve cada vez más compartido con *A. germinans* y *L. racemosa*. En este tipo de bosque, las tres especies sirven como hospederas de plantas vasculares aéreas de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae (Lugo and Snedaker, 1974). Por tanto, la ubicación fisiográfica de cada uno de los cuerpos lacustres y su dinámica fluvio-marina determina el tipo de bosque de manglar, que a su vez define las especies de manglar dominantes.

5.3 Desarrollo de los bosques de manglar durante el Holoceno

Tanto en la Mancha como en la Encantada, la mayoría de los factores anteriormente mencionados influyeron en el desarrollo de los bosques de manglar. Con el fin de facilitar la interpretación de los cambios de la vegetación, en este estudio se diferenciaron tres grupos según los diagramas de polen analizados en estudios previos. Los taxa de bosques y selvas (BS) se sintetizan en un solo grupo, seguido de los taxa que caracterizan a los ambientes de marisma (Ms) y por último los taxa de manglar (M). En el caso de los manglares, además se analizan las diferencias en la composición de especies de los dos tipos de bosques de manglar que se presentan en los cuerpos lacustres estudiados y especialmente las especies dominantes como indicadores de las condiciones ambientales particulares de cada uno (Fig.29).

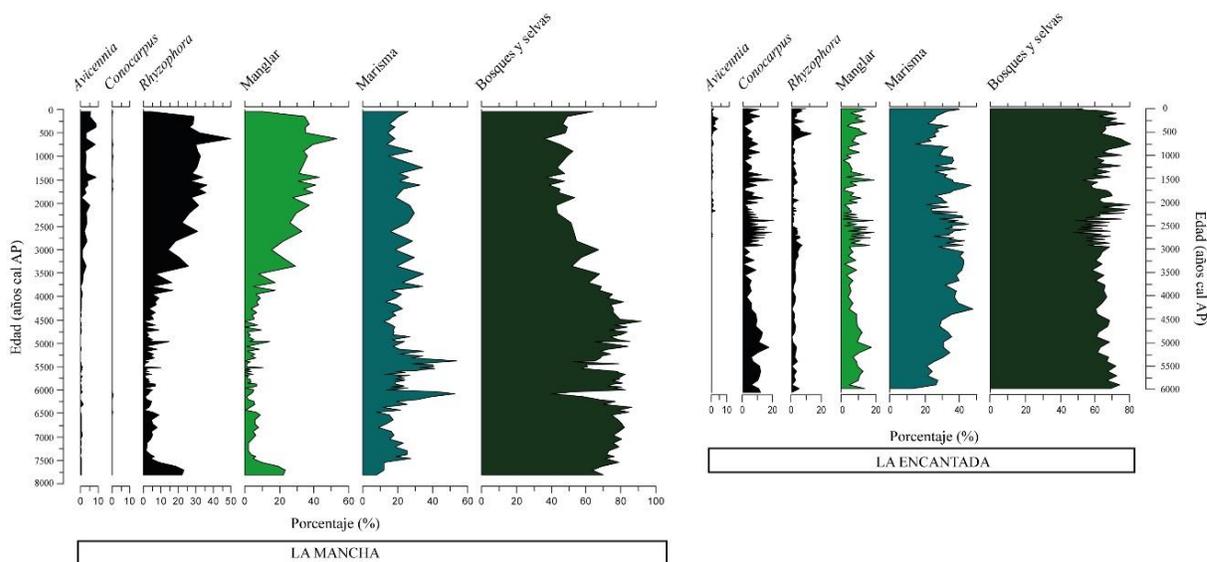


Figura 29. Diagramas de polen resumidos en tres grupos establecidos de las lagunas La Mancha y La Encantada. Especies de manglar encontradas (en negro) en cada uno de los cuerpos lacustres.

El manglar de La Mancha está dominado por *Rhizophora*, mientras La Encantada se encuentra dominada por *Conocarpus*, lo cual responde a las características particulares de cada sitio, como el intercambio de agua dulce y marina que al mismo tiempo se relaciona con la distancia con el mar, las corrientes fluviales y la geomorfología de cada sitio. La observación de los cambios a través del tiempo en los grupos establecidos se puede

simplificar mediante un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA), con el fin de mostrar la distribución de estos grupos en el espacio ecológico y la relación entre ellos. El resultado mostrado por este análisis indica que los manglares (M) presentan valores positivos en el eje 1, los taxa de marismas (Ms) los valores intermedios, mientras que bosques y selvas (BS) se encuentran en el extremo negativo del eje 1 en ambas lagunas. Por su parte, en el extremo negativo del eje 2 se posicionan manglares (M) para La Mancha y marismas (Ms) para La Encantada, los bosques y selvas (BS) presentaron valores intermedios en ambas lagunas, y en el extremo positivo del eje 2 se ubicaron las marismas (Ms) para La Mancha y los manglares (M) para La Encantada (Fig.30A).

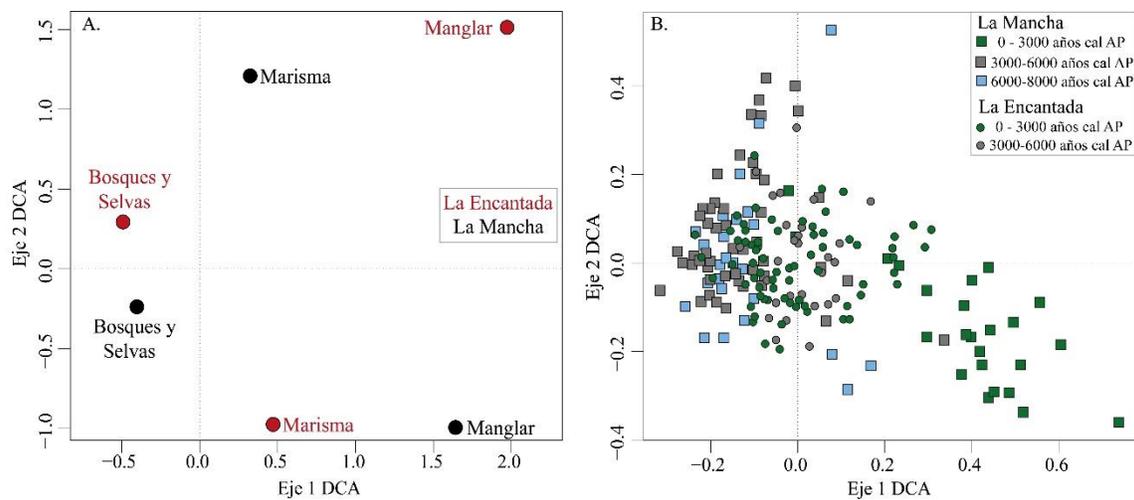


Figura 30. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA). A. DCA de las especies según los grupos establecidos. B. DCA de los sitios (muestras) divididos según división temporal establecida a partir de los cambios observados en su distribución.

El DCA también permite observar la distribución de las muestras (sitios) tomadas temporalmente y su relación dentro del espacio ecológico. El resultado de esta representación indica que solamente dentro de la subdivisión temporal de ~ 6000 a ~ 3000 años cal AP se puede encontrar similitud entre las lagunas debido a la poca distancia que se observa entre muestras, mientras que desde ~ 3000 años cal AP al Presente los valores de La Mancha tienden a ser más positivos y se alejan de los valores intermedios de La Encantada en el eje 1, mientras el eje 2 muestra la misma tendencia pero con los valores inversos, posiblemente producto del impacto diferencial del ser humano sobre cada sitio y la relativa estabilidad del nivel del mar y su efecto sobre cada cuerpo lacustre (Fig.30B). La similitud que se observa

entre muestras se relaciona directamente con una etapa de transición (entre 6,000 y 3,000 cal AP) hacia un ambiente donde la vegetación predominante es el bosque de manglar. Los cambios de esta transición se deben principalmente al efecto humano diferencial, la geomorfología y el clima de cada sitio. Sin embargo, el tipo de bosque de manglar es diferente en cada uno de los cuerpos lacustres debido a las características locales de cada cuerpo lacustre.

Posteriormente, para facilitar la interpretación del DCA a través del tiempo, se representan los valores de los sitios en un perfil estratigráfico donde se pueden observar claramente las variaciones mencionadas y su significado ecológico. La representación estratigráfica de los valores del DCA apoya la observación realizada sobre los cambios más significativos para ambos sitios de estudio.

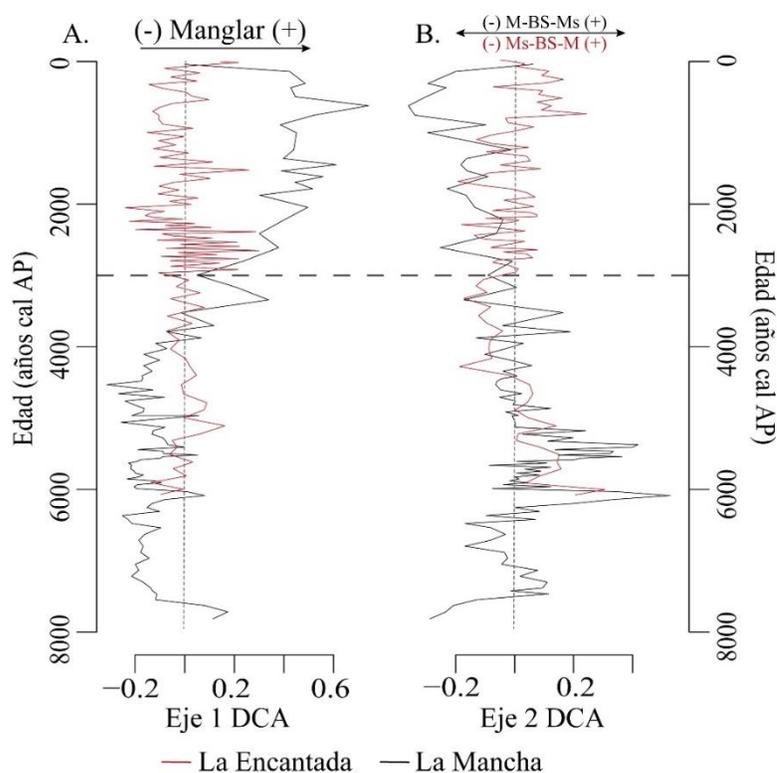


Figura 31. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) del registro de polen de La Mancha y La Encantada representado estratigráficamente. A. Eje 1 del DCA de La Encantada (rojo) y La Mancha (negro) B. Eje 2 del DCA de La Encantada (rojo) y La Mancha (negro). Línea punteada vertical señala el cero y línea punteada horizontal señala los 3000 años cal AP. Manglar (M), Marisma (Ms), Bosques y Selvas (BS).

Según el conocimiento previo de los tipos de manglar, y las características de cada sitio, es posible que el eje 1 del DCA indique los cambios como el impacto humano y las condiciones de humedad reflejados sobre la vegetación y el momento en que se establecen los manglares actuales en cada sitio. Por otro lado, el eje 2 se interpreta como los periodos en el tiempo en que ambos registros se diferencian o son similares, a través de la predominancia de cada uno de los 3 grupos de vegetación establecidos previamente. Las diferencias señaladas a partir del DCA son producto de los efectos diferenciales de los factores regionales y locales sobre la vegetación, tanto el nivel del impacto como el momento en el cual estos factores se reflejan en los cambios observados en los sedimentos.

A continuación, se resumen los resultados tomando en cuenta la distribución de los 3 grupos de vegetación, la dinámica sedimentaria, y los cambios del nivel del mar en ambos sitios, según las subdivisiones temporales establecidas:

Holoceno temprano ~ 8,000 a ~ 6,000 años cal AP

Según los resultados del DCA, en la laguna La Mancha, durante los primeros 550 años aproximadamente, el ambiente es similar a un bosque de manglar, que cambia rápidamente hacia un ambiente con otra conformación vegetal (Fig.31A). En este nuevo ambiente predominan los taxa de BS, donde posteriormente -acercándose a los 6000 años cal AP- se observa una transición hacia un ambiente de marisma (Fig.31B). Estas variaciones pueden interpretarse con aumento de las condiciones relativamente más secas que permiten la sucesión natural hacia un ambiente dominado por taxa de marisma.

Durante este periodo de tiempo, el depósito de sedimentos en la cuenca de la Mancha evidencia alta velocidad (tasa de sedimentación), lo que implica un nivel alto de energía en el sistema con alto contenido de material continental de tamaño fino definido por los tonos cafés de los sedimentos. Este alto nivel de energía remueve los sedimentos en la cuenca, principalmente los sedimentos finos (feldespatos), dejando expuestos los más gruesos (cuarzo) evidenciado en la predominancia de valores bajos de la relación IRSL/BLSL, que al mismo tiempo se interpreta como mayor erosión (Fig.32C). Pese a que en los últimos ~ 200 años la señal de IRSL/BLSL muestra un cambio donde los valores indican una relativa estabilidad hacia valores intermedios – señal más plana con pocas variaciones y más

espaciadas – y por tanto cambios relativamente más lentos. En este escenario sedimentológico la vegetación cambia desde taxa de manglares predominantes – principalmente *Rhizophora* – que rápidamente se ve disminuida por la señal de los taxa de BS que provienen del exterior de la cuenca de depósito. Es decir, el bosque de manglar en este periodo no posee un espacio físico con las características ideales que permitan su establecimiento, como lo es la alta energía y mayor erosión en el sistema. Sumado al predominio de condiciones de mayor salinidad depositada en los sedimentos.

