



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

**ESTABLECIMIENTO DE LOS MANGLARES DURANTE EL HOLOCENO EN
ZONAS COSTERAS DEL SUR DEL CARIBE Y EL GOLFO DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

CARLOS CASTAÑEDA POSADAS

TUTOR PRINCIPAL: Dr. ALEXANDER CORRREA-METRIO

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. LORENZO VAZQUEZ SELEM

INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM.

Dr. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ PORTILLO GUZMÁN

INSTITUTO NACIONAL DE ECOLOGÍA, INECOL.

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. MAYO, 2022



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA

OFICIO CPCB/407/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que, en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **04 de abril de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **CASTAÑEDA POSADAS CARLOS** con número de cuenta **95067407** con la tesis titulada **“ESTABLECIMIENTO DE LOS MANGLARES DURANTE EL HOLOCENO EN ZONAS COSTERAS DEL SUR DEL CARIBE Y EL GOLFO DE MÉXICO”**, realizada bajo la dirección del **DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
Vocal: DRA. LIGIA ESTELA URREGO GIRALDO
Vocal: DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN
Vocal: DR. VÍCTOR ADRIÁN PÉREZ CRESPO
Secretario: DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ PORTILLO GUZMÁN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 06 de mayo de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

En primera instancia, quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por permitirme ingresar al programa de Doctorado. Agradezco también al “Programa de Superación Académica” de la Secretaría de Educación Pública (SEP) y a la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP), por el apoyo durante los estudios de doctorado. Además, al Programa de apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica PAPIIT (IG100722) por el financiamiento para la realización de esta investigación.

Agradezco infinitamente al Dr. Alex Correa-Metrio por todo su apoyo incondicional, le agradezco que me levantara del bache académico en que me encontraba a la mitad del doctorado, sus enseñanzas académicas siempre serán recordadas y aplicadas en mi vida profesional. Alex, premio tu pasión por la palinología, porque la transmites a todos los que somos tus alumnos y despiertas el interés por querer seguir haciendo ciencia. Gracias por tus consejos y tu forma de ser, no cambies.

Agradezco al mi comité tutorial, al Dr. Lorenzo Vázquez Selem y al Dr. Jorge López Portillo, por su acompañamiento, asesoramiento y consejos que me brindaron por este trayecto del doctorado.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A los miembros del comité de Examen de tesis a la Dra. María Patricia Velasco de León, Dra. Marisol Montellano Ballester, Dra. Ligia Urrego, al Dr. Víctor Adrián Pérez Crespo, gracias por todos sus comentarios y certeras observaciones.

Agradezco al Dr. Francisco Romero y Astrid Vázquez del laboratorio de Geoquímica Ambiental del Instituto de Geología de la UNAM, a Sara Solís del Laboratorio de Edafología del Centro de Geociencias de Juriquilla de la UNAM por todo su apoyo en el prestamos de los laboratorios para el procesamiento de muestras, préstamo del material para el análisis de geoquímica y especialmente por sus consejos.

A mis compañeros de laboratorio que me arroparon y aceptaron en su gremio: Cecilia, Alejandra, Gustavo, Alexis, Melbi, Emanuel, y en especial a Mauricio por la ayuda con el procesamiento de las muestras, mil gracias por sus consejos y enseñanzas, son muy buenos todos en sus áreas, espero siempre poder colaborar con ustedes.

También agradezco a todos mis apoyos académicos (Amigos y maestros de la paleo), que sin sus consejos y enseñanzas no llegaría hasta este punto: Marisol Montellano, Ana Luisa Carreño, Jesús Alvarado, Rene Hernández, Gerardo Álvarez, Elena Centeno, Rosalinda Lemus. Mil gracias.

En especial agradezco a mi apoyo incondicional en la vida Angelica Trujillo Hernández, quien es mi compañera y cómplice en este proceso de doctorado. Gracias por todo tu apoyo en las buenas y malas.

Bueno si sigo con la lista de agradecimiento, necesito otra tesis de doctorado, pero gracias a mi Familia Castañeda-posadas, Trujillo-Hernández, Pérez-Sierra y Hernández-Pérez, por su apoyo. A mi familia académica: Carlos Hernández, Alberto Cruz, Erika Cruz, Carmen Cortez, José Ramon Eguibar, por sus consejo y apoyo para el desarrollo de este proyecto de doctorado.

Gracias todos lo que omití enlistar involuntariamente, pero saben que su apoyo está reflejado en este trabajo de tesis.

Establecimiento de los manglares durante el Holoceno en zonas costeras del sur del Caribe y el Golfo de México.

Contenido

Resumen	1
Abstract.....	2
Presentación	3
Capítulo 1.....	5
1. Introducción	5
2. Análisis paleoambientales aplicados a los Manglares del Holoceno.	6
2.1 El registro palinológico como indicador ambiental.	7
2.2. La geoquímica de sedimentos como indicador ambiental.....	9
2.3. Isotopos estables y su relación con el clima.	11
2.4. Conclusión	14
3. Planteamiento del Problema.	15
4. Hipótesis.....	16
5. Objetivo General	16
5.1 Objetivos específicos	16
6. Materiales y métodos.....	17
6.1. Área de estudio.	17
6.1.1 Punta Galeta, Panamá.	17
6.1.2 La Mancha Veracruz.	19
6.2. Trabajo de campo.....	20
6.3. Trabajo de laboratorio.....	22
6.3.1 Análisis de polen.....	23
6.3.2 Análisis geoquímicos.	25
6.4. Análisis de datos.....	26
CAPÍTULO 2.	28
Expansión de manglares de las Américas.....	28
1. Introducción	28
2. Manglares.....	29
3. ¿Qué requiere un bosque de manglares para su establecimiento?	31
4. Los manglares de América.....	36

5.	El establecimiento de los manglares actuales de América.	37
5.1.	Los análisis multi-indicador para establecer edades de aparición de los actuales de manglares en las Américas.	39
6.	Conclusiones	43
CAPITULO 3		45
Efectos del aumento del nivel del mar a mediados y finales del Holoceno en los manglares de franja del Caribe panameño.		45
Resumen		45
1.	Introducción	46
2.	Área de estudio	48
3.	Métodos	49
3.1.	Análisis geoquímicos	50
3.2	Análisis palinológicos.....	51
4.	Resultados.....	51
4.1	Estratigrafía y cronología del núcleo	51
4.2	Análisis geoquímicos	53
4.3	Análisis palinológico	55
5.	Discusión	56
5.1	Indicadores geoquímicos.....	57
5.2	Indicadores biológicos.....	59
5.3	Evolución ambiental en Punta Galeta a través de los últimos ~5200 años.....	61
6.	Conclusiones	66
CAPÍTULO 4		68
Establecimiento y evolución del manglar moderno de La Mancha, Veracruz, México.....		68
Resumen		68
1.	Introducción	68
2.	Área de estudio.....	70
3.	Material y métodos	72
3.1	Análisis Geoquímico de Florescencia de Rayos X (FRX) y análisis de isotopos de C y N.....	72
3.2	Análisis Palinológico.....	73
3.3.	Análisis Estadístico.....	74
4.	Resultados.....	74
4.1	Modelo de Edad-Profundidad.....	74
4.2	Análisis geoquímicos	75

4.3. Análisis Palinológico.	79
4.5. Discusión	80
4.5.1 Indicadores geoquímicos.....	81
4.5.2 Indicadores Biológicos.....	84
4.5.3 Evolución de la vegetación de la Laguna de la Mancha lo últimos ~6500 años cal AP.	86
4.6 Conclusiones	90
CAPÍTULO 5	92
El papel de los forzamientos regionales vs locales en el establecimiento de los manglares	92
5.2 Forzamientos regionales	93
5.3 Historia de las zonas de estudio los últimos 5000 años.....	94
5.3.1 Punta Galeta, Panamá	95
5.3.2. La Mancha, México.....	96
5.4 Posibles causas de la asincronía entre el manglar de la Mancha y Galeta.....	99
5.5. Los análisis geoquímicos como predictores de la maduración de los manglares.	102
5.6 Conclusiones.	104
Referencias.....	107
APENDICE	125

Resumen

Los manglares representan la transición entre ecosistemas marinos y terrestres de zonas tropicales y subtropicales. Así, estos ecosistemas ofrecen una variedad de servicios ecológicos y económicos, como el mantenimiento de las poblaciones de peces, productos forestales, retención de sedimentos, almacenamiento de carbono, la oferta de refugio y zonas de tránsito de fauna. Su establecimiento en zonas costeras resulta de la interacción entre la influencia marina representada por el nivel del mar y los regímenes mareales, influencias continentales principalmente asociadas con la disponibilidad regional de agua dulce, y dinámicas ecológicas intrínsecas de cada ecosistema. A través del Holoceno, estos factores han sido variables, resultando en comunidades altamente dinámicas. Mientras que el nivel del mar ha estado en aumento constante, las condiciones continentales han variado acopladas a las dinámicas hidroclimáticas regionales. Así, la evidencia preservada en los sedimentos de los manglares puede utilizarse para reconstruir los regímenes de disturbio (naturales y antrópicos) a través del tiempo y así conocer la evolución de estos ecosistemas. El objetivo de este trabajo fue comparar las dinámicas de los manglares en localidades contrastantes del Golfo de México y el Caribe, así como la influencia de los forzamientos enogénicos y exogénicos en este proceso. Para ello, se realizaron análisis palinológicos y geoquímicos en núcleos sedimentarios de las lagunas La Mancha, Golfo de México, y Punta Galeta, Caribe Panameño. Los resultados muestran el establecimiento del manglar a los ~3 700 años calibrados antes del Presente (cal AP) en La Mancha y a los ~5 300 años cal AP en Punta Galeta. En ambos sitios los análisis palino-geoquímicos confirman la disminución de las tasas de aumento relativo del nivel del mar y la estabilización de las tasas locales de sedimentación antes de los 5 000 años cal AP. Sin embargo, la influencia conjunta del clima, la precipitación y la geomorfología generó una asincronía en el establecimiento del manglar en ambos sitios. Nuestros datos permiten concluir que el establecimiento de los manglares actuales ha respondido a forzamientos locales, de manera que no es posible generalizar sus trayectorias evolutivas. El entendimiento de estos ecosistemas requiere la integración de factores globales, regionales y locales.