Entre ~ 8,000 y ~ 6,000 años cal BP, los bosques de manglar de la laguna la Mancha fueron posiblemente afectados por uno de los cambios regionales más significativos reportados en el Golfo de México, dada su cercanía con la línea de costa y el alto incremento del nivel del mar reportado entre 6 - 8 metros (Fig.33). Este aumento corresponde con una transgresión marina que inundó las costas y dejó como resultado un suelo sobresaturado en sal evitando que las estructuras de los manglares que predominaban en ese momento – conformados principalmente por *Rhizophora* – pudieran desarrollarse debido a su baja tolerancia a la salinidad. Esta influencia marina se suma a las tasas de sedimentación altas reportadas anteriormente, que aportan mayor cantidad de sedimentos hacia la cuenca y no permiten el establecimiento de un sustrato estable donde las especies de *Rhizophora* se pueden establecer. De esta forma, esta etapa está conformada por vegetación transportada hasta la cuenca de La Mancha y de vegetación aledaña asociada a los bosques de manglar.

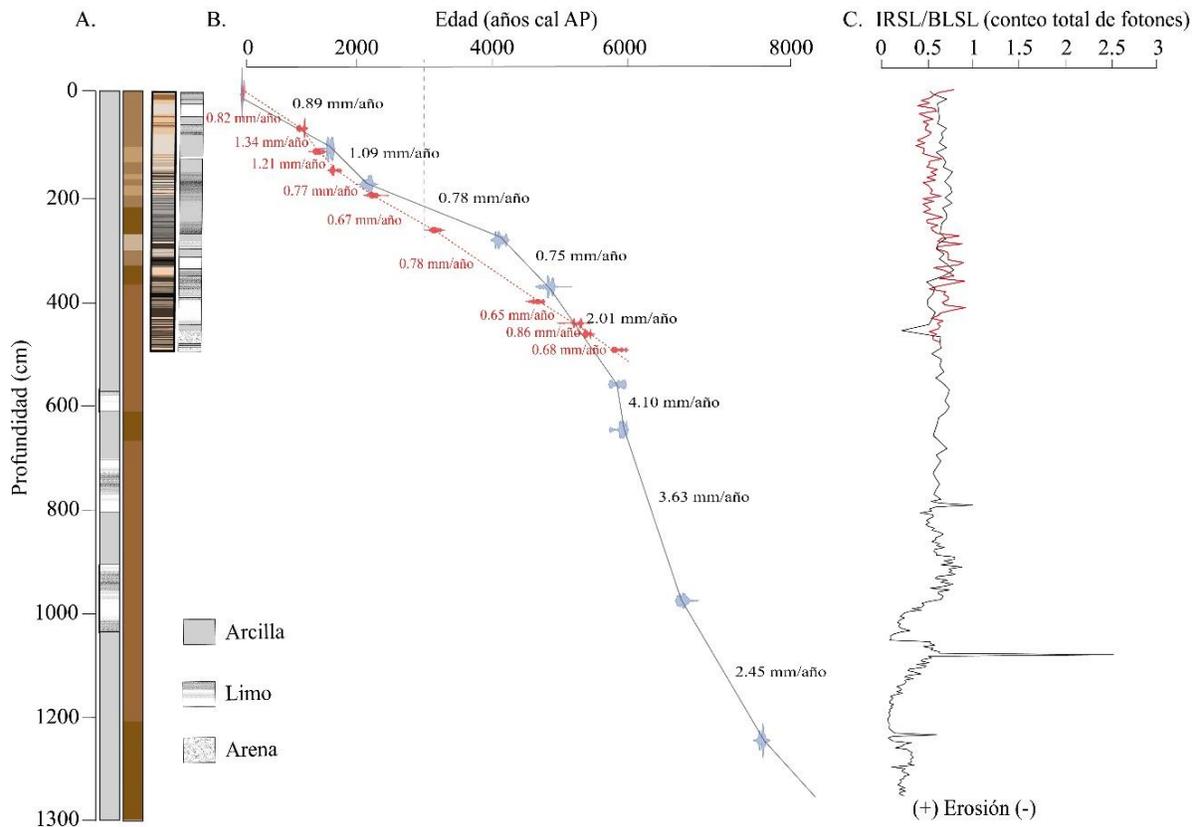


Figura 32. Características generales de los sedimentos de La Encantada y La Mancha (color, textura, SR, OSL) A. Eje Descripción de litología, color y textura de la laguna La Mancha (izquierda) y La Encantada (derecha) B. Modelo cronológico con tasas de sedimentación de cada núcleo de la laguna La Mancha (en azul) y La Encantada (en rojo) C. Medición de luminiscencia ópticamente estimulada (OSL) de la laguna La Mancha (en negro) y La Encantada (en rojo).

Holoceno medio ~ 6000 a ~ 3000 años cal BP

En este periodo de tiempo en la Encantada se puede diferenciar una transición gradual con los cambios resultantes del DCA los cuales muestran mayor espacio entre sitios y por tanto relativamente lentos y que se puede deber a la intervención humana mostrada en el registro de partículas de carbón (Fig. 27 y 31A). Inicialmente se observa una tendencia a un bosque de manglar poco desarrollado que posteriormente cambia hacia predominancia de taxa de bosques y selvas. Alrededor de 3000 años cal AP la vegetación vuelve a cambiar hacia predominancia de taxa de marismas (Fig.31B). Estos cambios responden a un nivel del mar en aumento más lento pero constante que permiten una inundación de pocos metros en la cuenca. Además, en este periodo en la cuenca de La Encantada se presentan variaciones de

aumento y disminución en las tasas de sedimentación. Lo anterior sugiere un nivel de energía variable con aporte de sedimentos continentales, así como presencia de material orgánico en un ambiente con variación en el contenido de oxígeno y de aporte de material carbonatado. Los cambios de textura durante este periodo de tiempo apoyan la variación del nivel de energía, ya que fluctúa entre limos y arcillas, indicando niveles de energía intermedios con variaciones. Los registros no muestran una tendencia clara en cuanto a la cantidad del aporte de sedimentos a la cuenca de depósito. Si bien, los valores relativamente bajos de la relación IRSL/BLSL indican tendencias hacia ambientes de mayor erosión desde el continente, principalmente acercándose a los 3000 años cal AP. En relación con el tipo de vegetación que predomina en este ambiente sedimentario relativamente estable, los cambios van desde un ambiente con taxa de manglar – principalmente *Conocarpus* – que posteriormente migra relativamente rápido hacia la dominancia de taxa de Ms. Esto se debe a que, al aumentar la erosión y posiblemente la precipitación, en el sitio de depósito de sedimentos, acercándose a los 3000 años cal AP, la especie de manglar dominante – *Conocarpus* – no es capaz de mantenerse y los taxa de marisma por su carácter colonizador, ocupan el espacio y lo dominan.

Aunque, debido a su ubicación, La Encantada no recibe influencia directa del mar, el aumento del nivel del mar también causó influencia en el desarrollo de su bosque de manglar debido a que su basamento kárstico permitió la interacción del mar y el agua dulce de manera subterránea. Dos de las tres especies de manglar mostraron una mejor respuesta a las condiciones ambientales ya que aumentaron sus abundancias. Por ejemplo, *Rhizophora* presenta un leve aumento mientras *Conocarpus* domina el paisaje. Si bien el bosque de manglar no se desarrolló completamente en este periodo debido a las fluctuaciones en el nivel de energía de transporte de sedimentos hacia la cuenca, el ambiente de formación también presenta mayor estabilidad hacia los 3000 años cal AP.

Por su parte, la Mancha muestra un ambiente menos parecido a un bosque de manglar que migra hacia el establecimiento del bosque de manglar moderno (Fig.31A). Lo anterior es apoyado por la predominancia observada de taxa de marisma desde 6000 hasta ~ 5000 años cal AP evidenciando condiciones relativamente más húmedas donde la influencia humana tiene menor dominio y el nivel del mar aumenta relativamente rápido. Posteriormente, hay

una transición hacia taxa de bosque y selva desde ~ 5000 hasta ~ 3500 años cal AP lo cual coincide con condiciones transicionalmente más secas. Por último, a partir de ~ 3500 años cal AP hasta el final de esta etapa inicia la predominancia de taxa de manglar mencionada anteriormente donde la influencia humana es menor y las condiciones de humedad, sumada al balance entre agua dulce y salada dadas por la relativa estabilidad del nivel del mar, permiten el establecimiento de los bosques de manglar (Fig.31B).

En este periodo de tiempo los sedimentos depositados en la cuenca de la Mancha muestran una tendencia hacia la disminución de la tasa de sedimentación. Aunque, los sedimentos continúan siendo predominantemente finos y con influencia continental, por lo cual la dinámica sedimentaria del sitio es relativamente más rápida que en otros ambientes. Este comportamiento es propio de ambientes transicionales donde los intercambios de material y agua muestran alta variabilidad. La remoción de los sedimentos en la cuenca continúa a menor velocidad y la poca variación de los valores en la señal de IRSL/BLSL se mantiene relativamente estable, indicando un balance entre el contenido de feldespatos y cuarzos donde las variaciones son más lentas. En estas condiciones la vegetación varía desde un ambiente similar a un ambiente de marisma (Ms) donde la dinámica es mayor, y continua con aporte de taxa de BS. Empero, la estabilización de la dinámica sedimentaria permite que las abundancias de los taxa de manglar inicien su aumento a partir de los ~ 3500 años cal AP, donde las variaciones de acumulación de sedimentos presentan un equilibrio con el aumento relativo del nivel del mar que intervienen en el desarrollo de los taxa de manglar. En este caso específico, *Rhizophora* y *Avicennia* encabezan el desarrollo de estos bosques produciendo un ambiente más eficiente como trampa de sedimentos donde sus raíces también pueden desarrollarse de acuerdo con su zonación.

La laguna costera la Mancha es testigo directo de los primeros 2000 años de variaciones – dentro de este periodo – del nivel del mar donde los cambios fueron más rápidos, aunque cuando esta tasa disminuye a los ~ 4000 años cal AP, las especies de manglar comienzan a aumentar gradualmente su abundancia. Esta relativa estabilidad del nivel del mar crea un equilibrio en la llanura aluvial que permite el desarrollo progresivo del bosque de manglar dominado por *Rhizophora* y en menor abundancia *Avicennia*.

Holoceno Tardío ~ 3000 años cal BP hasta el Presente

En este periodo La Encantada muestra variaciones más rápidas observadas en los cambios de tendencia menos espaciados del DCA. Desde ~ 3000 hasta ~ 2300 años cal AP los valores muestran un ambiente poco parecido a un bosque manglar, aunque, entre ~ 2300 y ~1000 años cal AP, estos cambios varían sin tendencia definida mostrando inestabilidad. Los últimos 1000 años se caracterizan por una tendencia al desarrollo de bosques de manglar con algunas variaciones, posiblemente ocasionadas por la intervención humana evidenciada por el aumento de partículas de carbón y de taxa antrogénicos (Fig.23), y la relativa estabilidad del aumento del mar impidiendo el intercambio de agua dulce y salada, lo cual no le permiten su establecimiento hasta los ~ 600 años cal AP (Fig.31A). Los valores del eje 2 confirman la inicial predominancia de taxa de BS y Ms hasta ~1000 años cal AP, donde ocurre un cambio hacia valores que indican la predominancia de taxa de manglar (Fig.31B). La cuenca de depósito de la Encantada se encuentra dominada por limos depositados a velocidades relativamente altas, indicando niveles de energía intermedios a altos, con un origen principalmente continental. Sin embargo, la velocidad de depósito disminuye generando un ambiente de mayor estabilidad. Esta interpretación es apoyada por la predominancia de valores bajos de la relación IRSL/BLSL indicando mayor erosión y remoción de sedimentos dentro de la cuenca, que aumenta hacia el Presente, y por tanto indica condiciones de menor erosión. En este escenario sedimentario, la vegetación predominante consiste en una mezcla de taxa de BS y Ms que cambia hacia la dominancia de taxa de manglar acercándose al Presente. Este resultado es producto de las variaciones en los niveles de energía que transportan sedimentos de diferentes fuentes y orígenes hasta la estabilización de las condiciones sedimentarias, donde se establecen los bosques de manglar donde domina *Conocarpus*. El bosque de manglar de La Encantada en esta etapa continúa siendo predominantemente compuesto de *Conocarpus*. Los últimos 1000 años fueron predominantemente bosques de *Rhizophora* y *Avicennia* debido al aumento en sus abundancias, sin embargo, es probable que el bosque moderno iniciara con su establecimiento a los ~ 600 años cal AP. La dificultad del establecimiento de los bosques de manglar podría ser causada por la alta energía en el sistema reportada a través de las tasas de sedimentación mencionadas, las cuales le restan estabilidad a la planicie donde se encuentra La Encantada. Además, se debe considerar que las dinámicas hidrológicas en esta zona son

predominantemente subterráneas y la cuenca lacustre se puede llegar a inundar en algún momento del año, por tanto la influencia del agua dulce-salada determina la especie de manglar que domina el bosque.

En La Mancha continúa la aparición de taxa de bosque de manglar hasta su establecimiento (Fig.31A). Esta interpretación es apoyada por los valores del eje 2 que indican la predominancia de los taxa de manglar sobre los de taxa de BS y Ms (Fig.31B). Durante este último periodo de tiempo, el transporte de sedimentos hacia la cuenca de La Mancha indica altos niveles de energía de depósito – no comparables con los del inicio del registro – los cuales se ven evidenciados en el contenido de limos. El aporte de los sedimentos hacia la cuenca continúa teniendo una alta influencia continental con algunas variaciones en el origen del sedimento debido a las variaciones de las tonalidades de café observadas, las cuales tienen mayor contenido de materia orgánica entre más oscuro sean las tonalidades. Los altos niveles de energía son apoyados por el aumento en las tasas de sedimentación. Sin embargo, la relación IRSL/BLSL sugiere un ambiente con poca remoción de sedimentos dentro de la cuenca. Estas condiciones con aporte paulatino pero continuo de sedimentos son el escenario donde se establecen los bosques de manglar actuales en el sitio de estudio, donde existe un balance entre los procesos continentales y marinos que establecen el escenario geomorfológico con condiciones ideales para el desarrollo de los bosques de manglar. Estas condiciones posiblemente fueron generadas por el balance entre el agua dulce y salada que ingresa a la cuenca por la relativa estabilidad del nivel del mar, y por la conformación geomorfológica que tomó la cuenca en este momento donde hay relativa estabilidad tectónica.

En resumen, la vegetación de cada uno de los sitios presenta disimilitud en gran parte de los registros a excepción del periodo comprendido entre ~ 4000 a ~ 3000 años cal AP donde los valores tienden a sobreponerse. Esta sobreposición de valores podría ser resultado de condiciones transicionales hacia el establecimiento de los dos tipos de bosques de manglar, con diferente composición de especies en cada uno de los cuerpos lacustres (Fig.31A y 29). Las condiciones principales que intervienen en la etapa transicional son la intervención humana, las condiciones relativamente secas regionalmente reportadas en este periodo y la relativa estabilidad del aumento del nivel del mar.

Desde otro ángulo, tanto la costa del Golfo de México como el Caribe mexicano son zonas afectadas por la actividad de las corrientes, el oleaje y las mareas, lo cual puede afectar directamente el desarrollo de los bosques de manglar. A pesar de que en la actualidad algunas de estas variables están monitoreadas por diferentes instituciones, no hay indicadores suficientemente precisos en las zonas de estudio, a partir de los cuales se pueda interpretar su comportamiento durante el Holoceno medio-tardío. Ambos bosques de manglar poseen influencia de los procesos marinos, pero es probable que la laguna La Mancha durante el Holoceno medio – cuando el nivel del mar tuvo un aumento hasta 8 metros – haya tenido mayor influencia de las corrientes, el oleaje y las mareas debido a su cercanía con el mar. En contraste, La Encantada, a pesar del aumento del nivel del mar en el Caribe, su ubicación dentro del continente y el resguardo dentro de la Bahía Chetumal la convierten en una zona menos propensa a la influencia de corrientes, oleaje y mareas. Aunque, no se puede descartar el ingreso de agua marina al continente de manera superficial o subterránea, durante el periodo de aumento del nivel del mar reportado para el Caribe.

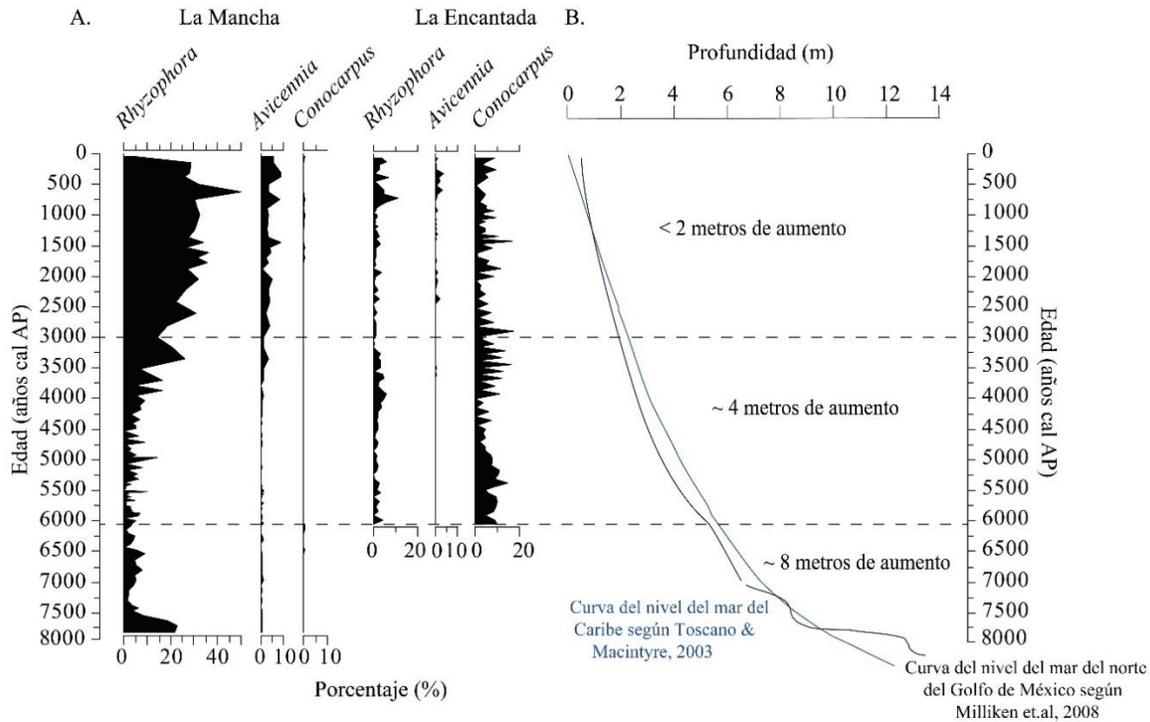


Figura 33. Relación entre polen de manglar de los núcleos de sedimento y los cambios del nivel del mar registrados para el Caribe y el Golfo de México A. Representación de las abundancias de las especies de manglar en los núcleos de La Mancha y La Encantada B. Cambios del nivel del mar en el Caribe y en el Golfo de México según estudios previos (Milliken and Anderson, 2008; Toscano and Macintyre, 2003).

Disturbios naturales y antropogénicos

Los cuerpos lacustres han sido documentados como sitios de aprovechamiento humano y al mismo tiempo vulnerables a las presiones ejercidas por los fenómenos naturales que interrumpen el orden natural de los procesos ecosistémicos (Osland et al., 2018). En este sentido, los bosques de manglar han sido reconocidos como barreras naturales que protegen las zonas costeras, reforzando su carácter resiliente ante los disturbios naturales y antrópicos (Fickert, 2018; Gunderson, 2000). Las evidencias almacenadas en los sedimentos han permitido registrar eventos como huracanes y tsunamis (Peros et al., 2015; Ramírez-Herrera et al., 2009; Shaw and Benson, 2015), así como actividades y prácticas agrícolas por medio del análisis de polen de especies de uso humano y de partículas de carbón (Dussol et al., 2017; Sluyter and Dominguez, 2006a).

Los estudios que analizan la influencia de huracanes durante el Holoceno en las costas mexicanas han venido en aumento en los últimos años, pero siguen siendo relativamente limitados ya que no permite generalizar los efectos a nivel regional (Brown et al., 2014; Mann et al., 2009; Torrescano- Valle et al., 2019). Estos estudios han utilizado diferentes indicadores extraídos de núcleos de sedimento para interpretar eventos como huracanes y/o tormentas que causan inundación en el continente. Investigaciones realizadas en el norte del Golfo de México registran cambios granulométricos y de coloración de sedimentos, foraminíferos indicadores de cambios de ambiente, presencia de materia orgánica, fósiles marinos en continente, cambios registrados en dunas costeras, entre otros indicadores que han permitido registrar estos eventos en los últimos 6000 años. Los resultados registran mayor ocurrencia de tormentas entre 6000 y 4500 años cal AP y entre 3000 y 2000 años cal AP, mientras que el impacto por huracanes en las costas de Florida indica un aumento de eventos desde 3000 hasta 1000 años cal AP, siendo menores desde 5000 a 3000 años cal AP y en los últimos 1000 años cal AP (Day et al., 2005; Liu and Fearn, 2000; Malmgren and Kennett, 1976; Poore, 2008; Poore et al., 2003). Mientras tanto, los estudios en el Caribe, utilizando los mismos indicadores (microfósiles, materia orgánica, granulometría) en núcleos de sedimento, reportan actividad de huracanes variable en los últimos 4000 años cal AP. Estos estudios coinciden aproximadamente en los periodos de mayor actividad (entre 2600 a 1800 años cal AP, 500 y 250 años cal AP), y menor actividad (entre 4000 a 2600 años cal AP, 1000 y 500 años cal AP) de huracanes (Malaizé et al., 2011; Peros et al., 2015; Woodruff et al., 2008). Esta evidencia permite inferir la presencia de estos disturbios tanto en las costas del Golfo de México como del Caribe durante el Holoceno, por eso es probable que estos fenómenos hayan afectado las zonas de estudio en el periodo de tiempo estudiado. No obstante, los bosques de manglar en ambos sitios de estudio no registran cambios que se puedan relacionar con estos fenómenos, posiblemente debido al carácter de barrera protectora que proporcionan los manglares en la zona costera.

Por otro lado, la presencia humana en ambos sitios de estudio ha sido registradas, a partir de estudios arqueológicos y palinológicos, desde 5000 años cal AP en Veracruz (Sluyter and Dominguez, 2006b) y desde 13000 a 9000 años cal AP en Quintana Roo (Gonzalez et al., 2008). En las zonas aledañas a los cuerpos lacustres estudiados se encontraron evidencias de ocupación humana durante el Holoceno medio, las cuales generan un grado de impacto en la

vegetación. Los taxa arbóreos han sido reportados como de uso común en la construcción de villas de grupos originarios, mientras que los taxa herbáceos colonizan esos nuevos espacios. Las actividades agrícolas también dejan evidencia en los sedimentos, a través del polen de especies introducidas y originarias que forman parte de la alimentación de los grupos originarios (Beach et al., 2018; Carrillo-Bastos et al., 2010; Dussol et al., 2017; Krause et al., 2018). Sin embargo, la actividad humana ha sido mayormente documentada en la Península de Yucatán, esto debido a la importancia que ha obtenido la cultura Maya a través del tiempo, con lo cual hay más información que puede ser comparada con los resultados encontrados en nuestro sitio de estudio.

La Encantada muestra en su registro sedimentológico mayor evidencia del efecto del ser humano sobre la vegetación, por medio de las variaciones de las abundancias de polen (taxa arbóreos y herbáceos) y al análisis de partículas de carbón (Fig.27). Los resultados indican mayor efecto de la presencia humana a partir de 5000 años cal AP y hasta 2500 años cal AP, posteriormente las condiciones ambientales reportadas para la zona donde predominan las sequías (Curtis and Hodell, 1996), indican la distribución de las poblaciones y la búsqueda de nuevos sitios para establecerse. En la Mancha los taxa polínicos identificados no proporcionan suficiente información para interpretar cambios producto de la actividad humana de grupos originarios. Además, la dinámica costera dificulta la conservación de evidencia de la ocupación humana, ya que a pesar de ser sitios de aprovechamiento de recursos también son zonas altamente dinámicas de constante interacción entre los procesos marinos y continentales (Neff et al., 2006).

5.4 Conclusión

Los bosques de manglar son sitios de gran interés ecológico a nivel mundial debido a la gran cantidad de beneficios proporcionados a especies vegetales, animales y a los seres humanos. Sin embargo, con el paso del tiempo los intereses económicos y la sobreexplotación de los recursos sumando al cambio climático, han deteriorado y desplazado estos ecosistemas. Esta problemática ha conducido a la mayor producción de estudios que resalten la importancia de su conservación y cuidado a nivel global. Estos estudios generan una gran cantidad de información sobre los manglares actuales, empero los ecosistemas son producto de una serie de cambios a través del tiempo que se pueden identificar y analizar a través de los sedimentos sobre los cuales se desarrollan.

El desarrollo de los bosques de manglar responde a una serie de factores tales como la dinámica sedimentaria que determina la geomorfología, los cambios del nivel del mar, la dinámica hidrológica incluyendo las corrientes subterráneas y superficiales que permiten el intercambio del agua dulce y salada, los agentes erosivos que depositan sedimentos al sitio y la influencia de la precipitación. Ambos cuerpos lacustres analizados en este estudio incluyen la influencia de estos factores, tomando en cuenta la historia de conformación del Golfo de México y la Península de Yucatán.

Las diferencias más notables entre los dos sitios de estudio recaen en la estabilidad geomorfológica y el tipo de bosque de manglar desarrollado. La Mancha presenta menor estabilidad en términos erosivos ya que se encuentra en una zona intermareal donde los cambios de la dinámica costera son del orden décadas. Además, al estar conformado principalmente por *Rhizophora* y *Avicennia* es más eficiente como trampa de sedimentos lo cual puede causar el azolve de la laguna. Otro de los rasgos que caracteriza el bosque alrededor de la Mancha es su clasificación como bosque ribereño, por su relación directa con el mar y su ubicación sobre la planicie. En cambio, la Encantada es un sitio comparativamente más estable en términos erosivos ya que se encuentra dentro del continente. Esta última característica le confiere la clasificación de bosque tipo cuenca y al mismo tiempo - debido a la dominancia de *Conocarpus* - es un bosque poco eficiente como trampa de sedimentos. Además, el sustrato carbonatado y las estructuras kársticas donde se desarrollan estos bosques de *Conocarpus*, limita el desarrollo óptimo de las otras especies de manglar.