Abstract

Mangroves represent the transition between marine and terrestrial ecosystems of tropical and subtropical areas. Thus, these ecosystems offer a variety of ecological and economic services, such as the maintenance of fish stocks, forest products, sediment retention, carbon storage, the supply of refuge and wildlife transit zones. Its establishment in coastal areas results from the interaction between marine influence represented by sea level and tidal regimes, continental influences mainly associated with the regional availability of fresh water, and intrinsic ecological dynamics of each ecosystem. Throughout the Holocene, these factors have been variable, resulting in highly dynamic communities. While sea levels have been steadily rising, continental conditions have varied coupled with regional hydroclimatic dynamics. Thus, the evidence preserved in mangrove sediments can be used to reconstruct disturbance regimes (natural and anthropic) over time and thus know the evolution of these ecosystems. The objective of this work was to compare the dynamics of mangroves in contrasting localities of the Gulf of Mexico and the Caribbean, as well as the influence of enogenic and exogenic forcings in this process. To this end, palynological and geochemical analyses were carried out in sedimentary cores of the lagoons La Mancha, Gulf of Mexico, and Punta Galeta, Panamanian Caribbean. The results show the establishment of the mangrove at ~3 700 years calibrated before the Present (cal BP) in La Mancha and at ~5 300 years cal BP in Punta Galeta. At both sites, palino-geochemical analyses confirm the decrease in relative sea level rise rates and the stabilization of local sedimentation rates before 5,000 cal YBP. However, the combined influence of climate, precipitation and geomorphology generated an asynchrony in the establishment of the mangrove in both sites. Our data allow us to conclude that the establishment of current mangroves has responded to local forcings, so that it is not possible to generalize their evolutionary trajectories. Understanding these ecosystems requires the integration of global, regional, and local factors.

Presentación

Las incertidumbres involucradas en la respuesta de los manglares a los cambios ambientales en las zonas costeras destacan la necesidad de investigar los factores asociados al establecimiento, distribución y persistencia de estos ecosistemas. Los cambios derivados de forzamientos regionales (temperatura, nivel del mar o precipitación) y locales (geomorfología, hidroperíodo y tasas de sedimentación), determinan la composición y estructura de los ecosistemas de manglar a través del tiempo (Ellison, 2008; Castaño et al., 2010; Infante-Mata et al., 2014; Peros et al., 2015; Tomlinson, 2016; Duke, 2017; Urrego et al., 2018). El estudio de la geohistoria de los manglares actuales se basa en análisis de la información almacenada en los sedimentos de las lagunas costeras, ofreciendo un laboratorio natural para discernir las dinámicas ecosistémicas y ambientales de las diferentes localidades. Estos análisis utilizan como herramientas a la palinología y a la geoquímica de sedimentos para reconocer los cambios ambientales a una escala milenaria (Harvell et al., 2002; Malcolm et al., 2006). En este contexto, esta investigación está basada en el estudio de secuencias sedimentarias fósiles, por medio de una aproximación multi-indicador (geoquímica y palinológica), de dos lagunas costeras del Atlántico Norte: La Mancha, Veracruz-México y Punta Galeta, Colon-Panamá. Con el objetivo de conocer el tiempo de establecimiento de los manglares actuales en cada sitio, y conocer qué condiciones regionales y locales afectaron su establecimiento. Para presentar los resultados de esta investigación, este documento se dividió en 5 capítulos.

En el Capítulo 1 se realiza una introducción de los conceptos básicos de los análisis paleoambientales aplicados a los manglares, con especial énfasis a las herramientas metodológicas utilizadas tales como la palinología, la geoquímica de sedimentos por medio del análisis de fluorescencia de Rayos X y la importancia de los isótopos estables y su relación con el clima. Por último, se presentan las preguntas de investigación, la hipótesis de trabajo y una síntesis de las metodologías utilizadas en la investigación.

En el Capítulo 2 se desarrolla el estado del arte del establecimiento de las comunidades de manglares en América durante el Holoceno. En este capítulo se

describen a las comunidades de manglar en América y se exponen los forzamientos regionales y locales que definen su establecimiento y distribución. Así mismo, se presenta una síntesis de sitios con registros de manglares neotropicales durante el Holoceno.

En el Capítulo 3 se presentan los resultados del análisis palinológico, isotópico (Carbono y Nitrógeno) y geoquímico de sedimentos de la localidad Punta Galeta, Panamá. Además, se hace la interpretación de la geohistoria y evolución de la comunidad de manglar en el sitio durante los últimos 5 300 años cal AP, así como el papel de los forzamientos locales y regionales para su distribución Este Capítulo e encuentra publicado en la revista *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* volumen 592 del 2022 (Anexo 1).

En el Capítulo 4 se muestran los análisis y resultados de la localidad La Mancha, Veracruz. Los resultados del análisis palinológico, isotópico (Carbono y Nitrógeno) y geoquímica de sedimentos. Se presenta la evolución de la comunidad de manglar durante los últimos 7 000 años cal AP, y el papel de los forzamientos locales y regionales.

En el Capítulo 5 se realiza una síntesis del papel de los forzamientos locales y regionales en el establecimiento de los manglares del Golfo de México y el Caribe occidental durante el Holoceno.

Capítulo 1

1. Introducción

La evidencia geohistórica almacenada en los sedimentos de lagos y lagunas sirve como insumo para reconstruir la historia de los ecosistemas locales y regionales. Un análisis paleoambiental en los sedimentos lagunares, permite reconocer cambios que han experimentado estos ambientes en su constitución debido a factores como el cambio del nivel del mar, la salinidad, el aporte de agua dulce, entre otros (Lucas, 2007; Ruddimann, 2008, Jones et al., 2009; Ruiz-Fernández, 2018, Cohen et al, 2021). Estos cambios pueden estar vinculados a factores globales y/o regionales, como el cambio climático y a disturbios antropogénicos, estos últimos reconocidos como las principales amenazas modernas para los ecosistemas de manglar (Tomlimson, 2016; Duke, 2017, Urrego et al., 2018; Carlson, et al., 2021).

La distribución actual de la vegetación de manglar depende de la morfología y la exposición de la línea de costa (Lugo et al., 1974; Giri et al., 2011; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Tomlimson, 2016; Duke, 2017). Las especies que conforman las comunidades de manglar se han adaptado a diferentes grados de salinidad y a condiciones ambientales específicas. Estos ecosistemas, por lo general, se presentan en lagunas en proceso de azolvamiento sedimentario o de maduración del margen litoral (Álvarez-Arellano y Gaitán, 1994; de la Lanza-Espino et al, 2013). La distribución espacial de los manglares en los últimos millones de años no ha sido constante, esto debido a la variabilidad ambiental que ha caracterizado la historia geológica de la Tierra. A través del Holoceno, la precipitación y el nivel del mar han mostrado una amplia variabilidad (Rull, 1998; Haug et al., 2001; Toscano y Macintyre, 2003), misma que se ha reflejado en las dinámicas de las comunidades de manglar en todo el mundo (e.g. Joo-Chang et al., 2015; Urrego et al., 2018). Se considera que durante el Holoceno tardío se presenta una estabilización en las condiciones climáticas globales y oceanográficas parecidas a las actuales que permitieron el establecimiento y distribución de los manglares en el presente (Chisholm y Blake, 2006; Joo-Chang et al., 2015; Saintilan, 2020). Sin embargo, hay investigaciones que proponen que esta variación climática no fue al mismo tiempo, si no que existió una discrepancia temporal entre el Golfo de México y el Caribe,

postulando que el Golfo de México se enfrió con una anterioridad de al menos 1000 años (Marcott et al., 2013; Kahn, 2017; Toth y Aronson; 2019). Por lo tanto, es posible suponer que no hubo una sincronía del establecimiento de los manglares en América del Norte. En este contexto, esta investigación se basará en el estudio de secuencias sedimentarias fósiles, en dos las lagunas costeras del Atlántico Norte: La Mancha, Veracruz-México y Punta Galeta, Colon-Panamá. Con el objetivo de conocer el tiempo de establecimiento de los manglares actuales en cada sitio, y conocer qué condiciones regionales y locales afectaron su establecimiento.

2. Análisis paleoambientales aplicados a los Manglares del Holoceno.

La reconstrucción de ambientes del pasado (análisis paleoambientales) es un objetivo de la paleoecología. Estas reconstrucciones se originan a partir del uso de indicadores indirectos que permiten identificar los cambios ambientales y la rapidez con la que han ocurrido (Jones et al., 2009). Un indicador indirecto es cualquier material (físico, químico o biológico) preservado en el registro geológico que puede ser analizado y correlacionado con parámetros bióticos o no bióticos como los factores climáticos, ambientales y ecológicos (Lucas, 2007; Ruddimann, 2008, Jones, 2009). Los indicadores más utilizados para las reconstrucciones paleoambientales de los escenarios del Holoceno incluyen las diatomeas, los núcleos de hielo, los anillos de los árboles, ostrácodos, fitolitos, madrigueras de ratas de campo o cambalacheras, así como los registros de glaciares, el análisis palinológico, los análisis geoquímicos de los sedimentos y relaciones de isótopos estables presentes en los mismos (Betancourt et al., 1990; Metcalfe et al., 2000, 2015; Vázquez-Selem y Lachniet, 2017).

En las últimas décadas, se ha utilizado la combinación de varios indicadores para las reconstrucciones paleoambientales de los manglares. Una de las fuentes de información para estas reconstrucciones son los sedimentos de las lagunas costeras, ya que el material depositado en el fondo de estas cuencas es continuo y puede ser extraído sistemáticamente (Maher y Thompson, 2001). Los estudios depósitos sedimentarios lagunares pueden combinar una variedad de técnicas analíticas para comprender la historia o evolución del sitio. Por ejemplo, los más empleados para el estudio de los

manglares son los análisis palinológicos, geoquímicos y de concentraciones de isotópos, esto con la finalidad de encontrar elementos biológicos o químicos en los sedimentos, cuya presencia o concentración se encuentra influenciado por la variación de parámetros como la salinidad, el balance hidrológico, el aporte clástico, pluvial o eólico, variaciones de productividad orgánica en la cuenca y cambios en la dirección de vientos y dinámica de la vegetación, entre otros (e.g. Torrescano e Islebe, 2006; Correa-Metrio et al., 2011, 2016; Marcos et al., 2014; Tovar, et al., 2014; Lozano-García et al., 2014, 2015; Caballero-Rodríguez et al., 2017; Ruiz-Fernández, 2018; Cohen et al., 2021).

2.1 El registro palinológico como indicador ambiental.

La palinología estudia a los palinomorfos, que incluyen principalmente a los granos de polen y las esporas, aunque también algunos autores incluyen el estudio de los dinoflagelados, acritarcas, esporas de hongos y fragmentos de algas. El estudio de los palinomorfos fósiles se conoce con el nombre de paleopalinología (Blois et al., 2014). Los palinomorfos pueden encontrarse en sedimentos de cualquier cuenca. La paleopalinología tiene como objetivo principal encontrar una identidad taxonómica a los palinomorfos por medio de las características morfológicas de los mismos, que se conservan por el proceso de fosilización (Limón y Ammie, 1982).