El análisis temporal realizado en ambos sitios permite interpretar el momento en que se establecieron los bosques modernos de manglar, que para el caso de la Mancha corresponde a ~ 3500 años cal AP y en la Encantada a los ~ 600 años cal AP. Además, se observan los cambios en la vegetación en cada registro y se logran relacionar con los procesos regionales y locales, así como con los disturbios naturales y antropogénicos. Los bosques de manglar de la Mancha y de la Encantada fueron influenciados por los cambios del nivel del mar registrados antes de su relativa estabilización (~ 3500 años cal AP). Posteriormente, en cada uno de los sitios predominó la influencia de procesos locales - tales como las actividades humanas, la dinámica sedimentaria, la dinámica hidrológica - que modificaron el escenario en el cual se fueron estableciendo los bosques de manglar actuales.

Conclusiones generales y perspectivas

Los análisis de polen, moderno y fósil permiten interpretar la vegetación actual y su historia. Los ensambles de polen fósil buscan analogía en sus representantes modernos con el fin de comparar las condiciones que permiten su desarrollo. En términos generales, el polen posee la habilidad de reflejar la vegetación y por tanto muestra un alto potencial en las reconstrucciones paleoambientales. Sin embargo, con el fin de realizar reconstrucciones más robustas en esta investigación se utilizaron otros indicadores no biológicos que aportan más información a las interpretaciones y permiten entender mejor el panorama.

Los dos cuerpos lacustres seleccionados en esta investigación ubicados en las costas del Golfo de México (Veracruz) y en las cercanías de la Bahía de Chetumal (Quintana Roo) se rodean principalmente de manglares y vegetación asociada, y por tanto nuestro estudio se centra en el estudio del establecimiento de los bosques de manglar en ambos sitios utilizando el polen como indicador principal. Los resultados permitieron definir la representación actual de la vegetación a través del polen, reconstruir la historia de la vegetación, e identificar las causas naturales y/o antropogénicas que provocan los cambios. Finalmente se logró comparar los resultados de cada sitio con el fin de determinar el nivel de influencia de los fenómenos naturales y la escala regional o local que predomina a través del tiempo.

En el caso de la laguna La Mancha en Veracruz, se logró reconstruir la vegetación de los últimos 8,000 años y determinar el establecimiento de la vegetación actual a los 3500 años cal AP. Este proceso está relacionado con la estabilización del aumento relativo del nivel del mar y del equilibrio de las dinámicas erosivas continentales y marinas, que generan un escenario idóneo para el establecimiento de los bosques de manglar y la vegetación asociada. Por su parte, La Encantada mostró cambios en su conformación vegetal en los últimos 6,000 años influenciados principalmente por la actividad humana reportada a partir de 5,000 años cal AP evidenciada en la alta concentración de partículas de carbón encontrada en los sedimentos.

Ambos sitios muestran influencia de los fenómenos regionales como los cambios relativos del nivel del mar, sin embargo los procesos locales determinan principalmente las condiciones óptimas para el establecimiento de los bosques de manglar. Las características específicas de cada uno de los sitios, desde la geomorfología hasta las condiciones de sequía

o humedad provocadas por el movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical, condicionan el desarrollo de la vegetación. Por tanto, este estudio resalta la importancia de analizar cada una de las variables que pueden intervenir en el proceso de desarrollo y establecimiento de los bosques de manglar.

Sin embargo, a pesar de la importancia de conservación de los manglares a nivel mundial y por tanto la importancia de estudiar estos ecosistemas a profundidad, aún queda mucho por hacer para concientizar a las autoridades pertinentes y a la población en general. Los estudios paleoambientales generan un antecedente de la influencia de la actividad humana y de los efectos del cambio climático global sobre estos ecosistemas. Por tanto se requiere mucho trabajo en los bosques de manglar ubicados en las costas mexicanas para desarrollar una base de datos confiable que determine los cambios en los ecosistemas de manglar del país.

Referencias

- Ahumada, M., Faúndez, L., 2009. Guía Descriptiva de los sistemas vegetaciones azonales hídricos terrestres de la ecorregión altiplánica, Santiago, Chile.
- Aitken, M.J., 1998. An Introduction to Optical Dating. The Dating of Quaternary Sediments by the Use of Photon-Stimulated Luminescence., New York.
- Alan, E., Martínez, B., 2010. Vegetación y uso de suelo, In: Florescano, E., Ortiz-Escamilla, J. (Eds.), Atlas del patrimonio natural, histórico y cultural de Veracruz. Gobierno del Estado de Veracruz y Universidad Veracruzana, Veracruz, México., pp. 203-226.
- Amador, J.A., Alfaro, E.J., Lizano, O.G., Magaña, V.O., 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography* 69, 101-142.
- Anderson, W.R., 2013. Origins of Mexican Malpighiaceae. *Acta Botánica Mexicana* 104, 107-156.
- Anselmetti, F.S., Hodell, D.A., Ariztegui, D., Brenner, M., Rosenmeier, M.F., 2007. Quantification of soil rates related to ancient Maya deforestation. *Geology* 35, 915-918.
- Aragón-Moreno, A.A., Islebe, G., Torrescano, N., 2012. A 3800-yr, high resolution record of vegetation and climate change on the north coast of the Yucatan Peninsula. *Review of Palaeobotany & Palynology* 178, 35-42.
- Ardelean, C.F., Becerra-Valdivia, L., Winther, M., Schwenninger, J.L., Oviatt, C., Macías-Quintero, J., Arroyo-Cabrera, J., Sikora, M., Ocampo-Días, Y., 2020. Evidence of human occupation in Mexico around the Last Glacial Maximum. *Nature* 584, 87-92.
- Arellano-Torres, E., Correa-Metrio, A., López-Dávila, D., Escobar, J., Curtis, J., Cordero-Oviedo, M.C., 2019. Mid to late Holocene hydrological and sea-level change reconstructions from La Mancha coastal lagoon, Veracruz, Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 520, 150-162.
- Arnould, C.S., Metcalfe, S.E., Petrequin, P., 1997. Holocene change in the Zacapu lake basin, Michoacán: Synthesis of results. *Quaternary International* 43-44, 173-179.
- Balsille, J.H., Donoghue, J.F., 2004. High Resolution sea-level history for the Gulf of Mexico since the last glacial maximum Florida Geological Survey, Tallahassee, Florida.
- Ball, M.C., 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees* 16, 126-139.
- Bautista, F., Batllori-Sampedro, E., Palacio, G., Ortiz-Perez, M., Castillo-Gonzales, M., 2005a. Integración del conocimiento actual sobre los paisajes geomorfológicos de la Península de Yucatán., In: Bautista, F., Palacio, G. (Eds.), Caracterización y Manejo de suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, Instituto de Ecología Mexico, p. 282.
- Bautista, F., Palacio, G., 2005. Caracterización y Manejo de los Suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales.
- Bautista, F., Palacio, G., Ortiz-Pérez, M., Batllori-Sampedro, E., Castillo-González, M., 2005b. El Origen y el Manejo Maya de las geoformas, suelos y aguas en la Península de Yucatán, In: Bautista, F., Palacio, G. (Eds.), Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones agropecuarias forestales y ambientales. Universidad Autónoma de Campeche, Centro de Ecología, pesquería y oceanografía del Golfo de México, Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Medicina, Veterinaria y Zootecnia, Secretaría de Medio

Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología., México, p. 308.

- Beach, T., Ulmer, A., Cook, D., Brennan, M.L., Luzzadder-Beach, S., Doyle, C., Eshleman, S., Krause, S., Cortes-Rincon, M., Terry, R., 2018. Geoarchaeology and tropical forest soil catenas of northwestern Belize. *Quaternary International* 463, 198-217.
- Beddows, P.A., Glover, J.B., Rissolo, D., Carter, A.M., Jaijel, R., Smith, D.M., Goodman-Tchernov, B., 2016. The Proyecto Costa Escondida: Recent interdisciplinary research in search of freshwater along the North Coast of Quintana Roo, Mexico. Wiley Periodicals, Inc.
- Behling, H., 1995. A high resolution Holocene pollen record from Lago do Pires, SE Brazil: vegetation, climate and fire history. *Journal of Paleolimnology* 14, 253-268.
- Behling, H., 1998. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99, 143-156.
- Behling, H., Cohen, C.L., Lara, R.J., 2001a. Studies on Holocene mangrove ecosystems dynamics of the Braganca Peninsula in north-eastern Para, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167, 225-242.
- Behling, H., Cohen, M.C.L., Lara, R.J., 2001b. Studies on Holocene mangrove ecosystems dynamics of the Braganca Peninsula in north-eastern Para, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167, 225-242.
- Behling, H., Lichte, M., 1997. Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical Southeastern Brazil. *Quaternary Research* 48, 348-358.
- Benitez, G., Hernández, A., Equihua, M., Pulido-Salas, T., Ibañez-Bernal, S., Martín del Campo, L., 2009. Biodiversidad, In: Florescano, E., Escamilla, J.O., Benitez, G., Welsh, C. (Eds.), *Atlas del Patrimonio Natural, Histórico y Cultural de Veracruz I. Tomo 1 Patrimonio Natural*. Universidad Veracruzana, Veracruz, México.
- Bernal, J.P., Lachniet, M., McCulloch, M., Mortimer, G., Morales, P., Cienfuegos, E., 2011. A speleothem record of Holocene climate variability from southwestern Mexico. *Quaternary Research* 75, 104-113.
- Berry, E.W., 1914. Upper Cretaceous and Eocene floras of South Carolina and Georgia. *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 1-84.
- Bird, E.C., 2008. *Coastal Geomorphology: An Introduction*. John Wiley and Sons, Ltd, West Sussex, England.
- Blaauw, M., Christen, J.A., 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. 457-474.
- Blanchet, C.L., Thouveny, N., Vidal, L., Leduc, G., Tachikawa, K., Bard, E., Beaufort, L., 2007. Terrigenous input response to glacial/interglacial climatic variations over the southern Baja California: a rock magnetic approach. *Quaternary Science Reviews* 26, 3118-3133.
- Blasco, F., Saenger, P., Janodet, E., 1996. Mangroves as indicator of coastal change. *Catena* 27, 167-178.
- Blum, M.D., Carter, A.E., Zayac, T., Goble, R., 2002. Middle Holocene sea-level and evolution of the Gulf of Mexico coast (USA). *Journal of Coastal Research* 36, 65-80.
- Bouillon, S., Borges, A.V., Castañeda-Moya, E., Diele, K., Dittmar, T., Duke, N.C., Kristensen, E., Lee, S., Marchand, C., Middleburg, J.J., Rivera-Monroy, V.H., Smith, T.J., Twilley, R.R.,

2008. Mangrove production and carbon sinks: a revision of global budget estimates. *Global Biogeochemical Cycles* 22, 1-12.
- Brenner, M., Leyden, B.W., Curtis, J.H., Medina-Gonzalez, R., Dahlin, B.H., 2000. Un registro de 8,000 años del paleoclima del noroeste de Yucatán, México. *Revista de la Universidad Autónoma de Yucatán* 213, 52-65.
- Brown, A.L., Reinhardt, E.G., van Hengstum, P.J., Pilarczyk, J.E., 2014. A Coastal Yucatan Sinkhole Records Intense Hurricane Events. *Journal of Coastal Research* 30, 418-428.
- Bush, M., Stute, M., Ledhru, M.P., Behling, P.A., Colinvaux, P., De Oliveira, E.A., Grimm, E.C., Hooghiemstra, H., Haberle, S., Leyden, B.W., Salgado-Labouriau, M.L., Webb, R., 2001. Paleotemperature Estimates for the Lowland Americas Between 30 S and 30 N at the Last Glacial Maximum., In: V.Markgraf (Ed.), *Interhemispheric climate linkages*. Academic Press, San Diego,CA, pp. 293-305.
- Bush, M.B., 2002. On the interpretation of fossil Poaceae pollen in the lowland humid neotropics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177, 5-17.
- Caballero-Miranda, M., Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B., Urrutia-Fucugauchi, J., Macias, J.L., 1999. Environmental characteristics of Lake Tecocomulco, northern basin of Mexico, for the last 50,000 years. . *Journal of Paleolimnology* 22, 399-411.
- Carnevali, G.C., Tapia, J.L., Duno de Stefano, R., Ramírez, I., Can Itzá, L., Hernández, S., Castillo, A., 2012. La flora de la Península de Yucatán Mexicana: 250 años de conocimiento florístico. CONABIO. *Biodiversitas* 101, 6-10.
- Carranza, E., Gutiérrez, M., Rodríguez, R., 1975. Unidades morfo-tectónicas continentales de las costas mexicanas. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología* 2, 81-88.
- Carrillo- Bibriezca, L.E., Ortiz- Hernández, M.C., Ramírez- Manguilar, A.M., Zavala- Mendoza, A., Yescas- Corona, M., González- Leija, A., Marrufo, M., Medina Esquilano, R.A., Morales-Soto, R., Morales- Gutierrez, S., Palacios-Hernández, E., Sheinbaum, J., Zavala, J., 2008. Estudio de la calidad del agua y dispersión de contaminantes en la zona costera de la Riviera Maya (Playa del Carmen, Quintana Roo). CONACYT-CNA, p. 121.
- Carrillo-Bastos, A., Islebe, G.A., Torrescano-Valle, N., González, N.E., 2010. Holocene vegetation and climate history of central Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Review of Palaeobotany & Palynology* 160, 189-196.
- Carter, J., 1959. Mangrove successional coastal change in Southwest Malaya. *Transactions of the Institute of British Geographers* 26, 79-88.
- Carvalho, G.O., Nepstad, D., McGrath, D., Díaz, M.D.V., Santilli, M., Barros, A.C., 2002. Frontier expansion in the Amazon: Balancing development and sustainability. . *Environmental* 44, 34-45.
- Castaño, A., L. , Urrego, L.E., Bernal, G., 2010. Dinámica del manglar en el complejo lagunar de Cispatá (Caribe colombiano) en los últimos 900 años. . *Revista de Biología Tropical* 58, 1347-1366.
- Castillo-Campos, G., Avendaño-Reyes, S., Medina-Abreo, m., 2011. Sección IV: Diversidad de Ambientes. *Ambientes terrestres.*, In: CONABIO (Ed.), *Flora y Vegetación.*, pp. 159-179.
- Clark, J.E., Blake, M.B., 1994. The power of prestige: competitive generosity and the Emergence of Rank Societies in Lowland Mesoamerica., In: Brumfield, E.M., Fox, J.W. (Eds.), *Factional Competition and Political Development in the New World*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Clark, J.E., Hansen, R.D., Pérez-Suárez, T., 2000a. La zona maya en el Preclásico, In: Manzanilla, L., López-Luján, L. (Eds.), *Historia Antigua de México, Vol.1: El México antiguo, sus áreas culturales, los orígenes y el horizonte Preclásico*. INAH-CONACULTA.UNAM-IIA, México, pp. 436-510.
- Clark, J.E., Richard, H., Perez-Suarez, T., 2000b. La zona maya en el Preclásico, In: Manzanilla, L., Lopez-Luján, L. (Eds.), *Historia antigua de México, Vol.1: El México antiguo, sus áreas culturales, los orígenes y el horizonte Preclásico*. INAH-CONACULTA.UNAM-IIA, México, pp. 436-510.
- Clark, J.S., 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis: source area, transport, deposition, and sampling. *Quaternary Research* 30, 67-80.
- Clarke, L.D., Hannon, N.J., 1971. The mangrove and salt marsh communities of the Sydney district IV. The significance of species interaction. *Journal of Ecology* 59, 535-553.
- Clement, C.R., 1999. 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany* 53, 188-202.
- Cohen, A.S., 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford University Nwe York.
- Coleman, J.M., Smith, W.G., 1964. Late Recent rise of sea-level. *Geological Society of American Bulletin* 75, 833-840.
- Colinvaux, P., de Olivera, P.E., Moreno, P.J.E., 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas*. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.
- Comeaux, R.S., Allison, M.A., Bianchi, T.S., 2012. Mangrove expansion in the Gulf of Mexico with climate change: Implications for wetland health and resistance to rising sea levels. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 96, 81-95.
- CONABIO, 2009. *Manglares de México: Extensión y distribución* CONABIO, Mexico, p. 100.
- CONABIO, 2013. *Manglares de México, extensión, distribución y monitoreo.*, México, DF.
- Conafor, CONABIO, SIRE, 1994. *Conocarpus erectus L.*, In: SIRE (Ed.). SIRE, Mexico
- CONAGUA, 1989. *Sinopsis Geohidrologica del Edo de Q. Roo*
- Conroy, M., Overpeck, J., Cole, J., 2008. Holocene changes in eastern tropical Pacific climate inferred from a Galápagos lake sediment record. *Quaternary Science Reviews* 27, 1166-1180.
- Cordero-Oviedo, C., Correa-Metrio, A., Urrego, L.E., Vazquez, G., Blaauw, M., Escobar, J., Curtis, J.H., 2019. Holocene establishment of mangrove forests in the western coast of the Gulf of Mexico. *Catena* 180, 212-223.
- Correa-Metrio, A., Bush, M., Perez, L., Schwalb, A., Cabrera, K.R., 2011a. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* 21, 681-692.
- Correa-Metrio, A., Bush, M., Pérez, L., Schwalb, A., Cabrera, K.R., 2011b. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* 21, 681-692.
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Lozano-García, M.S., Sosa-Nájera, S., 2013. Millennial-scale temperature change velocity in the continental northern Neotropics. *PLoS ONE* 8, e81958.
- Correa-Metrio, A., Dechnik, Y., Lozano-García, M.S., Caballero, M., 2014. Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological change from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66, 135-143.

- Costa, C.S.B., Davy, A.J., 1992. Cap 12:Coastal Saltmarsh Communities of Latin America In: Seeliger, U. (Ed.), Coastal Plant Communities of Latin America
- Curtis, J.H., Brenner, M., Hodell, D.A., Balsler, R.A., Islebe, G., Hooghiemstra, H., 1998. A multiproxy study of the Holocene environmental change in the Maya lowlands of Peten,Guatemala. *Journal of Paleolimnology* 19, 139-159.
- Curtis, J.H., Hodell, D.A., 1996. Climate Variability on the Yucatan Peninsula (Mexico) during the Past 3500 Years, and Implications for Maya Cultural Evolution. *Quaternary Research* 46, 37-47.
- Chapman, V.J., 1975. Mangrove biogeography, In: Walsh, G.E., Snedaker, S.C., Teas, H.T. (Eds.), Symposium on Biology and Management of mangroves, Universidad de Florida, Gainesville.
- Chisholm, B., Blake, M.B., 2006. Diet in prehistoric Soconusco. , In: Diego, C.A.P.S. (Ed.), Histories of Maize: Multidisciplinary Approaches to Prehistory,Biogeography Domestication, and the Evolution of Maize.
- Davidson-Arnott, R., 2010. Introduction to Coastal Processes and Geomorphology. Cambridge University Press.
- Davis, R.A., 2011. Sea-level change in the Gulf of Mexico, first ed. University Press, Texas A&M.
- Dawes, C.J., 1986. Botánica Marina Limusa, México.
- Day, J.W., Barras, J., Clairain, E., 2005. Implications of global climatic change and energy cost and availability for the restoracion of the Mississippi delta. *Ecol.Eng* 24, 253-265.
- De Santiago, J.R., 2000. *Miconia teotepecensis* (Melastomataceae), una nueva especie de la Sierra Madre del Sur de Guerrero y Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana* 50, 21-25.
- Delgado-Castro, A., Martín-Fernández, R., 2014. La economía del cambio climático en los destinos turísticos del caribe. *Retos Turísticos* 13, 1-12.
- Domínguez-Vázquez, G., Bocanegra-Ramírez, D.M., 2020. Sea Level Change and Its Influence on the Coastal Landscape in the Gulf of Mexico During the Holocene, In: Torrescano, N., Islebe, G., Roy, P. (Eds.), The Holocene and Anthropocene Environmental History of Mexico. Springer pp. 89-96.
- Duke, N.C., Ball, M.C., Ellison, J., 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. . *Global Ecology and Biogeography Letters* 7, 27-47.
- Dunning, N.P., Beach, T., Grasiozo, L., Jones, J.G., Lentz, D., Luzzadder-Beach, S., Scarborough, V.L., Smyth, M.P., 2013. A tale of two collapses: environmental variability and cultural distribution in the maya lowlands. *Diálogo Andino* 41.
- Dunning, N.P., McCane, C., Swinney, T., Purtill, M., Sparks, J., Mann, A., McCool, J.P., Ivenso, C., 2015. Geoarchaeological Investigations in Mesoamerica Move into the 21st Century: A Review. *Geoarchaeology:An International Journal* 30, 167-199.
- Durán, R., Méndez, M., 2010. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán CICY,PPD-FMAM,CONABIO,SEDUMA.
- Dussol, L., Elliot, M., Michelet, D., Nondédéo, P., 2017. Ancient Maya sylviculture of breadnut (*Brosimum alicastrum* Sw.) and sapodilla (*Manilkara zapota* (L.) P. Royen) at Naachtun (Guatemala): A reconstruction based on charcoal analysis. *Quaternary International* 457, 29-42.
- Ekman, S., 1911. Neue Apparate zur qualitativen und quantitativen Erforschung der Boden-fauna der Seen. *Rev.Hydrobiol* 7, 146-204.

- Ellison, J., 1989. Pollen Analysis of mangrove sediments as a sea-level indicator: assesment from Tongatapu, Tonga. . *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 74, 327-341.
- Ellison, J., 2005. Holocene palynology and sea-level change in two estuarines in Southern Irian Jaya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 220, 291-309.
- Ellison, J.C., 2008. Long-term retrospection on mangrove development using sediment cores and pollen analysis: A review. . *Aquatic Botany* 89, 93-104.
- Engelhart, S.E., Horton, B., Roberts, D.H., Bryant, C.L., Corbett, D.R., 2007. Mangrove pollen of Indonesia and its suitability as a sea-level indicator. . *Marine Geology* 242, 65-81.
- Erdtman, G., 1969. An introduction to the study of pollen grains and spores Scandinavian University Books, Scandinavian.
- Escarraga-Paredes, D., Torrescano-Valle, N., Islebe, G., 2014. Analisis de la relación vegetación-lluvia de polen actual de las comunidades vegetales en el Noroeste de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica* 38, 27-52.
- Espadas, C., Duran, R., Argaez, J., 2003. Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatán Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic methos and parsimony analysis of endemicity. *Diversity and Distributions* 9, 313-330.
- Espejel, I., 1992. Coastal Sand Dune Communities and Soil Relationships in the Yucatan Peninsula, Mexico, In: Seeliger, U. (Ed.), *Coastal Plant Communities of Latin America* Academic Press, San Diego, California.
- Faegri, K., Iversen, J., 1989. *Textbook of pollen analysis*, 4th ed. Wiley, Chichester.
- Faith, D.P., Minchin, P.R., Belbin, L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69, 57-68.
- FAO-UNEP, 2007. *The world's Mangroves 1980-2005*, In: Paper, F.F. (Ed.).
- FAO, 2003. *Status and trends in mangrove area extent worldwide*, In: Wilkie, M.L., Fortuna, S. (Eds.), *Forest Resources Assesment Working Paper No.63*. Forest Resources Division, FAO, Rome.
- FAO, 2015. *Sitio web AQUASTAT* In: *Agricultura, O.d.l.N.U.p.l.A.y.l.* (Ed.).
- Feller, I.C., Friess, D.A., Krauss, K.W., Lewis, R.R., 2017. The state of the world's mangroves in the 21st century under climate change. *Hydrobiologia* 803, 1-12.
- Fernández-Carnevali, G.C., Tapia, J.L., Duno de Stefano, R., Ramírez, I.M., Can Itzá, L., Hernández, S., Castillo, A., 2012. La flora de la Península de Yucatán Mexicana: 250 años de conocimiento florístico. *Biodiversitas* 101, 6-10.
- Fernández-Concha, G.C., de Stefano, R.D., Ramírez, I., Tapia, J.L., 2010. Diversidad de la flora, In: Durán, R., Méndez, M. (Eds.), *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, p. 496.
- Fernández-Martínez, M., Pointing, S., Pérez-Ortega, S., Arróniz-Crespo, M., Green, T., Rozzi, R., Sancho, L., De los Ríos, A., 2016. Functional ecology of soil microbial communities along a glacier forefield in Tierra del Fuego (Chile). *International Microbiology* 19, 161-173.
- Fickert, T., 2018. Better Resilient than Resistant—Regeneration Dynamics of Storm-Disturbed Mangrove Forests on the Bay Island of Guanaja (Honduras) during the First Two Decades after Hurricane Mitch (October 1998). *Diversity* 10.

- Flores-Guido, F.S., Durán, R., Ortiz-Días, J.J., 2010. Comunidades vegetales terrestres, In: Durán, R., Méndez, M. (Eds.), Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán. CICY,PPD-FMAM,CONABIO,SEDUMA, México, p. 496.
- Flores Esquivel, F.C., 2010. Patrones arquitectónicos y espaciales en el Norte del Petén. Analisis comparativo y perspectivas desde El Mirador, Quintana Roo., In: INAH, E.N.d.A.e.H. (Ed.), INAH, Mexico, p. 195.
- Flores, V.F., González, F., Segura, D., Ramírez, P., 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific Coast of Mexico:distribution, structure,litterfall and detritus dynamics, In: Seelinger (Ed.), Coastal Plant Communities in Latin America. Academic Press, Nueva York, pp. 269-288.
- Fragoso-Servón, P., Bautista, F., Pereira, A., Frausto, O., 2016. Distribucion de suelos en ambientes tectonokársticos en la porción este de la Península de Yucatán, México. GEOS 36, 4-12.
- Franco-Gaviria, F., Correa-Metrio, A., Cordero-Oviedo, C., López-Pérez, M., Cárdenes-Sandí, G.M., Romero, F.M., 2018. Effects of late Holocene climate variability and antropogenic stressors on the vegetation of the Maya highlands. Quaternary Science Reviews 189, 76-90.
- Franco-Gaviria, F., Correa-Metrio, A., Nuñez-Useche, F., Zawisza, E., Caballero, M., Prado, B., Wojewódka, M., Olivares, G., 2020. Millennial-to-centennial scale lake system development in the mountains of tropical Mexico. Boreas 49, 363-374.
- Gabriel, J.J., Reinhardt, E.G., Peros, M.C., Davidson, D.E., van Hengstum, P.J., Beddows, P., 2009. Palaeoenvironmental evolution of Cenote Aktun Ha (Carwash) on the Yucatan Peninsula, Mexico and its response to Holocene sea-level rise. Journal of Paleolimnology 42, 199-213.
- García, E., 1998. Climas (Clasificación de Koppen, modificado por García). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- García, G., Graniel, E., 2010. Contexto Físico, In: Durán, R., Méndez, M. (Eds.), Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY,PPD-FMAM,CONABIO,SEDUMA.
- Geissert, D., 1999. Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz. . Investigaciones Geográficas 40, 23-47.
- Geissert, D., 2006. El entorno físico:Procesos y cambios, In: Moreno-Casasola, P. (Ed.), Entornos Veracruzanos, Xalapa,Veracruz,México.
- Geissert Kientz, D., Dubroeuq, D., 1995. Influencia de la geomorfología en la evolucion de los suelos de dunas costeras en Veracruz,México. Investigaciones Geográficas,Boletin del Instituto de Geografia 5, 37-51.
- Germeraad, J.H., Hopping, C.A., Muller, J., 1968. Palynology of tertiary sediments from Tropical Areas. Rev.Palaeobot.Palynology 6, 189-348.
- Gilman, E.L., Ellison, J., Duke, N.C., Field, C., 2008. Threats to mangroves from climate change and adaptation options. Aquatic Botany 89, 237-250.
- Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L.L., Zhu, Z., Singh, A., Loveland, T., Masek, T., N., D., 2011. Status and distribution of mangrove forest of the world using observation satellite data. Global Ecology and Biogeography 20, 154-159.
- González, C., Urrego, L., Martínez, J., 2006. Late Quaternary vegetation and climate change in the Panama Basin: Palynological evidence from marine cores ODP677B and TR 163-38. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 234, 62-80.