La paleopalinología ha sido usada como herramienta en la bioestratigrafía, área de la geología que utiliza la distribución de los fósiles (aparición, abundancia y desaparición de los taxa) para establecer biozonas en las rocas sedimentarias. La bioestratigrafía permite identificar eventos (tiempos) en el registro geológico. La identificación de los palinomorfos nos permite sugerir las condiciones ambientales del estrato o biozona en estudio por su sola presencia y abundancia (Traverse, 2007; Blois et al., 2014; Williams et al., 2018). Por ejemplo, la presencia e identificación del mangle del género *Rhizophora* en un estrato nos permite inferir la temporalidad de este. Esto se logra ya que se ha mostrado que *Rhizophora* aparece en el registro fósil desde el Eoceno (aproximadamente hace 50 millones de años) y se mantiene presente hasta la actualidad (Shaohua et al., 2017; Xu et al., 2017). Por lo tanto, en nuestro ejemplo, el estrato en estudio tiene una edad máxima de 50 millones de años. Por otro lado, al tener registro

de fósiles del género *Rhizophora* en un estrato, se puede inferir que las condiciones climáticas del ambiente durante el depósito eran cálido-húmedas (tropicales), y que se encontraba presente una comunidad vegetal cercana a la línea de costa. Esta interpretación puede originarse al usar el actualismo biológico sobre el género, ya que en la actualidad *Rhizophora* es el elemento dominante en las comunidades vegetales llamadas manglares (Shaohua et al., 2017).

Sin duda, es importante usar la palinología como herramienta para la reconstrucción de ambientes. Para la extracción de polen del material sedimentario es necesario atender varios procedimientos. Para separar y recuperar el contenido palinológico disperso entre los sedimentos se emplean métodos convencionales de digestión de la roca, por medio de ácidos. Por ejemplo, para la eliminación de carbonatos se utiliza el ácido clorhídrico (HCl), para eliminar los silicatos se usa el ácido fluorhídrico (HF) y para la oxidación de la materia orgánica se utiliza el ácido nítrico (HNO₃). Posteriormente se disuelve la materia orgánica por método de acetólisis y por último se separan los palinomorfos por métodos de flotación (Martínez Hernández et al., 1980).

La cantidad de palinomorfos recuperados es sensible al procesamiento de la muestra, por lo que esta etapa es fundamental en todo estudio palinológico. Algunas de las causas más comunes de la pobre recuperación de palinomorfos son errores o malos procedimientos en el procesamiento, como son la excesiva oxidación, decantación inadvertida y principalmente la deficiente flotación (Riding y Kyffin-Hughes, 2004). Con los palinomorfos recuperados, se prosigue a la identificación taxonómica, proceso de suma importancia, ya que muchas de las interpretaciones posteriores estarán erróneas al tener una mala determinación taxonómica. Para ello se debe tomar en cuenta el uso de claves de identificación actualizadas, así como la revisión exhaustiva de la bibliografía y la observación del polen en un microscopio de contraste de fases.

Identificados los palinomorfos se obtiene una gran variedad de información como son las tolerancias climáticas, ambientales, altitudinales, de distribución, etc., ya que en los registros palinológicos se puede observar el comportamiento (estructura y distribución) de la vegetación como respuesta ante los forzadores ambientales. Por lo que, la información obtenida a partir de un análisis palinológico aporta los elementos para

la construcción de modelos paleoambientales, que nos permiten interpretar la historia geológica de una región.

2.2. La geoquímica de sedimentos como indicador ambiental.

La geoquímica de sedimentos es un método el cual permite inferir diferenciaciones ambientales de secuencias lacustres a partir de la comparación de concentraciones de elementos como Calcio (Ca^{2+}), Sodio (Na^+), Potasio (K^+), Hierro (Fe^+), Magnesio (Mg^{2+}), Titanio (Ti^{4+}), y Aluminio (Al^{3+}), entre otros. Uno de los métodos para medir dichos elementos es el escáner de fluorescencia de rayos X (ITRAX) (Cerdeira-Doménech et al., 2019).

Las concentraciones de elementos traza en los sedimentos depositados en una cuenca lacustre se asocia principalmente al intemperismo químico y a la erosión de la roca parental. Los minerales primarios de la roca parental, feldespatos, anfíboles y piroxenos, se descomponen en minerales secundarios (por ejemplo, caolinita y esmectita) y durante este proceso de erosión e intemperismo, los cationes solubles (Ca^{2+} , Na^+ , K^+ , Fe^{2+} y Mg^{2+}) se liberan de los minerales primarios y se depositan en los sedimentos lacustres. Los minerales secundarios (arcillas) por su parte se enriquecen en elementos solubles (Al^{3+} y Ti^{4+}) que también se depositan en los sedimentos (Nesbitt y Young, 1982; Roy et al., 2006; y Roy y Smykatz-Kloos, 2007). Así, es posible inferir cambios en las condiciones ambientales de una región mediante la cuantificación de las variaciones en las concentraciones de estos elementos.

El titanio (Ti) es considerado como un indicador del registro clástico, ya que se encuentra en minerales que no se meteorizan con facilidad. Este elemento es considerado entre los más inmóviles durante los procesos de intemperismo, por lo que su registro sólo responde a aporte de clastos a la cuenca (Roy et al., 2012).

El calcio (Ca) puede indicar momentos de menor sedimentación clástica y, por ende, de mayor sedimentación autigénica en la cuenca. La precipitación de CaCO_3 puede ser inducida por factores bióticos y abióticos, como el incremento en la temperatura, el metabolismo bacteriano y el estado trófico de la cuenca. Por ejemplo, el

calentamiento de las aguas superficiales durante la primavera permite la sobresaturación de CaCO_3 , la cual incrementa la productividad del lago permitiendo el consumo biológico de CO_2 , lo cual resulta en un aumento del pH. Y, al contrario, durante el verano la precipitación de carbonato de calcio produce la acumulación de láminas de carbonato de milímetros de grosor (Sosa-Nájera et al., 2010).

La relación Ca/Ti representa la precipitación de carbonatos autigénicos y la abundancia de organismos con estructuras carbonatadas. Es un indicador de la relación precipitación/evaporación de agua, ya que la evaporación promueve el aumento de sales (Kelts y Hsü, 1978; Boyle, 2001 y Sosa-Nájera, 2010).

Los valores de concentraciones de Hierro (Fe) están relacionados con la temporalidad de sequía y humedad, la precipitación y el escurrimiento continental, así como con las ráfagas de viento y la fuerza del viento. El Fe es un indicador de aporte detrítico, aunque también refleja la formación de óxidos, sulfuros o carbonatos de Hierro (Meyers y Teranes, 2001). Por otro lado, la relación Fe/Ti se corresponde con procesos diagenéticos, y su variación indica formación o disolución de minerales de Fe en el sedimento, las cuales corresponden a condiciones reductoras-oxidativas (redox, Meyers y Teranes, 2001; Day et al., 1977).

La relación C/N indica la contribución de la vegetación terrestre y fitoplancton a la materia orgánica de los sedimentos. Donde los valores menores de diez (<10) son de origen lacustre; valores de 10 a 20 son de origen mixto y valores mayores a 20, son de origen terrestre (Meyers y Teranes, 2001).

El porcentaje de Carbono Inorgánico Total (CIT) indica la salinidad o proporción de calcita (CaCO_3) en el sedimento, comprende tanto a la calcita/aragonita biogénica, los carbonatos autigénicos y los carbonatos que provienen de las rocas que afloran en la cuenca. El Carbono Orgánico Total (COT) es un indicador de la productividad orgánica del cuerpo de agua y se mide como el porcentaje de peso de la materia orgánica preservada en el sedimento (Meyers y Teranes, 2001).

Por otra parte, los índices de $\text{Zr/Al}_2\text{O}_3$ y $\text{Si=2/Al}_2\text{O}_3$ indican el aporte eólico (Roy et al, 2006). Y finalmente, la correlación Si/Ti se utiliza como proxy de la productividad

silíceas biogénicas de una cuenca. Los indicadores geoquímicos de los sedimentos son otra buena herramienta para la interpretación de las variaciones paleoambientales en los manglares.

2.3. Isótopos estables y su relación con el clima.

Los isótopos en la naturaleza son átomos que tienen el mismo número atómico, pero diferente masa atómica. Es decir, contienen el mismo número de protones (Z) pero diferente número de neutrones (N). Existen isótopos inestables o radioactivos e isótopos estables, en la naturaleza hay 300 isótopos estables, mientras que actualmente se han descubierto alrededor de 1200 isótopos inestables (White, 2013).

Los isótopos están sujetos a fraccionamiento isotópico que se presenta debido a varios factores como el intercambio isotópico, los procesos cinéticos, los cambios de estado (condensación- evaporación), etc. La magnitud del fraccionamiento isotópico se ve incrementada con la disminución de la temperatura, este es uno de los procesos más importantes que afectan a los isótopos estables y que determina su utilización en los estudios de paleoambientes (Hoefs, 1997; Mantilla et al., 2006).

Los isótopos estables son medidos a través de la razón entre dos isótopos de un determinado elemento (isótopo pesado/isótopo liviano). Para medir esta razón se utiliza equipo especializado como los espectrofotómetros de masa. Para garantizar la precisión de la medición de los isótopos es necesario estandarizar la muestra. Para los isótopos estables la concentración se expresa con la desviación isotópica o delta (δ), la medida que se obtiene en el proceso de medición se expresa en porcentaje de rangos por mil (‰) (Souchez et al., 2002; Ruddiman, 2008).

Los isótopos estables, particularmente los de oxígeno (O) y carbono (C), se encuentran preservados en los sedimentos lacustres y su presencia es determinada por las condiciones ambientales bajo las que se formaron tales sedimentos. Estos elementos han sido utilizados para reconstruir la hidrología de los sistemas lacustres y las condiciones climáticas (Leng, 2002; Apolinarska y Hammarlund, 2009).

El oxígeno es el elemento más abundante del planeta. Está presente en componentes gaseosos, líquidos y sólidos, la mayoría de los cuales son estables para amplios rangos de temperatura. El oxígeno tiene once isótopos distintos (^{12}O al ^{22}O) entre los cuales solo los tres centrales son estables (^{16}O , ^{17}O , ^{18}O) y los demás son radioactivos, de abundancia muy baja y vidas medias muy cortas (Clark y Fritz, 1997). La geoquímica isotópica del oxígeno puede ser aplicada al estudio de distintos eventos como la transferencia de agua en el ciclo hidrológico, el seguimiento de la composición de isótopos de oxígeno en rocas volcánicas, y en el registro de isótopos de oxígeno preservado en carbonatos y fosfatos (paleoclimatología).

La temperatura en la que se forma un compuesto de oxígeno fija la proporción de isótopos que constituirán al compuesto, esta característica es fundamental, ya que la presencia de isótopos de oxígeno nos proporciona información sobre las condiciones fisicoquímicas del ambiente en el que se formaron los isótopos localizados en la muestra que se estudia (indicador). La medición de isótopos de oxígeno nos da información sobre la temperatura y la composición isotópica del agua de la muestra analizada (Hays y Grossman, 1991; Martin Chivelet y Muñoz-García, 2015).