- Gonzalez, A.H., Rojas, C., Terrazas, A., Benavente, M., Stinnesbeck, W., Aviles, J., De los Rios, M., Aceves, E., 2008. The Arrival of Humans on the Yucatan Peninsula: Evidence from Submerged Caves in the State of Quintana Roo, Mexico. *Current Research in the Pleistocene* 25, 1-22.
- González, C., Dupont, L.M., 2009. Tropical salt marsh succession as sea-level indicator during Heinrich events. *Quaternary Science Reviews* 28, 939-946.
- González, C., Urrego, L.E., Martínez, J.I., Polanía, J., Yokoyama, Y., 2010. Mangrove dynamics in the southwestern Caribbean since the "Little Ice Age": A history of human and natural disturbances *The Holocene* 20, 849-861.
- Gonzalez, S., Terrazas, A., Stinnesbeck, W., Benavente, M., Aviles, J., Rojas, C., Padilla, J.M., Velazquez, A., Acevez, E., Ebenhard, F., 2013. The first HUMAN Settlers on the Yucatan Peninsula: Evidence from drowned caves in the State of Quintana Roo (South Mexico), In: Graf K, K., Waters, M. (Eds.), *Paleoamerican Odyssey*. Texas A&M University: Center for the Study on the First Americans
Texas, USA, pp. 323-338.
- Graham, A., 1976. Studies in Neotropical Paleobotany. II. The Miocene Communities of Veracruz, Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63, 787-842.
- Graham, A., Jarzen, D.M., 1969. Studies in Neotropical paleobotany. I. the Oligocene communities of Puerto Rico. *Ann. Missouri Bot. Garden* 56, 308-357.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, G., Matínez, F.d.J., Martínez-Castillo, J., 1998. Los manglares de Quintana Roo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 4, 253-265.
- Gunderson, L.H., 2000. Ecological Resilience-in theory and application *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 31, 425-439.
- Hamilton, S.E., Casey, D., 2016. Creation of a high spatio-temporal resolution global database of continuous mangrove forest cover for the 21st century. *Global Ecol Biogeogr* 25, 729-738.
- Hammond, N., 1982. *Ancient Maya Civilization*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey.
- Haug, G.H., Hughen, K.A., Sigman, D.M., Peterson, L.C., Rohl, U., 2001. Southward migration of the Intertropical Convergence Zone through the Holocene. *Science* 293, 1304-1308.
- Hernández-Guerra, A., Joyce, T.M., 2000. Water Masses and Circulation in the Surface Layers of the Caribbean at 66°W. *Geophys.Res.Lett.* 27, 3497-3500.
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 41-58.
- Hillesheim, M.B., Hodell, D.A., Leyden, B.W., Brenner, M., Curtis, J.H., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Buck, D.G., Guilderson, T., Rosenmeier, M.F., Schnurrenberger, D.W., 2005. Climate change in lowland Central America during the late deglacial and early Holocene. *Journal of Quaternary Science* 20, 363-376.
- Hodell, D.A., Brenner, M., Curtis, J.H., Guilderson, T., 2001. Solar forcing of drought frequency in the Maya lowlands. *Science* 292, 1367-1370.
- Hodell, D.A., Curtis, J.H., Brenner, M., 1995. Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature* 375, 391-394.
- Hogarth, P.J., 2015. *The Biology of mangroves and seagrasses*. Oxford, Oxford University Press.

- Hooghiemstra, H., Lézine, A.M., Leroy, S.A.G., Dupont, L., Marret, F., 2006. Late Quaternary palynology in marine sediments: A synthesis of the understanding of pollen distribution patterns in the NW African setting. *Quaternary International* 148, 29-44.
- Hubbe, M., Terrazas, A., Herrera, A., Benavente, M., Gonzáles, A., Rojas, C., Avilés, J., Acevez, E., Von Cramon-Taubadel, N., 2019. Morphological variation of the early human remains from Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico: Contributions to the discussions about the settlement of the Americas. *PLoS ONE* 15, 1-22.
- Humphris, J.C.C., 1979. Salt movement on continental slope, northern Gulf of Mexico. *American Association of Petroleum Geologist Bull* 66, 782-798.
- Ibarra-Manriquez, G., Villaseñor, J.L., Duran, R., 1995. Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Bo.Soc.Bot.Mex* 57, 49-77.
- Imbert, D., 2018. Hurricane disturbance and forest dynamics in east Caribbean mangroves. *Special Feature: High-Energy storms. Ecosphere* 9, 1-13.
- INECOL, 1990. Estudios de ecología costera y determinación de zonas de preservación ecológica del Corredor Turístico Cancún-Tulum. Reporte técnico presentado a FIDECARIBE. Secretaría de Turismo, México.
- INEGI-CONAFOR, 2014. Inventario estatal forestal y de suelos, Quintana Roo Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales
- Inegi, 2021.
<http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/chis/territorio/clima.aspx?tema=me&e=07>.
- Inomata, T., Triadan, D., Vázquez, A., Fernandez-Diaz, J.C., Omori, T., Méndez-Bauer, M.B., García, M., Beach, T., Cagnato, C., Aoyama, K., Nasu, H., 2020. Monumental architecture at Aguada Fénix and the rise of Maya civilization. *Nature* 582, 1-18.
- Islebe, G., Hooghiemstra, H., 1995. Recent Pollen Spectra of Highland Guatemala. *Journal of Biogeography* 22, 1091-1099.
- Islebe, G., Sanchez, O., 2002. History of Late Holocene vegetation at Quintana Roo, Caribbean coast of Mexico. *Plant Ecology* 160, 187-192.
- Islebe, G., Villanueva-Gutierrez, R., Sanchez, O., 2001. Relación lluvia de polen-vegetacion en selvas de Quintana Roo. *Bo.Soc.Bot.Mex* 69.
- Jacob, J., 1994. Ancient Maya Wetland Agricultural Fields in Cobweb Swamp, Belize: Construction chronology, and function. *Journal of Field Archaeology* 22, 4-17.
- Jiménez, J.A., 1994. Los manglares del Pacífico Centroamericano. Editorial Fundación UNA, Heredia, Costa Rica.
- Jolliffe, I., 2011. Principal Component Analysis In: M., L. (Ed.), *International Encyclopedia of Statistical Science* Springer Berlin, Heidelberg.
- Jones, J., 1994. Pollen evidence for early settlement and agriculture in northern Belize. *Palynology* 18, 205-211.
- Joo-Chang, J.C., Islebe, G.A., Torrescano-Valle, N., 2015. Mangrove history during middle- and late-Holocene in Pacific south-eastern Mexico. *The Holocene* 25, 651-662.
- Juggins, S., 2007. *C2 In, pp. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation*, Newcastle, England.

- Kathiresan, K., 2003. How do mangrove forests induce sedimentation? *Rev.Biol.Trop.* 51, 355-360.
- Kennet, D.J., Piperno, D.R., Jones, G., 2010. Pre-pottery farmers on the Pacific coast of southern Mexico. *Journal of Archaeological Science* 37, 3401-3411.
- Kennet, D.J., Voorhies, B., 1996. Oxygen isotopic analysis of archaeological shells to detect seasonal use of wetlands on the southern Pacific coast of Mexico. . *Journal of Archaeological Science* 23, 689-704.
- Khan, N.S., Ashe, E., Horton, B., Dutton, A., Kopp, R.E., Brocard, G., Engelhart, S.E., Hill, D.F., Peltier, W.R., Vane, C.H., Scatena, F.N., 2017. Drivers of Holocene sea-level change in the Caribbean. *Quaternary Science Reviews* 155, 13-36.
- Krause, S., Luzzadder-Beach, T., Guderjan, S., Valdez., Eshleman, Doyle, Colin Bozarth, S., 2018. Ancient Maya Wetland Management in Two Watersheds in Belize: Soils, Water, and Paleoenvironmental Change. *Quaternary International.* 502, 280-295.
- Krauss, K.W., Lovelock, C.E., McKee, K.L., López-Hoffman, L., Ewe, S., Sousa, W.P., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany* 89, 105-127.
- Krukowski, S.T., 1998. Sodium metatungstate; a new heavy-mineral separation medium for the extraction of conodonts from insoluble residues. *Journal of Paleontology* 62, 314-316.
- Langenheim, J.H., Hackner, B.L., Bartlein, A., 1967. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo- Miocene amber from Chiapas, México. . *Bot.Museum Leaflets* 21, 289-324.
- Lankford, R.R., 1976. Coastal lagoons of México: their origin and classification, in: *Estuarine Processes.* Academic Press, 182-215.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical Ecology.* Elsevier Scientific, Oxford.
- Leyden, B.W., 1984. Guatemala forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proc.Natl.Acad.Sci.Unit.States Am.* 81, 4856-4859.
- Leyden, B.W., 2002. POLLEN EVIDENCE FOR CLIMATIC VARIABILITY AND CULTURAL DISTURBANCE IN THE MAYA LOWLANDS. *Ancient Mesoamerica* 13, 85-101.
- Leyden, B.W., Brenner, M., Dahlin, B.H., 1998. Cultural and Climatic History of Cobá, a Lowland Maya City in Quintana Roo, Mexico. *Quaternary Research* 49, 111-122
- Lisboa, M.C., Lara, R.J., Cuevas, E., Mulero, E., Da Silveira, L., 2016. Effects of sea-level rise and climatic changes on mangroves from southwestern littoral of Puerto Rico during the middle and late Holocene. . *Catena* 143, 187-200.
- Liu, K.B., Fearn, M., 2000. Reconstruction of prehistoric landfall frequencies of catastrophic hurricanes in northwestern Florida from lake sediment records. *Quat.Res* 54, 238-245.
- Lopez-Portillo, J., Ezcurra, E., 1989. Response of three mangroves to salinity in two geoforms. *Functional Ecology* 3, 355-361.
- López-Portillo, J., Ezcurra, E., 2002. Los manglares de México:una revisión *Madera y Bosques*, 27-51.
- López-Portillo, J., Hernández, H., Agraz-Hernández, C., 2012. Entre Ríos y Lagunas. Manglares del Golfo de México, In: Etchegaray., N., Iserne., G. (Eds.), *Manglares Mexicanos.* Impresion Verde México.
- Lopez-Portillo, J., Martínez, M.L., Hesp, P., Hernández, J.R., Méndez-Linares, A.P., Vaquez-Reyes, V., Gómez-Aguilar, L.R., Jiménez-Orocio., Delgado.G., 2011. Atlas de las costas de Veracruz.

- Manglares y Dunas. Secretaria de Educación del Estado de Veracruz. Universidad Veracruzana, Estado de Veracruz.
- Lopez-Portillo, J., Vasquez-Reyes, L.R., Gomez-Aguilar, L.R., Priego-Santander, A.G., 2010. Humedales In: Benitez, G., Weish, C. (Eds.), Atlas del Patrimonio Natural, Historico y Cultural de Veracruz, Comision del Estado de Veracruz para la conmemoracion de la Independencia Nacional y la Revolucion Mexicana, pp. 229-248.
- Lot, H.A., Vázquez, Y., Menéndez, F.L., 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit of mangroves in the Gulf of Mexico, In: Walsh, G.E., Snedaker, S.C., Teas, H.T. (Eds.), Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves Universidad de Florida, Gainesville, pp. 52-61.
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B., Caballero-Miranda, M., Urrutia-Fucugauchi, J., 1993. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Chalco Lake, Central Mexico. Quaternary Research 40, 332-342.
- Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1974. The Ecology of Mangroves. Annual Review of Ecology and Systematics 5, 39-64.
- Ma, H., Yang, H., Liang, Z., K. J. Ooi, M., 2015. Two-dimensional nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination of soil seed banks and above-ground vegetation in *L. chinensis* communities with different management regimes in the ongnen Plain, northeastern China. PLOS ONE.
- MacDonald, B., Chatters, J.C., Reinhardt, E.G., Devos, F., Meacham, S., Rissolo, D., Rock, B., LeMaillot, C., Stalla, D., Marino, M., Lo, E., Erreguerena, P.L., 2020. Paleoindian ochre mines in the submerged caves of the Yucatán Peninsula, Quintana Roo, Mexico. Science Advances 6.
- Macnae, W., 1968. A general account of the flora and fauna of mangrove swamps in the Indo-Pacific region. Advances in Marine Biology 6, 73-270.
- Madkour, H.A., Mansour, A.M., El-Hagag, A., El-Taher, A., 2013. Environmental texture and geochemistry of the sediments of a subtropical mangrove ecosystem and surrounding areas, Red Sea Coast, Egypt. Arab J.Geosci, 1-14.
- Madrid, E.N., Armitage, A.R., López-Portillo, J., 2014. *Avicennia germinans* (black mangrove) vessel architecture is linked to chilling and salinity tolerance in the Gulf of Mexico. Frontiers in Plant Science 5, 1-10.
- Maezumi, S.Y., Alves, D., Robinson, M., De Souza, J.G., Levis, C., Barnett, R.L., De Oliveira, E.A., Urrego, D., Schaan, D., Iriarte, J., 2018. The legacy of 4,500 years of polyculture agroforestry in the eastern Amazon. Nature Plants 4, 540-547.
- Magaña, V., Pérez, J.L., Vázquez, J.L., Carrizosa, E., Pérez, J., 1999. Los Impactos del Niño en México. Secretaría de Educación Pública, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología., México, D.F.
- Magaña, V., Vázquez, J.L., Pérez, J.B., 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico. Geofísica Internacional 42, 313-330.
- Malaizé, B., Bertran, P., Carbonel, P., 2011. Hurricanes and climate in the Caribbean during the past 3700 years BP. The Holocene 21, 911-924.
- Malmgren, B., Kennett, J.P., 1976. Principal component analysis of Quaternary planktic foraminifera in the Gulf of Mexico; paleoclimatic applications. Mar Micropalontol 1, 299-306.