Las relaciones isotópicas de oxígeno en el agua están afectadas por diversos factores que se pueden presentar a escala global o local (Masson-Delmotte et al., 2008; Clark y Fritz, 1997). A escala global: el efecto latitudinal y el efecto continental son factores claves que determinan la presencia de isótopos. En ese sentido, se sabe que el desplazamiento del aire húmedo hacia latitudes mayores permite que se enfríe, lo que provocará precipitación y como consecuencia se volverá cada vez más empobrecido en isótopos pesados generándose así una tendencia isotópica latitudinal. Las latitudes altas presentan un gradiente mayor ($\text{‰}/^{\circ}\text{C}$) en comparación con latitudes bajas.

Por otro lado, las masas de aire húmedo al transitar sobre los continentes presentan cambios en su conformación isotópica de oxígeno debido a los efectos topográficos y a las temperaturas extremas que caracterizan los climas continentales. En las zonas costeras las precipitaciones están isotópicamente enriquecidas, mientras que las zonas continentales reciben precipitaciones empobrecidas, lo que se ha llamado efecto continentalidad (Llanos López, 2021).

A escala local, la altitud es un factor importante en la diferenciación isotópica, en zonas con mayor altitud el vapor se ve forzado a ascender generando un enfriamiento adiabático por expansión y resultando en precipitación orográfica. Las temperaturas más frías en zonas altas resultan en un empobrecimiento de isótopos pesados en las precipitaciones en dichas zonas. Un segundo factor a escala local son las estaciones, las que están asociadas a variaciones en las temperaturas. Grandes diferencias entre las temperaturas estacionales generan fuertes modificaciones en la composición isotópica de oxígeno de las precipitaciones. El efecto estacional es dependiente tanto de la latitud como de la modulación marítima, esta dependencia permite distinguir que en las zonas costeras o en latitudes bajas no se observan importantes cambios en la constitución isotópica con la estacionalidad (McGuire y McDonell, 2007; Jung et al., 2020).

En los últimos años se han obtenido datos sobre la presencia de isótopos de oxígeno de sedimentos marinos, estos sedimentos dada su homogeneidad son excelentes para registrar variaciones climáticas a largo plazo. Los isótopos de oxígeno también pueden medirse en estructuras cuyo compuesto sea la calcita, como el caparazón y las conchas de muchos organismos acuáticos. La composición isotópica de esas estructuras dependerá de la solución acuosa en la que se encontraban los organismos, y la manera en que la calcita reaccionó con el agua y la temperatura del ambiente. Por eso el uso de gasterópodos o foraminíferos fósiles se ha utilizado desde hace más de 50 años como indicadores indirectos del paleoclima (McGuire y McDonell, 2007; Jung et al., 2020).

El carbono tiene dos isótopos estables, el ^{12}C y el ^{13}C . Su abundancia en el planeta es del 98,9% y 1,1%, respectivamente. Como resultado de varios procesos de fraccionamiento, tanto cinéticos como de equilibrio, la relación isotópica ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) experimenta una variación natural de casi el 100‰ (Mackay et al., 2004). En la naturaleza, hay tres procesos que controlan la composición isotópica de carbono presente en el carbono inorgánico total disuelto (TDIC), la composición isotópica de los afluentes de agua, la tasa de intercambio de CO_2 entre la atmósfera vs el agua, y la fotosíntesis/respiración de los sistemas biológicos.

Las relaciones isotópicas de carbono del $\delta^{13}\text{C}$ en aguas subterráneas son bajas al igual que en el agua de los ríos. Caso contrario, en las aguas provenientes de cuencas o lagunas el valor de $\delta^{13}\text{C}$ es más alto. Esto se debe a él cambio en la productividad biológica, se sabe que las plantas prefieren usar los ^{12}C para llevar a cabo la fotosíntesis, por lo que en ese caso el agua de la cuenca se verá enriquecida con ^{13}C (Mackay et al., 2004). En regiones templadas y de elevada altitud los carbonatos autigénicos se precipitan principalmente en el verano (periodo de máxima productividad del fitoplancton). En los trópicos, la precipitación de carbonatos se relaciona con el crecimiento del fitoplancton lo que depende de la viabilidad de nutrientes y la dinámica del agua en la cuenca.

Las relaciones estables de los isótopos de carbono en la materia orgánica del suelo (SOM) proporcionan información sobre los tipos de plantas (C3 y C4 / CAMS- Metabolismo del ácido crasuláceo) que contribuyeron al componente orgánico. La relación de $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ puede usarse como un indicador del origen del carbono orgánico en suelos y sedimentos. Las diferencias en las rutas fotosintéticas de los taxones de plantas, que dan como resultado la caracterización del ciclo de Calvin-Benson (C3), el ciclo de holgura (C4 o Krantz) y el metabolismo del ácido crasuláceo (CAM), se reflejan en diferentes proporciones de ^{13}C con respecto a ^{12}C . Esta información permite inferir sobre los distintos escenarios ambientales donde se desarrollaron estas plantas (Augusto de Freitas et al., 2001).

El uso de los isótopos de C junto con los de O da información más certera de los ambientes del pasado, por lo que la ventaja de usar carbonato autigénico es que nos permite tener una señal climática.

2.4. Conclusión

Los indicadores sedimentarios son una herramienta muy útil para explorar los cambios ambientales ocurridos en el pasado, permitiendo generar datos robustos para la construcción de modelos y la interpretación paleoambiental. Estas reconstrucciones aportan elementos importantes para el entendimiento de las dinámicas ambientales que

llevaron a tener el escenario climático actual. Por lo que, el desarrollo de más investigaciones encaminadas a conocer los diferentes forzamientos ambientales que llevaron al establecimiento del escenario climático de nuestros días ayudará al entendimiento de los ecosistemas y proporcionará elementos para la prevención de cambios al futuro.

3. Planteamiento del Problema.

Los ecosistemas de manglar actuales se establecieron en América desde por lo menos 8000 AP, cuando se dio la estabilización relativa del ascenso del nivel del mar (Ellison, 1996). En las costas del Golfo de México, la evidencia muestra que los manglares se establecieron alrededor entre 5000 AP (Pirazzoli, 1990; Torrescano y Islebe, 2006; Cordero-Oviedo et al., 2019). Y en el Caribe cerca de los 8 000 años AP (Marcott et al., 2013; Toth y Aronson 2019). Esto puede deberse a la evolución climática de las diferentes latitudes (enfriamiento) y de las particularidades de cada sitio (Marcott et al., 2013; Toth y Aronson, 2019). Por lo tanto, el presente trabajo tuvo como objetivo utilizar una aproximación multi-indicador (geoquímica y palinológica) para interpretar los tiempos de establecimiento de los ecosistemas, así como conocer los principales forzamientos y su evolución a través de los últimos miles de años. De especial interés fue el discernimiento con relación a los factores locales que condicionan el establecimiento de los manglares.

Con el desarrollo de la investigación se pretende contestar las siguientes preguntas:

- 1) ¿Cuándo se establecieron los ecosistemas modernos de manglar en las zonas costeras de La Mancha (Veracruz, México) y Galeta (Colón, Panamá)
- 2) ¿Cuáles han sido los principales forzamientos que impactaron en el establecimiento de la vegetación actual en las lagunas costeras de estudio?
- 3) ¿Existe una sincronía en el establecimiento de las comunidades de manglar en el Caribe y en el Golfo de México? y si no, ¿cuáles serían las principales causas?

4. Hipótesis.

El presente proyecto se planteó alrededor de 2 hipótesis:

1) El estudio de la distribución espacial moderna de los indicadores sedimentarios de interés (polen e indicadores geoquímicos) en materiales de la interfase agua-sedimento permite asociar de manera cuantitativa a dichos indicadores con atributos geomorfológicos y de la vegetación actual. Estas relaciones (funciones de transferencia) aplicadas a la evidencia fósil permitirán la reconstrucción temporal de los patrones geomorfológicos y la vegetación a través del tiempo de las zonas estudiadas.

2) Dado que alrededor de 5000 años antes del presente, las tasas de aumento en el nivel del mar decayeron significativamente, el equilibrio entre las tasas de sedimentación y el aumento del nivel del mar en las localidades estudiadas propiciaron el establecimiento de los ecosistemas modernos de manglar.

5. Objetivo General

Reconstruir a través del análisis de secuencias sedimentarias fósiles, el papel relativo de los cambios en el nivel del mar, los climas regionales, y la geomorfología, en el establecimiento de ecosistemas de manglar en las lagunas costeras de La Mancha, México y Punta Galeta, Panamá.

5.1 Objetivos específicos

Reconstruir a partir de los análisis palinológicos la dinámica de la vegetación en las lagunas de La Mancha, México y Punta Galeta, Panamá.

Reconstruir a partir de los análisis geoquímicos e isotópicos las dinámicas espaciotemporales de las lagunas de La Mancha y Galeta.

Establecer el papel de los forzamientos regionales y locales sobre la estructura de la vegetación de manglar en las dos localidades de estudio.

6. Materiales y métodos

Esta investigación está basada en el estudio de secuencias sedimentarias fósiles, por medio de una aproximación multi-indicador (geoquímica y palinológica), de dos lagunas costeras del Atlántico Norte: La Mancha, Veracruz-México y Punta Galeta, Colón-Panamá. La selección de las localidades se establece por encontrarse a diferentes latitudes, pero de la misma vertiente oceánica. Además, el estudio de estas localidades con presencia de manglares actualmente mostrara la relación de impacto de los forzamientos vs el tiempo de manera sincrónica o asincrónica par su establecimiento.

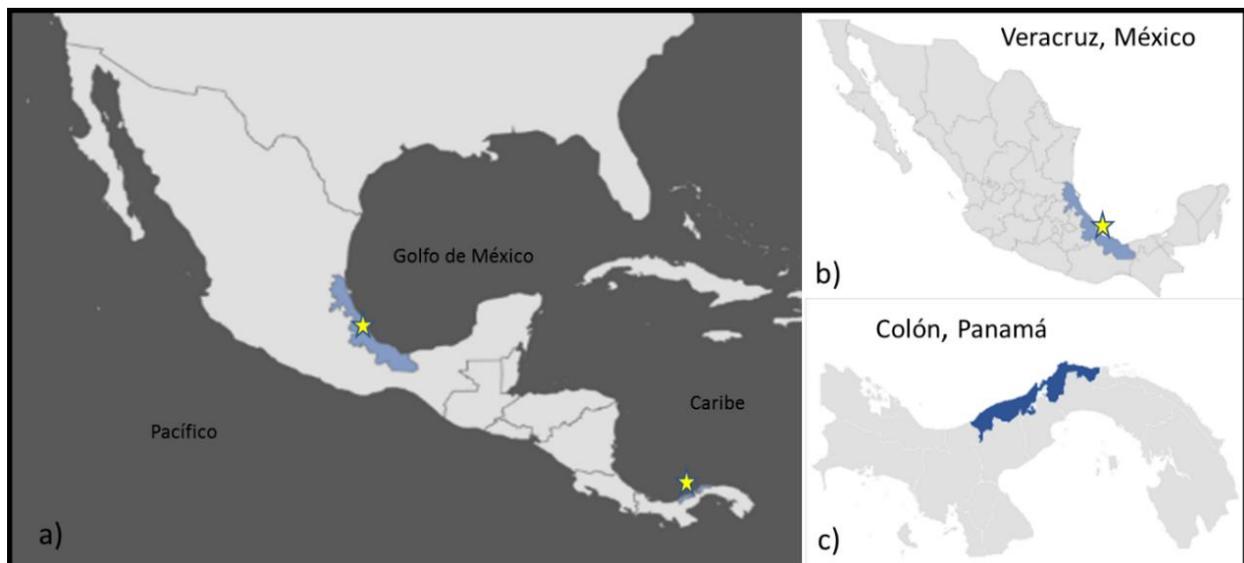


Figura 1. Ubicación de las áreas de estudio. A) Mapa de Norte y Centroamérica con los estados que tienen los sitios de estudio. B) Ubicación de la laguna La Mancha, en el estado de Veracruz, México. C) Ubicación de Punta Galeta, en la provincia de Colón, Panamá.