- Mandal, R.N., Naskar, K.R., 2008. Diversity and classification of Indian mangroves: a review. *Tropical Ecology* 49, 131-146.
- Mann, M., Woodruff, J.D., Donnelly, P., Zhang, Z., 2009. Atlantic hurricanes and climate over the past 1,500 years. *Nature* 460, 880-883.
- Mao, L., Batten, D.J., Fujiki, T., Li, Z., 2012. Key to mangrove pollen and spores of southern China: An aid to palynological interpretation of Quaternary deposits in the South China Sea. *Review of Palaeobotany & Palynology* 176-177.
- Marchant, R., Almeida, L., Behling, H., Berrio, J.C., Bush, M., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Kappelle, M., de Oliveira, P., de Oliveira-Filho, A.T., Lozano-Garcia, S., Hooghiemstra, H., Ledru, M.-P., Ludlow-Wiechers, B., Markgraf, V., Mancini, V., Paez, M., Preto, A., Rangel, O., Salgado-Labouriau, M.L., 2002. Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology* 121, 1-75.
- Margraf, V., 1989. Paleoclimates in Central and South America since 18,000 B.P. based on pollen and lake level records. *Quaternary Science Review* 8, 1-24.
- Marín-Stillman, L.E., Pacheco, J., Méndez, R., 2004. *Hidrogeología de la península de Yucatán*. Academia Mexicana de Ciencias.
- Martínez, M.L., Vázquez, G., López-Portillo, J., Psuty, N.P., Gracia-Franco, J.G., Silveira, T.M., Rodríguez-Revelo, N.A., 2008. Dinámica de un paisaje complejo en la costa de Veracruz. *Investigacion Ambiental* 4, 151-160.
- McCloskey, T.A., Keller, G., 2007. A 7000-year record of paleohurricane activity from a coastal wetland in Belize. *The Holocene* 23, 276-289.
- McKee, K.L., Cahoon, D.R., Feller, I.C., 2007. Caribbean mangroves adjust to rising sea level through biotic controls on change in soil elevation. *Global Ecology and Biogeography* 16, 545-556.
- Medellín, Z.A., 1960. *Cerámica del Totonacapan*. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.
- Melgarejo, J.L., 1975. *Antigua historia de México*, México.
- Mendes, V., Sawakuchi, A.O., Chiessi, C.F., Giannini, P.C., Rehfeld, K., Mulitza, S., 2019. Thermoluminescence and Optically Stimulated Luminescence Measured in Marine Sediments Indicate Precipitation Changes Over Northeastern Brazil. *Paleoceanography and Paleoclimatology*.
- Méndez-Linares, A., López-Portillo, J., Hernández-Santana, J., Pérez, M.O., Orozco, O.O.J.C., 2007. The Mangrove Communities in the Arroyo Seco Deltaic Fan, Jalisco, Mexico, and Their Relation With the Geomorphic and Physical–Geographic Zonation. *Catena* 70, 127-142.
- Metcalf, S.E., 1995. Holocene environmental change in the Zacapu Basin, Mexico: a diatom-based record. *The Holocene* 5, 196-208.
- Metcalf, S.E., O'Hara, S.L., Caballero, M., Davies, S.J., 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climate change in Mexico- a review. *Quaternary Science Reviews* 19, 699-721.
- Middleton, B.A., McKee, K.L., 2001. Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. *Journal of Ecology* 89, 818-828.
- Middleton, G.V., 2003. *Encyclopedia of Sediments and Sedimentary Rocks*. Springer, Dordrecht.
- Milne, G.A., Peros, M.C., 2013. Data-model comparison of Holocene sea-level change in the circum-Caribbean region. *Global and Planetary Change* 107, 119-131.

- Milliken, K.T., Anderson, J.B., 2008. A new composite Holocene sea-level curve for the northern Gulf of Mexico. *The Geologic Society of America* 443, 1-12.
- Moreno-Casasola, P., 2006. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.
- Moreno-Casasola, P., Monroy, R., 2006. Introducción a entornos veracruzanos, In: Moreno-Casasola, P. (Ed.), *Entornos Veracruzanos*, Xalapa, Veracruz.
- Moreno-Casasola, P., Rojas, J.L., Zárate, D., Ortiz, M.A., Lara-Domínguez, A.L., Saavedra, T., 2002. Diagnóstico de los manglares de Veracruz: distribución, vínculo con los recursos pesqueros y su problemática. *Madera y Bosques* 15, 61-88.
- Morley, R.J., 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. Wiley.
- Moy, C., Seltzer, G., Rodbell, D., Anderson, D., 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* 420, 162-165.
- Mueller, A.D., Islebe, G.A., Hillesheim, M.B., Grzesik, D.A., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J.H., Hodell, D.A., Venz, K.A., 2009. Climate drying and associated forest decline in the lowlands of northern Guatemala during the Holocene. *Quaternary Research* 71, 133-141.
- Muñoz-Salinas, E., Castillo-Rodríguez, M., 2014. Luminiscencia Ópticamente Estimulada aplicada a sedimentos fluviales: Un enfoque basado en la interpretación de las señales luminosas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66, 225-233.
- Myrow, P., 1978. Colors of sedimentary rocks., In: Springer (Ed.), *Sedimentology: Encyclopedia of Earth Science* Springer, Dordrecht.
- Nalda, E., 2005. Clásico Terminal (750-1050 d.C) y Posclásico (1050-1550 d.C) en el área Maya: Colapso y Reacomodos. *Arqueología Mexicana* 76, 30-41.
- Neff, H., Pearsall, D.M., Jones, G., 2006. Climate change and population history in the Pacific Lowlands of Southern Mesoamerica. . *Quaternary Research* 65, 390-400.
- Nichols, G., 2009. *Sedimentology and stratigraphy*. John Wiley & Sons United Kingdom.
- Ochoa de la Torre, J.L., Zavala-Hidalgo, J., 2015. Observaciones oceánicas, In: Gay, C., Cos-Gutierrez, A., Peña-Ledón, C. (Eds.), *Reporte Mexicano de Cambio Climático*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Olivera-Gómez, A.Y., 2002. Reconstrucción paleoecológica del sur de Quintana Roo, México, durante el Holoceno., In: Rosado-May, F.J., Romero, R., De Jesus Navarrete, A. (Eds.), *Contribuciones de la ciencia al manejo costero integrado de la Bahía de Chetumal y su área de influencia*, Universidad de Quintana Roo, Chetumal., pp. 5-15.
- Ortiz-Pérez, M.A., 2016. La zona costera: estructura, dinámica, amenazas y conflictos futuros., In: Moncada, J.O., López, A. (Eds.), *Geografía de México: una reflexión espacial contemporánea*. Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad de México, p. 363.
- Ortiz, M.A., 2016. La zona costera: estructura, dinámica, amenazas y conflictos futuros, In: Moncada, J.O., López, A. (Eds.), *Geografía de México: Una reflexión espacial contemporánea*. UNAM, Instituto de Geografía, México, p. 375.
- Ortiz, M.A., Méndez-Linares, A., 1999. Escenarios de vulnerabilidad por ascenso del nivel del mar en la costa mexicana del Golfo de México y el Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas* 39, 68-81.

- Osland, M.J., Fehera, L.C., López-Portillo, J., Day, R.H., Suman, D.O., Guzmán, J.M., Rivera-Monroy, V.H., 2018. Mangrove forests in a rapidly changing world: Global change impacts and conservation opportunities along the Gulf of Mexico coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 214, 120-140.
- Padilla y Sánchez, R.J., 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 59, 19-42.
- Pannier, F., 1992. El ecosistema de manglar como indicador de cambios globales en la zona costera tropical. *Ciencia* 43, 111-113.
- Paradowska, K., Moreno-Casasola, P., 2006. La caminera, In: Moreno-Casasola, P. (Ed.), *Entornos Veracruzanos México*, p. 577.
- Parkinson, R.W., DeLLaune, R.D., White, J.R., 1994. Holocene sea-level rise and the fate of mangrove forests within the wider Caribbean region. *Journal of Coastal Research* 10, 1077-1086.
- Pedroza, L., 2010. Cenotes y cuevas inundadas de la península de Yucatán. De los primeros pobladores a la Guerra de Castas. *Arqueología Mexicana* 105, 44-52.
- Peña, D., 2002. Capítulo 5: Componentes Principales, *Análisis de datos multivariantes* 1ed. McGraw-Hill España, p. 529.
- Peros, M.C., Gregory, B., Reinhardt, E.G., Desloges, J., 2015. Late Holocene record of lagoon evolution, climate change, and hurricane activity from southeastern Cuba. *The Holocene*, 1-15.
- Peters, C.M., Pardo-Tejeda, E., 1982. *Brosimum alicastrum* (Moraceae): Uses and Potential in Mexico. *Economic Botany* 36, 166-175.
- Peterson, J.M., Bell, S.S., 2015. Saltmarsh Boundary Modulates Dispersal of Mangrove Propagules: Implications for Mangrove Migration with Sea-Level Rise. *PLoS ONE*, 1-15.
- Piperno, D.R., 2006. Quaternary Environmental History and Agricultural Impact on Vegetation in Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93, 274-296.
- Pohl, M.D., Pope, J.G., Jacob, J., Piperno, D.R., deFrance, S., Lentz, D., Gifford, J., Danforth, M.E., Josserand, K., 1996. Early Agriculture in the Maya Lowlands. *Latin American Antiquity* 7, 355-372.
- Pohl, M.E.D., Piperno, D.R., Pope, K.O., Jones, J.G., 2007. Microfossil evidence for pre-Columbian maize dispersals in the neotropics from San Andrés, Tabasco, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 6870-6875.
- Pool, D.J., Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1975. Litter production in mangrove forests of southern Florida and Puerto Rico, In: Walsh, G.E., Snedaker, S.C., Teas, H.T. (Eds.), *Proceeding of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves* Universidad de Florida, Gainesville, pp. 2113-2237.
- Poore, R., 2008. Holocene climate and climate variability of the Northern Gulf of Mexico and Adjacent Northern Gulf Coast: A Review. *The Open Paleontology Journal* 1, 7-17.
- Poore, R., Dowsett, H., Verardo, S., Quinn, T., 2003. Millennial-to century-scale variability in Gulf of Mexico Holocene climate records. *Paleoceanography* 18, 1048.