6.1. Área de estudio.

6.1.1 Punta Galeta, Panamá.

El punto de muestreo fue en la zona oeste del Área Protegida de Galeta, ubicada en el Corregimiento de Cristóbal, Provincia de Colón, al norte Panamá capital. La región se distingue por ser un terreno de poca inclinación con el desarrollo de una vegetación de bosques húmedos tropicales y de manglar (Cubit, et al., 1984, CREHO, 2010; ANAM, 2010). La zona se encuentra en la provincia fisiografía Franja litoral, que se caracteriza por ser una superficie de abrasión marina de costa baja y planicies aluvio-coluviales, presentando un rango de marea de 23 cm (Schmidt, 2008; CREHO, 2010; ANAM, 2010; ANAARAP, 2013). Geológicamente se ubica sobre sedimentos del periodo Holoceno, se componen de estratos superficiales compuestos de arenas y limos mezclados con coquinas de arrecifes coralígenos de la Formación Río Hato (Urbio, 1999).



Figura 2. Izquierda. Ubicación de Punta Galeta en Panamá. Centro. Mapa de ubicación del área protegida Punta Galeta. Derecha. Imagen de satélite del área de estudio y ubicación del sitio de muestreo (estrella amarilla), con respecto del centro de investigación ISRI.

El clima que presenta es un tropical húmedo, la temperatura promedio anual es de 24° a 25°C y la precipitación anual promedio es de 2500 mm. La humedad relativa anual es de 76.2 %, y la temperatura promedio del mar es de 27.92° C. (CREHO, 2010; ANAM, 2010). La vegetación que se encuentra en el sitio de estudio es un manglar compuesto por *Rhizophora mangle*, *Avicenia germinans*, *Laguncularia racemosa* y en pocas proporciones *Conocarpus erectus* y *Acrostichum aureum*. Al manglar lo rodea tierra a dentro un bosque tropical húmedo compuesto de *Terminalia catapala*, *Cocos nucifera* y además de las especies *Eugenia coloradensis*, *Astrocaryum standleyanum*, *Cojoba rufescens*, *Lacistema aggregatum*, *Spondias mombin*, *Protium panamense*,

Anacardium excelsum y *Cordia panamensis*. En las zonas inundables se encuentra a *Aechmea magdalenae* y *Cyclanthus bipartitus*, y varias especies de lianas y bejucos pertenecientes a las familias: Leguminosae, Bignoniaceae y Sapindaceae (CREHO, 2010; ANAM, 2010; ANAARAP, 2013).

El manglar del área protegida de Punta Galeta ha sido el foco de varios estudios ambientales para la conservación de la flora y fauna de la región los últimos 50 años (e. g. Guzmán, et al., 2008; Schmidt, 2008; D´Croze, y O’ Dea, 2009; Castillo, et al., 2016; González, 2019). Se ha reportado que el manglar es afectado por la explotación humana y por el aumento acelerado del nivel del mar de aproximadamente 10 centímetros entre 1920 a 1980 (Cubit et al., 1985; Guzmán, 2008). Esta variación puede traer varias consecuencias al ecosistema natural y a todos los espacios de desarrollo e infraestructura de la región como a las refinerías, zonas de cultivo y poblaciones ubicadas en las cercanías de Punta Galeta (Cubit, et al, 1985; Ellison, 1996; Haug, et al., 2001; Alongi, 2020; Toscano y Macintyre, 2003; Guzmán, 2008).

6.1.2 La Mancha Veracruz.

La Mancha es una laguna costera típica, de trampa de post-barra y post-acantilado; salobre y poco profunda (Hernández-Trejo, et al., 2006). Se localiza en la planicie costera central del estado de Veracruz en el Golfo de México (19°34’-19°36’ N y 96°22’-96°24’ W), pertenece a la lista de Humedales de Ramsar (Moreno-Casasola, 2003). Esta posee una boca estuarina efímera y el estrechamiento en su parte central, conocido como el Canal de La Mancha, la separa en zona norte y sur (Lankford, 1976). El aporte permanente de agua dulce es en la parte sur y proviene del arroyo Caño Gallegos. El clima es tropical, estacionalmente húmedo. De acuerdo con la clasificación de Köppen-Geiger, es del tipo Aw (García, 1988). De acuerdo con las temporadas climáticas, la barra de la laguna presenta un comportamiento intermitente (Figuroa et al., 1984).

El manglar de La Mancha está integrado por comunidades de: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, y *Conocarpus erectus* (Castillo

Campos et al., 2002; Novelo-Retana, 1978). *R. mangle* bordea la laguna y está presente en los bosques mixtos, al sur de ésta, cubriendo el 10% de todo el manglar. Tierra adentro, se desarrollan bosques de *A. germinans* en planicies lodosas de mayor salinidad y bosques mixtos de *A. germinans*, *R. mangle* y *L. racemosa*, en zonas con menor influencia de agua salina. *A. germinans* y *L. racemosa* cubren el 66 y 22%, respectivamente, del bosque de mangle. *C. erectus* ocupa los suelos más elevados en la zona de transición entre el manglar y la selva baja caducifolia (Hernández-Trejo, 2009). Otra especie presente en la laguna de La Mancha es *Pachira aquatica*, considerada históricamente como elemento acompañante de los manglares americanos de *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* (Infante-Mata et al, 2014).

6.2. Trabajo de campo.

El trabajo de campo consistió en visitar las lagunas de interés y seleccionar los sitios de perforación, para esto se tomó en cuenta el estado de madurez de las cuencas lagunar del manglar, considerando a las zonas con mayor madures aquella donde se encuentre la distribución del género *Avicennia*. Posteriormente, con ayuda de un nucleador de pistón tipo Livingstone modificado y tubos “Casing”, de aluminio con un metro de longitud y cinco centímetros de diámetro, se recuperaron los núcleos de secuencia sedimentaria tan profundas como lo permitió la dureza de los sedimentos (Figura 3).

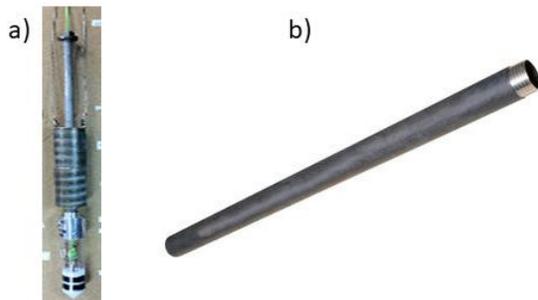


Figura 3. Imágenes del equipo de perforación. a) Perforador Livingstone Modificado. b) Tubo casing de aluminio.

La extracción del núcleo sedimentario de cada sitio de estudio fue de la siguiente manera:

- Se seleccionó el sitio de estudio.
- Se armó el equipo de perforación, en este caso no fue necesario armar una plataforma ya que los sitios están en tierra firme.
- Se comenzó la perforación introduciendo un tubo casing de un metro de largo con ayuda de pistón tipo Livingstone hasta su total sepultura (Figura 4 a, b y c).

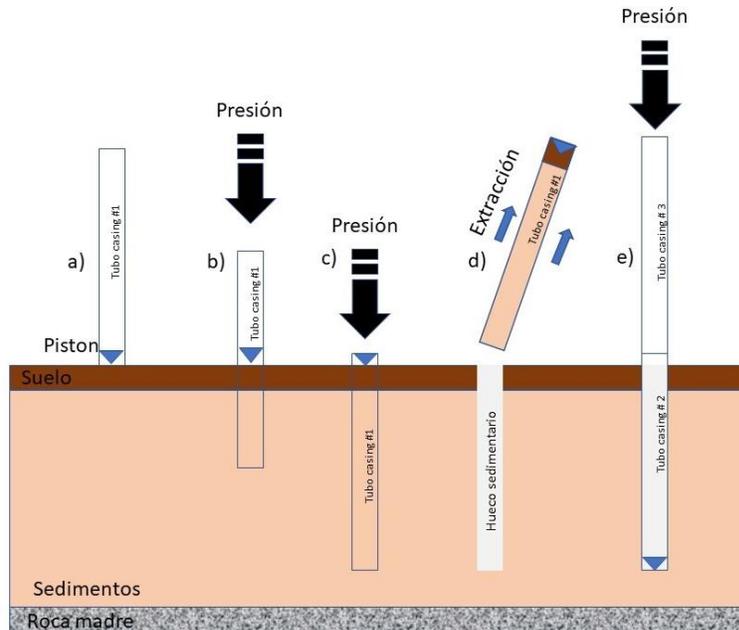


Figura 4. Proceso de extracción del núcleo. a) Selección del sitio. b) Introducción del tubo casing y el pistón, por medio de presión. c) Introducción del tubo hasta su top que es un metro. d) Extracción del tubo con el núcleo sedimentario y rotarlo. e) Introducción de un segundo tubo anexado con un tercer tubo para continuar con la extracción del sedimento. La secuencia de paso b) al e) es continua hasta que la dureza de los sedimentos lo permita o se llegue a la roca madre.

Al estar sepultado, se extrajo inmediatamente y fue reemplazado por otro tubo casing sin sedimento, añadido con otro tubo, y nuevamente introducido con el pistón (Figura 4 d y e). El paso c) y d) fue repetido hasta que la dureza de los sedimentos permitió la extracción de los núcleos. (Nota: la adición de un metro más de tubo fue para que en la punta del tubo a introducir se conserve el sedimento nuevo y los demás tubos funcionen como una extensión de perforación del espacio ya extraído).

Una vez extraído un tubo de perforación con sedimento, fue rotulado con las primeras letras del nombre del lago, en este caso el sitio de la Mancha fue con “MAN” y Punta Galeta con “GAL”. A continuación, se colocó el año de extracción, el número del núcleo (en caso de tener varios núcleos de un sitio), y el número del “drive” o sección del núcleo. Teniendo así un código como MAN 1I-Dr1.

Por último los tubos fueron embalados con cinta adhesiva y plásticos, para su transporte al laboratorio y posteriormente almacenados a temperaturas de $\sim 4^{\circ}\text{C}$, con el fin de mantener en buen estado los núcleos.

6.3. Trabajo de laboratorio.

Los núcleos sedimentarios fueron seccionados longitudinalmente en el Instituto de Geología de la UNAM, con ayuda de una cortadora de aluminio, sujeta a una base de madera. Posteriormente los núcleos fueron medidos y rotulados cada centímetro para tener un control de la posición de los sedimentos. También en esta etapa fueron fotografiados para su documentación (Figura 6). A continuación, se realizó una descripción de los núcleos sedimentarios ya colocándolos en su orden de extracción, con el fin de realizar una columna estratigráfica compuesta con las estructuras más representativas, litología, colores y establecer los sitios de muestreo para su análisis palinológico, geoquímico, así como la datación.

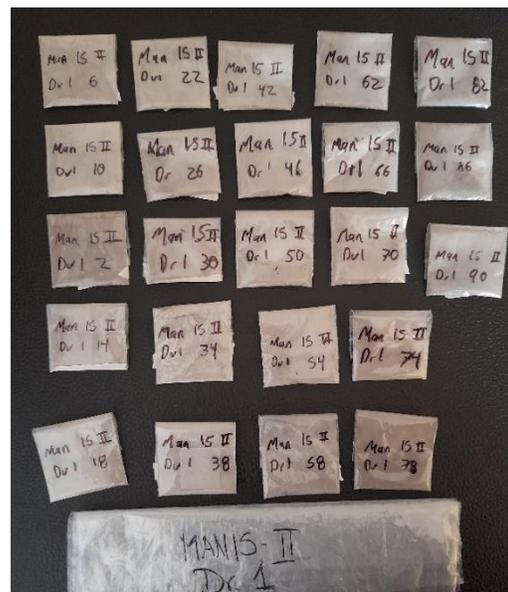
El concluir la descripción, se muestrearon los núcleos cada 5 centímetros de distancia, para obtener un cm^3 para el análisis palinológico, y de 1 a 2 cm^3 para el análisis geoquímico, estas se almacenan en bolsas ziploc de relojero (2x3 cm. Figura 7). Además, se tomaron muestras de sedimento de aproximadamente 5 gramos para la realización de los fechamientos de radiocarbono con el método de espectrometría de masas con acelerador (AMS, por sus siglas en inglés) en el laboratorio de radiocronología de Queen’s University en Belfast. Para este fin, en ambos núcleos se extrajeron 6 muestras en los sitios menos perturbados, con menor cantidad de conchas fósiles y con gran abundancia de arcillas y limos. Los fechamientos de radiocarbono se calibraron usando la curva de IntCal13 (Reimer et al., 2013) y se construyó un modelo

lineal de edad contra profundidad (Bacon), con base en estadística Bayesiana en el Software R (Blaauw y Cristen, 2011).



Figura 6. Proceso de abertura de núcleos. a) Cortadora de aluminio. b) cortadora seccionando por la mitad los tubos casing con sedimentos. c) medición y rotulación de los núcleos. d) Fotografiado y descripción de los núcleos.

Figura 7. Empaquetamiento y rotulación de a muestras para los análisis posteriores.



6.3.1 Análisis de polen

Las muestras de sedimento recuperadas para al análisis de palinología fueron preparadas y analizadas de acuerdo con protocolos estándar establecidos que incluyen entre varias de sus etapas, la acetólisis (Faegri y Iversen, 1989) y separación gravimétrica de materiales (Krukowski, 1988). El cual consistió en el siguiente proceso:

- A) Lavado las muestras con ácido Clorhídrico (HCL) al 40%, controlando el burbujeo con etanol.
- B) Homogenización de la solución, aforar y centrifugar a 3000 revoluciones por minuto (rpm) por 2 minutos (min).
- C) Lavado con agua destilada y repetir el paso B).
- D) Agregar Hidróxido de Potasio (KOH) el doble del volumen para eliminar materia orgánica y agitar.
- E) Calentar a baño maría ~80 a 100°C., por 10 min. Posteriormente repetir el paso B).
- F) Lavar con ácido Acético Glacial al 10 % y repetir el paso B).
- G) Lavar con ácido Acético Glacial al 100 % y repetir el paso B).
- H) Acetolizar la muestra con 3 a 5 cm³ de solución acetolítica (9:1, Anhídrido Acético: Ácido sulfúrico) por 10 min., a baño maría y repetir paso B).
- I) Lavar con Pirofosfato de sodio, a baño maría por 20 min. Repetir paso B).
- J) Tirar el agua y flotar con metatungstato de litio.
- K) Concentrar el sobrenadante en microtubos con ayuda de micropipetas, lavar y repetir el paso B).
- L) La pastilla sobrante se diluye en agua y se monta en un portaobjetos con un medio fijo para su posterior observación al microscopio.

Las laminillas fueron revisadas con ayuda de un microscopio óptico de luz transmitida con contraste de fases en sus campos 40X y 100X con la finalidad de tener una buena caracterización de los granos de polen y reconocimiento de los caracteres morfológicos (Figura 8). Las identificaciones se realizaron con el apoyo de las claves digitales y la bibliografía Graham, 1976, 1991; Roubik and Moreno, 1991; Palacios-Chávez y Rzedowski, 1993; Willard et al., 2001, Hesse et al., 2009. El conteo del polen para cada muestra fue de mínimo 300 granos. Todos los resultados se concentraron en bases de

datos con conteos simples y en porcentajes para posteriormente graficarlos en diagramas palinológicos en R (R CoreTeam, 2017).



Figura 8. Esquematación de las principales etapas del procesamiento de las muestras palinológicas.

6.3.2 Análisis geoquímicos.

Los sedimentos separados para los análisis geoquímicos fueron hidratados y tamizados con ayuda de mallas con poros de 100 micras, para separar los clastos o fósiles de grandes tamaños que pueden alterar la composición química. Los sedimentos finos sobrantes fueron colocados en cristalizadores para su deshidratación a 40°C. Posteriormente las muestras fueron pulverizadas en un mortero de ágata hasta obtener una textura de limo-arcilla. Se envasaron y etiquetaron. Las muestras fueron examinadas utilizando un analizador de fluorescencia de Rayos X Thermo Scientific, modelo NITON FXL 950 ubicado en el laboratorio de geoquímica ambiental, en el Instituto de Geología de la UNAM, para identificar la concentración de elementos como el Arsénico (As), Calcio (Ca), Cobre (Cu), Hierro (Fe), Potasio (K), Manganeso (Mn), Molibdeno (Mo), Rubidio (Rb), Azufre (S), Estroncio (Sr), Titanio (Ti), Zinc (Zn) y Circonio (Zr) en medida de partes

por millón (ppm). Se realizaron tres mediciones repetidas en un lapso de 90 segundos. Los valores obtenidos con la geoquímica de los sedimentos fueron utilizados como herramienta para la interpretación de las variaciones paleoambientales en las cuencas de estudio.

Posteriormente las mismas muestras que fueron utilizadas en los análisis de RFX fueron analizadas en el *Department of Geological Sciences de la University of Florida*, donde se midieron las concentraciones de los isótopos estables, particularmente Carbono (C) y Nitrógeno (N). Estos indicadores son utilizados para reconstruir la hidrología de los sistemas lacustres y las condiciones climáticas. Por ejemplo, la proporción de $\delta^{13}\text{C}$ puede reflejar la procedencia de la productividad biológica, el porcentaje de Carbono Inorgánico Total (TIC) indica la salinidad o proporción de calcita (CaCO_3) en el sedimento; el Carbono Orgánico Total (TOC) es un indicador de la productividad orgánica del cuerpo de agua y la correlación C/N indica la contribución de la vegetación terrestre y fitoplancton a la materia orgánica de los sedimentos (Meyers y Terranes 2001; Leng, 2006; Apolinarska y Hammarlund 2009; Ruiz-Fernández et al, 2018).

6.4. Análisis de datos.

Los taxa palinológicos fueron clasificados en señal regional y local, esta última categoría compuesta por las especies de manglar y las herbáceas que caracterizan la sucesión ecológica de los planos supra-mareales, las playas y las marismas (Urrego et al, 2018). Los patrones de sucesión ecológica y el establecimiento de los bosques de manglar fueron reconstruidos mediante la interpretación a priori de las secuencias temporales de abundancia de los espectros de polen local, mientras la interpretación del polen regional dependió del contexto de cada una de las localidades. Los isótopos estables en conjunto con los datos geoquímicos fueron interpretados a priori en términos de variaciones en la salinidad del agua y el sustrato, dinámicas sedimentarias de la costa, y aporte de sedimentos autigénicos, marinos y fluviales (Arellano-Torres, 2019; Cordero-Oviedo et al., 2019). Estas reconstrucciones cuantitativas basadas en los diferentes indicadores sedimentarios permitieron la elaboración de modelos de evolución de la vegetación y la geomorfología a través del tiempo (Arellano-Torres, 2019; Cordero-Oviedo et al., 2019).

Finalmente, la evolución de la vegetación a través del tiempo, resumida a través de taxa clave o de puntajes en una ordenación, fue modelada como una función de los demás indicadores. Se utilizaron modelos jerárquicos, los cuales permitieron la partición de la varianza de la vegetación en fuentes particulares a cada registro y factores generales a este tipo de bosques.

La relación que existe entre los factores climáticos que causan los cambios evidenciados en los manglares y los cambios geomorfológicos de carácter local, es clave para realizar reconstrucciones fiables (Castaño et al., 2010; Correa-Metrio et al., 2011; Urrego et al., 2018). Por tanto, los resultados de esta investigación nos permitieron realizar la reconstrucción del escenario donde ocurrieron los cambios en las dos lagunas costeras analizadas mediante la información proporcionada por los indicadores tomados de los sedimentos. El contraste de los resultados de esta investigación con los reportes de la literatura ayudo a consolidar el conocimiento de la historia de la formación y evolución de estos sistemas a través de los últimos miles de años. Posteriormente, se relacionaron estos cambios con los fenómenos climáticos regionales y locales, con las modificaciones geomorfológicas o al efecto combinado.

CAPÍTULO 2.

Expansión de manglares de las Américas.

1. Introducción

Los manglares son ecosistemas costeros de gran importancia biológica, ecológica y social. Los manglares son uno de los ecosistemas más productivos de la Tierra y proporcionan refugio y viveros para una gran variedad de fauna acuática y terrestre (Lugo y Snedaker, 1974; Duke, 2017 Jennerjahn et al., 2017) además de ser uno de los sumideros de carbono más importantes del mundo (Donato et al., 2011). A nivel social, estos ecosistemas han proporcionado una gran cantidad de bienes y servicios para los grupos humanos, como alimentos, leña, protección costera contra tormentas, tsunamis y huracanes, entre otros beneficios.