- Pope, K.O., Pohl, M.D., Jones, J.G., Lentz, D., von Nagy, C., Vega, F., Quitmyer, I.R., 2001. Origin and Environmental Setting of Ancient Agriculture in the Lowlands of Mesoamerica. *Science* 292, 1370-1373.
- Post, L.V., 1946. The prospect for pollen analysis in the study of the earth's climatic history. *New Phytol* 45, 193.
- Pozo, C., Armijo, C., Calmé, S., 2011. Riqueza biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación. , Mexico, D.F.
- Querejeta, J.I., Estrada-Medina, H., Allen, M.F., Jiménez-Osornio, J., Ruenes, R., 2006. Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in a dry tropical climate. *Plant Soil* 287, 187-197.
- Rabinowitz, D., 1978. Early growth of mangrove seedling in Panama, and an hypothesis concernign the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography* 5, 113-133.
- Ramírez-Herrera, M.T., Cundy, A.B., Kostoglodov, V., Ortiz, M., 2009. Late Holocene tectonic land-level changes and tsunamis at Mitla lagoon, Guerrero, Mexico. *Geofisica Internacional* 48, 195-209.
- Ramirez-Marcial, N., Gonzalez-Espinoza, M., Williams-Linera, G., 2001. Antropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154, 311-326.
- Rasband, W.S., 2005. ImageJ Version 1.32j, National Institute of Health, USA, Bethesda.
- RCoreTeam, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, pp. <http://www.R-project.org/>.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55, 1869-1887.
- Rensen, H., Seppa, H., Heiri, O., Roche, D.M., Goose, H., Fichfet, T., 2009. The spatial and temporal complexity of the Holocene thermal maximum. *Nature Geoscience* 2, 411-414.
- Rico, G.V., 1993. Origen y rutas de dispersión de los mangles: una revisión con énfasis en las especies de América. *Acta Botánica Mexicana* 25, 1-13.
- Richardson, D.M., 1998. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richter, T.O., Gieles, R., Stigter, H., de Hass, H., 2006. The Avaatech XRF Core Scanner: Technical Description and Applications to NE Atlantic Sediments. Geological Society London Special Publications, 1-37.
- Ritchie, J.C., McHenry, R., 1990. Application of Radioactive Fallout Cesium-137 for Measuring Soil Erosion and Sediment Accumulation Rates and Patterns: A Review. *Journal of Environmental Qual.* 19, 215-233.
- Rodríguez-Elizarrarás, S., Morales-Barrera, W., 2000. Geología de Veracruz p. <https://cdigital.uv.mx/bitstream/handle/123456789/123459648/123456702GEOLOGIA.pdf;jsessionid=123456197FA123456778B123144850FAE123456787E123456704ADC123456782D123451986F?sequence=123456781>
- Rodríguez, M.T., Villeda, E., Vázquez-Lule, A.D., Bejarano, M., Cruz, M.I., Olguín, M., Villela, S., Flores, R., 2018. Métodos para la caracterización de los manglares mexicanos: un enfoque

- espacial multiescala. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.
- Rogers, K., Saintilan, N., Woodroffe, C.D., 2014. Surface elevation change and vegetation distribution dynamics in a subtropical coastal wetland: implications for coastal wetland response to climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 149, 46-56.
- Rothwell, R.G., Croudace, I.W., 2015. Twenty years of XRF core scanning marine sediments: what do geochemical proxies tell us?, In: Croudace, I.W., Rothwell, R.G. (Eds.), *Micro-XRF Studies of Sediment Cores: Applications of a Non-Destructive Tool for the Environmental Sciences*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 25-102.
- Roubik, D.W., Moreno, J.E., 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. Missouri Botanical Garden United States of America
- Ruiz-Ramírez, J., Euán-Avila, J., Rivera-Monroy, V.H., 2019. Vulnerability of coastal resort cities to mean sea level rise in the Mexican Caribbean Coastal Management 47, 23-43.
- Rull, V., Vegas-Villarrubia, T., 2001. Palaeoecology and palaeolimnology of the last pleniglacial in the Venezuelan Andes. *Proceedings of the IX international palynology congress, Houston, Texas, USA., 1996*, 385-401.
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, México, DF.
- Saenger, P., 1998. Mangrove vegetation: an evolutionary perspective. *Mar. Freshwater Res.* 49, 277-286.
- Salvador, A., 1991. The Gulf of Mexico Basin., In: Salvador (Ed.), *The Geology of North America The Geology of North America*.
- Scholle, P.A., 1978. A color illustrated guide to carbonate rock constituents, textures, cements and porosities. American Association of Petroleum Geologist, Tulsa, USA.
- Schupbach, S., Kirchgeorg, T., Colombaroli, D., Beffa, G., Radaelli, M., Kehrwald, N., Barbante, C., 2015. Combining charcoal sediment and molecular markers to infer a Holocene fire history in the Maya Lowlands of Petén, Guatemala. *Quaternary Science Reviews* 115, 123-131.
- Segura, Z.D., Ramírez, P., 1990. Estructura de los manglares de la laguna Panzacola, XI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxtepec, Morelos Mexico, p. 128.
- SEMAR, 2020. Chetumal, Quintana Roo. SEMAR Secretaria de Marina, Mexico.
- Shaw, C.E., Benson, L., 2015. Possible Tsunami Deposits on the Caribbean Coast of the Yucatán Peninsula. *Journal of Coastal Research* 31, 1306-1316.
- Sluyter, A., Dominguez, G., 2006a. Early maize (*Zea mays* L.) cultivation in Mexico: Dating sedimentary pollen records and its implications. *PNAS* 103, 1147-1151.
- Sluyter, A., Dominguez, G., 2006b. Early maize (*Zea mays* L.) cultivation in Mexico: Dating sedimentary pollen records and its implications. *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.* 103, 1147-1151.
- Smart, P.L., Beddows, P., Coke, J., Doerr, S., Smith, S., Whitaker, F.F., 2006. Cave development on the Caribbean coast of the Yucatan Peninsula, Quintana Roo, Mexico, In: Harmon, R.S., Wicks, C. (Eds.), *Perspectives on karst geomorphology, hydrology, and geochemistry—*. Geological Society of America Special Paper 404, pp. 105-128.
- Smith, T.J., 1987. Effects of light and intertidal position on seedling survival and growth in tropical, tidal forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 110, 133-146.

- Smith, T.J., 1992. Forest Structure, In: Robertson, A.I., Alongi, D.M. (Eds.), Tropical Mangrove Ecosystems. American Geophysical Union, Washington D.C.
- Soares.M.L.G., 2009. A conceptual model for the responses of mangroves forests to sea level rise. *Journal of Coastal Research* 56, 267-271.
- Syvitski, J.P., Morehead, M.D., 1999. Estimating river-sediment discharge to the ocean: application to the Eel margin, northern California,. *Marine Geology* 154, 13-28.
- Szabo, B.J., Ward, W., Weidi, A., Brady, M., 1978. Age and magnitude of the late Pleistocene sea-level rise in the eastern Yucatan Peninsula. *Geology* 6, 713-715.
- Teillier, S., 2005. Contribución al conocimiento de la flora y la vegetación de las vegs de la cuenca del río de las Taguas, departamento de Iglesias, San Juan, Argentina. *Revista Chilena de Flora y Vegetación* 8.
- Thom, B.G., 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology:Tabasco,México. *Journal of Ecology* 55, 301-343.
- Thorhaug, A., Poulos, H.M., Lopez-Portillo, J., Ku, T.C.W., Berlyn, G.P., 2017. Seagrass blue carbon dynamics in the Gulf of Mexico: Stocks, losses from anthropogenic disturbance, and gains through seagrass restoration. *Science of the Total Environment*, 1-13.
- Tomlinson, P.B., 1986. The botany of mangroves. Cambridge University Press, Cambridge
- Torrescano- Valle, N., Islebe, G., Roy, P., 2019. The Holocene and Anthropocene Environmental History of Mexico. Springer, Mexico.
- Torrescano-Valle, N., Islebe, G., 2012. Mangroves of Southeastern Mexico: Palaeoecology and Conservation. *The Open Geography Journal* 5, 6-15.
- Torrescano, N., Islebe, G., 2006. Tropical forest and mangrove history from southeastern México: a 5000 yr pollen record and implications for sea level rise. . *Tropical forest and mangrove history from southeastern México: a 5000 yr pollen record and implications for sea level rise.* 15, 191-195.
- Torrescano, N., Islebe, G., 2015. Holocene paleoecology , climate history and human influence in the southwestern Yucatan Peninsula *Review of Palaeobotany & Palynology* 217, 1-8.
- Toscano, M.A., Macintyre, I.G., 2003. Corrected western Atlantic sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated 14C dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat. *Coral Reefs* 22, 257-270.
- Travieso-Bello, A.C., 2000. Biodiversidad del paisaje costero de La Mancha,Actopan,Veracruz. Instituto de Ecología,, Xalapa,Veracruz.
- Travieso-Bello, A.C., Moreno-Casasola, P., 2006. El entorno vegetal:los humedales., In: Moreno-Casasola, P. (Ed.), *Entornos Veracruzanos*, Xalapa,Veracruz,México.
- Trejo, J.C., Durán, R., Olmsted, I., 1993. Manglares de la Península de Yucatán, In: Salazar, S.I., Gonzalez, N.E. (Eds.), *Biodiversidad marina y costera de México*. Comisión Nacional de Biodiversidad y Centro de Investigaciones Costeras de Quintana Roo,Mexico, pp. 660-672.
- Trevor F Cox, Gillian Ferry, 1993. Discriminant analysis using non-metric multidimensional scaling. *Pattern Recognition* 26, 145-153.
- Tribovillard, N., Algeo, T.J., Lyons, T., Riboulleau, A., 2006. Trace metals as paleoredox and paleoproductivity proxies: An update. *Chemical Geology* 232, 12-32.

- Urrego, D.H., Bush, M.B., Silman, M.R., 2010. A long history of cloud and forest migration from Lake Consuelo, Peru. *Quaternary Research* 73, 364-373.
- Urrego, L.E., Bernal, G., Polanía, J., 2009. Comparison of pollen distribution patterns in surface sediments of a Colombian Caribbean mangrove with geomorphology and vegetation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156 358–375.
- Urrego, L.E., Correa-Metrio, A., González-Arango, C., 2018. Colombian Caribbean mangrove dynamics: antropogenic and environmental drivers. *Bol.Soc.Geol.Mex* 70, 133-145.
- Urrego, L.E., Correa-Metrio, A., Gonzalez, C., Castaño, A.R., Yokoyama, Y., 2013. Constrasting responses of two Caribbean mangroves to sea-level rise in the Guajira Peninsula (Colombian Caribbean). *Palaeogeography,Palaeoclimatology,Palaeoecology* 370, 92-102.
- Valiela, I., Bowen, J.L., York, J.K., 2001. Mangrove forests: one of the world's threatened major tropical environments. *Bioscience* 51, 807-815.
- Vazquez-Molina, Y., Correa-Metrio, A., Zawisza, E., Franco-Gaviria, F., Pérez, L., Romero, F.M., Prado, B., Charqueño-Célis, F., Esperón-Rodríguez, M., 2016. Decoipled lake history and regional moisture availability in the middle elevations of tropical Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 33, 355-364.
- Vázquez, Y.C., 1980. Notas complementarias a la familia Rhizophoraceae en Veracruz. *Biotica* 5, 1-21.
- Velázquez, L., Ordaz, A., 2015. Provincias Hidrogeológicas de México. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 36-55.
- Vovides, A.G., 2014. Morphological plasticity in mangrove trees: salinity-related changes in the allometry of *Avicennia germinans*. *Trees* 28, 1413-1425.
- Wahl, D., Byrne, R., Anderson, L., 2014. An 8700 year paleoclimate reconstruction from the southern Maya lowlands. *Quaternary Science Reviews* 103, 19-25.
- Wang, Y., Ren, M.E., Syvitski, J.P., 1998. Sediment transport and terrigenous fluxes., In: Brink, K.H., Robinson, A.R. (Eds.), *The Sea: Volume 10- The Global Coastal Ocean: Processes and Methods*. JOhn Wiley & Sons, pp. 253-292.
- Ward, R.D., Friess, D.A., Day, R.H., MacKenzie, R.A., 2016. Impacts of climate change on mangrove ecosystems: a region by region overview. *Ecosystem Health Sustainability* 2.
- Watson, J.G., 1928. Mangrove forest of the Malay peninsula. *Malayan Forest Records* 6, 1-275.
- West, R.G., 1970. Pollen zones in the Pleistocene of the Great Britain and their correlation. *New Phytol* 69, 1179-1183.
- Whitmore, T.J., Brenner, M., Curtis, J.H., Dahlin, B.H., Leyden, B.W., 1996. Holocene climatic and human influences on lakes of the Yucatán Peninsula, Mexico: an interdisciplinary, palaeolimnological approach. *The Holocene* 6, 273-287.
- Willard, D., Bernhardt, C.E., Weimer, L., Cooper, S., Gamez, D., Jensen, J., 2004. Atlas of pollen and spores of the Florida Everglades. *Palynology* 28, 54.
- Williams-Linera, G., 2002. Tree species richness complementary, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodivers.Conserv* 18, 1825-1843.
- Wolanski, E., Mazda, Y., King, B., Gay, S., 1990. Dynamics, flushing and trapping in Hinchinbrook Channel, a giant mangrove swamp Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 31, 555-580.

- Wolanski, E., Mazda, Y., Ridd, P., 1992. Mangrove Hydrodynamics, In: Robertson, A.I., Alongi, D.M. (Eds.), Tropical Mangrove Ecosystems. American Geophysical Union Washington, D.C.
- Woodroffe.C.D., 1992. Mangrove sediments and geomorphology, In: Robertson, A.I., Alongi, D.M. (Eds.), Tropical Mangrove Ecosystems American Geophysical Union Washington, DC, p. 334.
- Woodroffe.C.D., Rogers, K., McKee, K.L., VLockerlock, C.E., Mendelssohn, I.A., Saintilan, N., 2016. Mangrove Sedimentation and Response to relative sea-level rise Annual Review of Marine Science 8, 1-24.
- Woodruff, J.D., Donnelly, D., Mohring, D., Geyer, W.R., 2008. Reconstructing relative flooding intensities responsible for hurricane-induced deposits from Laguna Playa Grande, Vieques, Puerto Rico. *Geology* 36, 391-394.
- Wooller, M.J., Behling.H., Smallwood, B.J., Fogel, M., 2004. Mangrove ecosystem dynamics and element cycling at Twin Cays, Belize, during the Holocen. *Journal of Quaternary Science* 19, 703-711.
- Wooller, M.J., Morgan, R., Fowell, S., Behling, H., Fogel., M., 2007. A multiproxy peat record of Holocene mangrove palaeoecology from Twin Cays, Belize. . *The Holocene* 17, 1129-1139.
- Wright, C.A., 1970. El reconocimiento de los suelos de la Península de Yucatán. FAO, Roma, Italia.
- Yushend, Z., (n.d). Applications of Caesium-137 in Soil Erosion and sedimentation Studies (an introduction). Department of Geography, University of Exeter.
- Zamorano, J.J., Lugo, J., Figueroa, J.E., Quijada, I., 2016. El Relieve Mexicano: Una superficie de contrastes, In: Moncada, J.O., López-López, A. (Eds.), *Geografía de México: Una reflexión espacial contemporánea*. Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad de México, p. 363.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*,. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.