Actualmente, se sabe que el establecimiento de manglares modernos en América dependía principalmente de las tasas de aumento del nivel del mar, sin embargo, en los últimos años también se ha informado que su establecimiento fue el resultado de la interacción de componentes biológicos, ecológicos y geológicos a diversas escalas temporales y espaciales. Estos componentes, a su vez, dan forma a la estructura y funcionalidad de estos ecosistemas. Definir el tiempo a través del Holoceno del establecimiento y la distribución actual de los manglares requiere una comprensión básica de la dinámica de la vegetación y la variabilidad ambiental a diversas escalas regionales y locales (Ellison et al., 1999; Tomlimson, 2016; Duke, 2017, Mira et al., 2019).

Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es identificar los componentes bióticos y abióticos asociados con el establecimiento de comunidades de manglares a lo largo de las costas de América en el Holoceno, y analizar los lapsos de tiempo propuestos para dicho establecimiento y expansión, que se han reportado en la literatura. Para ello, se llevó a cabo una revisión bibliográfica de los trabajos realizados sobre la distribución y establecimiento de manglares modernos en América desde el Holoceno. Particularmente, quiero destacar la importancia de las interacciones de elementos bióticos y abióticos, en el establecimiento de estos manglares.

2. Manglares

Los manglares son comunidades vegetales compuestas por árboles y arbustos que se desarrollan en los márgenes costeros de las regiones tropicales y subtropicales (Lugo y Snedaker, 1974; Tomlinson, 2016; Duke, 2017). Las especies que componen los manglares están adaptadas a las condiciones ambientales de las zonas de transición entre áreas continentales y marinas (llamadas zonas intermareales), que se caracterizan por condiciones distintivas de salinidad, régimen de inundación de mareas y fluviales, escorrentía y sedimentación (Ellison et al., 1999; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Chowdhury et al., 2017; Duke, 2017; Urrego et al., 2018; Mira et al., 2019; Sklar et al., 2021). La presencia de neumatóforos expuestos, raíces de apoyo, hojas excretoras de sal, cortezas de árboles con un alto número de lenticelas para la respiración y producción de propágulos boyantes vivíparas se encuentran entre las adaptaciones de los árboles para hacer frente al ambiente intermareal adverso (Lugo y Snedaker, 1974; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Tomlinson, 2016; Chowdhury et al., 2017; Jennerjahn et al., 2017; Urrego et al., 2018; Mira et al., 2019).

Los manglares actuales constituyen un componente crítico de los paisajes costeros de las zonas tropicales y subtropicales (Lugo y Snedaker, 1974; Giri et al., 2011). Estos ecosistemas facilitan el desarrollo de cadenas tróficas complejas que incorporan organismos marinos y continentales. Ofrecen una variedad de servicios ecológicos y económicos, tales como el mantenimiento de las poblaciones de peces, retención de sedimentos, sumideros de carbono, refugios para animales, zonas de tránsito para la fauna y una gran variedad de recursos forestales para comunidades humanas (Lankford, 1976; Álvarez-Arellano y Gaitán, 1994; Feller et al., 2017).

Los manglares de los trópicos y subtrópicos americanos (MATS) son comunidades con baja diversidad de plantas intra e interespecíficas y se componen principalmente de cuatro especies, a saber, *Rhizophora mangle* L. (mangle rojo, Rhizophoraceae), *Avicennia germinans* L. (mangle negro; Avicenniaceae), *Laguncularia racemosa* [L.] Gaertn (mangle blanco, Combretaceae), y *Conocarpus erectus* L. (mangle botón, Combretaceae) (López-Portillo y Ezcurra, 2002; Agraz-Hernández et al., 2006; Chowdhury et al., 2017). Sin embargo, la riqueza de especies de

manglares de la región aumenta hasta 15 debido a la presencia de especies endémicas y especies asociadas que no están realmente adaptadas al área intermareal (Lee et al., 2017). Por ejemplo, mientras que, en Chiapas, aparte de las cuatro especies antes mencionadas, *Avicennia bicolor* también está presente, los manglares de Quintana Roo también albergan *Conocarpus erectus* var. *sericeus* y *Pelliciera rhizophorae* que está restringido a la costa pacífica desde el Golfo de Nicoya en Costa Rica hasta Esmeraldas Ecuador y a lo largo de la costa caribeña, desde Nicaragua hasta el Golfo de Urabá en Colombia creciendo bajo condiciones de agua salobre. Además, los helechos del género *Acrostichum* y las orquídeas del género *Brassavola* son comunes en todo el Caribe (Rull, 1998; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Lee et al., 2017).

Los manglares exhiben patrones claros de distribución de especies en todo el espacio, una característica conocida como zonificación que resulta de sus adaptaciones ecofisiológicas y anatómicas a la dinámica fluvio-marina. Con un mecanismo de filtrado de sal para el agua, *R. mangle* se encuentra en condiciones de altos niveles de inundación y salinidades entre 0 y 37 unidades prácticas de salinidad (psu), tolerando hasta 65 psu (Agraz-Hernández, 2006). La especie es considerada pionera de la progradación terrestre en el mar, un papel facilitado por un gran número de lenticelas en sus raíces adventicias para capturar oxígeno atmosférico, y raíces altas de zancos que facilitan su crecimiento a lo largo de la columna de agua de las bocas de ríos, lagunas poco profundas y aguas salobres, y soportan la influencia de olas y mareas (Citrón y Schaeffer-Novelli, 1984; Agraz-Hernández, 2006). *Laguncularia racemosa* ha desarrollado lenticelas y también neumatóforos, estructuras radiculares especializadas que emergen del nivel del agua, facilitando la ingesta de oxígeno por las raíces. La especie ocupa zonas donde el período de inundación se prolonga siempre y cuando el nivel del agua no cubra completamente los neumatóforos. El desarrollo de glándulas excretoras de sal permite a *A. germinans* tolerar salinidades de hasta 100 psu (Agraz-Hernández, 2006) y tolera cortos períodos de inundación del suelo y, por lo tanto, se encuentra en sitios alcanzados por mareas más altas. Lenticelas y neumatóforos facilitan la persistencia de *A. germinans* en suelos bajos donde se agota el oxígeno (Citrón y Schaeffer-Novelli, 1984; Agraz-Hernández, 2006). Por último, *C. erectus* se encuentra en suelos con inundaciones ocasionales y altas concentraciones de salinidad (hasta 120

psu), exhibiendo glándulas en las hojas para la excreción de sales (Agraz-Hernández, 2006).

En general, la zonificación espacial es una característica común de varios bosques de manglares actuales, aunque es, en cualquier caso, dependiente de la geomorfología local, quien controla la interacción hidráulica mar-continente. *R. mangle* se encuentra frente a las costas, en la zona de alta energía de las olas y también en las zonas que están permanentemente inundadas. *A. germinans* y *L. racemosa*, se pueden encontrar detrás de los cinturones de *R. mangle*, y el dominio de cualquiera de ellos depende de la salinidad del suelo y el período de inundación. Por último, *C. erectus* se encuentra más alejado de la costa; de hecho, se asocia comúnmente con la vegetación de las periferias de los manglares (Figura 1; Álvarez-Arellano y Gaitán, 1994; Chowdhury et al., 2017).

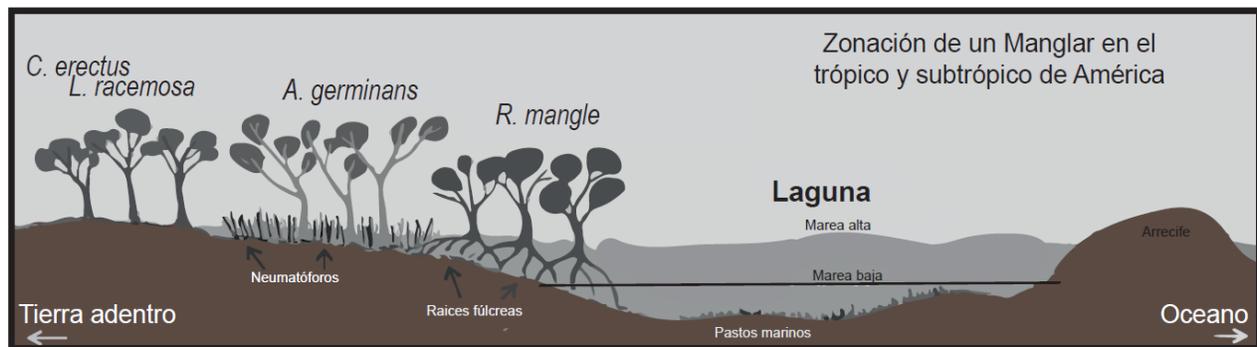


Figura 1. Zonificación de la comunidad de manglares en el Neotrópico.

3. ¿Qué requiere un bosque de manglares para su establecimiento?

El establecimiento y persistencia de los bosques de manglares actuales en un sitio dado es el resultado de una intrincada red de interacciones entre el grupo de especies antes mencionado y el escenario abiótico. Las variables regionales (temperatura, precipitación y nivel del mar) y locales (geomorfología, hidroperíodo y tasas de sedimentación) interactúan para crear una variedad de ambientes a través de la zona intermareal (Lugo y Snedaker, 1974; Tomlimson, 2016; Duke, 2017).

El régimen de temperatura juega un papel importante en la definición de la distribución latitudinal de los bosques de manglares. Considerando que la temperatura idónea para los manglares es con una media anual que varía entre 23 y 37 °C, un factor limitante clave es la aparición de estos es tener en el sitio temperaturas por debajo de cero en cualquier estación del año (Lugo y Snedaker, 1974; Saintilan et al., 2014; Duke, 2017; Jennerjahn et al., 2017). Por lo tanto, los bosques de manglares se encuentran principalmente en los trópicos y subtropicos, entre los 30° latitud N y/o S (Cohen et al., 2020). El cinturón tropical se ha desplazado latitudinalmente de 2 a 4,5° durante los últimos años, reflejando un aumento de 2 a 4°C en la temperatura media y, por lo tanto, promoviendo la expansión latitudinal de las comunidades de manglares (Cohen et al., 2020). También la temperatura del agua es importante para la proliferación de los manglares y esta debe estar por encima de los 20°C, por lo que agua con temperaturas por debajo, limita la dispersión y germinación de los propágulos (Tomlinson, 2016; Duke, 2017; Osland et al., 2017).

La precipitación es otro factor regional que puede limitar el establecimiento de los manglares. La precipitación juega un papel importante en el balance hídrico, influyendo en dos aspectos ambientales principales que definen la distribución de las especies de manglares: i) el volumen de flujos de escorrentía (líquidos y sólidos), y ii) la salinidad de los suelos y las inundaciones de los suelos por de agua dulce. Por ejemplo, un bajo aporte de agua dulce y un alto aporte de agua de mar dan como resultado un ambiente hipersalino, y, por lo tanto, modificarán la distribución de las especies (Ellison, 1996; Jennerjahn, 2017). Por lo tanto, los manglares se establecen en regiones con una amplia estacionalidad de precipitación, siempre y cuando haya un río que aporte suficiente agua dulce para mantener un equilibrio de salinidad apropiado para la supervivencia de las especies, los manglares también pueden ser alimentados por barrancos en costas extremadamente secas como en varias costas subtropicales (Ruiz-Luna et al., 2010; Krauss et al., 2013).

Los manglares de hoy en día se distribuyen en geoformas donde hay un equilibrio entre la entrada de sedimentos aluviales y el agua de mar, donde la tasa de acumulación de sedimentos es constante y favorable para estas comunidades, las tasas de cambio

del nivel del mar son relativamente bajas. Por lo tanto, las tasas de aumento del nivel del mar son uno de los principales motores que promueven la expansión o extinción de los bosques de manglares en las zonas costeras (Lankford, 1976; Macintyre y Glynn 1976; Toscano y Macintyre, 2003; McKee et al., 2007; McKee y Faulker, 2000; Lambeck et al., 2014; Saintilan et al., 2014; Saintilan et al., 2020).

El establecimiento y la persistencia de los actuales ecosistemas de manglares también depende de factores locales como la geomorfología, el hidroperíodo y la tasa de sedimentación, que definen las propiedades físicas y químicas de los suelos (Ramcharan, 2004; Flores-Verdugo et al, 2007; Chowdhury, 2017; Cohen, 2021). Los bosques de manglares tienden a establecerse y prosperar en llanuras costeras de pendiente moderada que están influenciadas por los ríos y la escorrentía continental de agua dulce. Los escenarios típicos para el establecimiento de manglares son áreas protegidas del impacto directo del oleaje, como el medio ambiente de estuarios, lagunas costeras, deltas fluviales y otras zonas de transición entre ambientes terrestres y marinos (Lugo y Snedaker, 1974; Flores-Verdugo et al, 2007). La geomorfología local contribuye a definir los aportes de nutrientes a los manglares a través de las corrientes de agua dulce y los procesos fisicoquímicos relacionados con las inundaciones por agua de mar (Lankford, 1976; Álvarez y Arellano y Gaitán, 1994; Urrego et al., 2013).

La geomorfología de los ambientes costeros está estrechamente relacionada con el hidroperíodo local, que se define como el intervalo de tiempo y la frecuencia de las inundaciones independientemente de la fuente de agua (Flores-Verdugo et al, 2007, Méndez et al., 2007). El hidroperíodo controla el crecimiento de las plantas, regula la salinidad del suelo y la disponibilidad de nutrientes esenciales transportados por los sedimentos a los manglares. En general, la geomorfología local influye en el período y la frecuencia de las inundaciones y en el equilibrio entre el agua de mar y el agua dulce. Estos factores producen gradientes de salinidad y propiedades fisicoquímicas de sedimentos que, a su vez, definen la zonificación espacial de las especies de manglares. También afectan los rasgos fisiológicos de las especies de manglares, como la tasa de crecimiento, la eficiencia de la fotosíntesis, la eficiencia en el uso de nutrientes y la

biomasa. (Toscano y Macintyre, 2003; Flores-Verdugo et al., 2007; Soares, 2009; Osland et al., 2017; Ruiz-Fernández et al., 2018).

La acumulación de sedimentos o desechos orgánicos en un manglar es el resultado del equilibrio entre las tasas de sedimentación y erosión causadas por los flujos de agua de marea y el aporte de sedimentos de origen terrestre (Figura 2; Ruiz-Fernández et al., 2018). Este proceso también provoca el movimiento de elementos tóxicos resultantes de la actividad química presente en el subsuelo y establece los gradientes de salinidad presentes en los manglares. Por otro lado, la dispersión, la distribución y el establecimiento exitoso de propágulos también están parcialmente influenciados por las mareas (Ewel et al., 1998; Toscano y Macintyre, 2003; Lambeck, et al., 2014; Jennerjahn et al., 2017).

En conjunto, las variables regionales y locales resultan en el establecimiento de una comunidad de manglar con una composición específica dada. La estructura de cada comunidad está, sin embargo, definida por las condiciones locales y la geohistoria del sitio. Así, los manglares se clasifican en cinco tipos fisiográficos según la fisonomía de la vegetación y las condiciones ambientales locales (Tabla 1; Lugo y Snedaker, 1974; Ewel, et al., 1998; Saenger, 2002; Tomlinson, 2016; Duke, 2017; Franca et al., 2019). La modificación de cualquiera de los factores que facilitan los establecimientos de un tipo específico de manglar implica necesariamente la modificación de la estructura, composición y distribución de la vegetación local. Determinar el comportamiento de los factores que intervienen en el establecimiento de un manglar a lo largo del tiempo es de suma importancia para postular hipótesis y escenarios competitivos sobre los cambios que sufrirán estos ecosistemas en el futuro cercano.

Tabla 1. Características principales de los tipos de manglares propuestos por Lugo y Snedaker 1974.

Tipo de Manglar	Ribereño	Borde o marginal	Cuenca	Barra e islas	Matorral o enano
Atributo					
Ubicación	Borde y desembocadura	Borde de lagunas,	Zona posterior del manglar de	Barra e islas	Franja costera de Florida

	de ríos, canales, deltas	estuarios y bahías	borde o ribereño		
Clima	Tropical	Tropical	Tropical	Tropical	Subtropical
Topografía	Llanura de inundación a lo largo de canales de ríos y arroyos	Elevaciones más altas que la media del a marea alta	Depresiones interiores con drenaje a la costa	Llanuras de inundación	Llanuras de inundación
Desarrollo estructural	Elevado.	Menor que ribereño	Elevado	Poco	Escaso
Tipo de drenaje	Derivado de la pendiente	Poco drenaje y derivado de la pendiente	Poco drenaje y lentitud en la escorrentía	Drenaje derivado de pendiente y de mareas	Poco drenaje
Balance Hidrológico	Dominancia de precipitación y aporte fluvial vs evaporación.	Dominancia positiva de agua dulce	Inundado periódicamente por la marea. Menor frecuencia que los borde y ribereño.	Dominancia de agua salada de las corrientes marinas	Dominancia de agua salada de las corrientes marinas
Salinidad	Tipo Estuarina 15 ups	Zonificada al distanciamiento con la línea de costa	Zonificada al distanciamiento con la línea de costa	Hipersalinos	Hipersalinos
Origen Nutrientes	Ríos y arroyos	Marina y fluvial.	Provenientes del reciclamiento de su propio detritus.	Alta tasa de remoción detritus y pocos nutrientes.	Nutrientes limitados.
Ara Basal (m²/ha)	41.3 +/- 88	17.9 +/- 2.9	18.5 +/- 1.6		0.6
Densidad (arb/ha)	1730 +/- 350	5930 +/- 3005	3580 +/- 394		25030
Altura (metros)	17.7 +/- 3.7	8.2 +/- 1.1	9.0 +/- 0.7		1.0 m
Especies	Dominado por <i>R. mangle</i> con raíces cortas. Mezclada con <i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i> , <i>A. germinans</i> y <i>C. erectus</i>	Monoespecífico, dominado por <i>R. mangle</i> y zonas interiores por <i>A. germinans</i> y <i>L. racemosa</i> . Además de Orchidaceae y Bromeliaceae	Monoespecífico, dominado por <i>R. mangle</i> . <i>L. racemosa</i> , <i>A. germinans</i> y <i>C. erectus</i>	<i>R. mangle</i> , <i>L. racemosa</i> , <i>A. germinans</i> y <i>C. erectus</i> . Pero individualmente enanas.
Altura de dosel (metros)	30	(-) 20	15	10	(-) 4
Productor de Materia Orgánica	Alta tasa de producción	Alta tasa de producción	Alta tasa y retención	Baja producción	Baja producción

Sensible	A la alteración del flujo de Agua y sedimentación excesiva.	A la contaminación del océano.	A la alteración del flujo y al aporte de la temporalidad de agua de mar y contaminación del mar.	Al fuego y alteración de drenajes	A más estrés.
-----------------	---	--------------------------------	--	-----------------------------------	---------------

4. Los manglares de América

En América, hoy en día los manglares se distribuyen a lo largo de dos áreas principales: i) la vertiente del Pacífico, desde el norte de México (30°15'N) hasta el estuario del río Tumbes, en el norte de Perú (30°40'S); y ii) la vertiente atlántica, desde el sur de los Estados Unidos (29°53'N), incluyendo el Golfo de México y el Caribe, hasta el sur de Brasil (25°30'S) (Ellison, 1996; Tomlinson, 2016; Duke, 2017). Se estima que el 70% de los MATS se concentran en el lado atlántico, probablemente debido a la baja actividad tectónica en comparación con la vertiente del Pacífico con mayor inestabilidad geomorfológica y ambientes costeros menos estables (Tomlinson, 2016; Duke, 2017).

La geohistoria de los manglares de América se puede seguir a través de la historia evolutiva de su elemento principal, el género *Rhizophora* (Duke, 2017). Este género apareció durante el Eoceno (50 millones de años (My)) en la vertiente atlántica de América del Norte (Saintilan, 2014; Duke, 2017; Xu et al., 2017). Desde su aparición, *Rhizophora* ha ocupado el mismo nicho ecológico en zonas intermareales tropicales y subtropicales (Saintilan, 2014; Duke, 2017; Xu et al., 2017). Durante el Eoceno, este género colonizó ambas vertientes (Atlántico y Pacífico) de América del Norte, lo que ahora llamamos los Estados Unidos. El enfriamiento a finales del Eoceno causó la migración de *Rhizophora* al sur de América del Norte, donde persistió durante millones de años. La configuración continental de América del Norte durante el Mioceno permitió el aumento en la distribución de las poblaciones de manglares en México y el Caribe. En esta época, los manglares comenzaron a asociarse con el género *Avicennia* (Graham, 1995). Los cambios climáticos que ocurrieron al final del Mioceno llevaron a la diferenciación y especialización de la comunidad de manglares a lo largo de cada ladera del mar, resultado de la formación del istmo panameño a la edad de 3,5 millones de años

(Ellison, et al., 1999; Duke, 2017; Xu, et al., 2017). Los cambios climáticos globales que llevaron a los ciclos glacial-interglaciares del Pleistoceno causaron una reducción del área ocupada por los manglares a lo largo de las costas de las Américas. Durante el Holoceno, las condiciones interglaciares, la estabilidad del nivel del mar y el ciclo hidrológico (en referencia al aumento de las precipitaciones y la escorrentía en los ríos) han creado las condiciones para el establecimiento de las comunidades modernas de manglares (Ellison, 1996; Ellison, et al., 1999; Rull, et al., 1999; Urrego, 2018).

5. El establecimiento de los manglares actuales de América.

El Holoceno se ha caracterizado por una alta variabilidad climática global que, por supuesto, se ha reflejado en los cambios en las comunidades de manglares. Los registros sedimentarios de una amplia variedad de lugares alrededor de la Tierra sugieren que, una gran parte de la variabilidad observada es local (Mayewski, et al., 2004). Sin embargo, los patrones muestran algunos modos básicos de variabilidad que operan a escala de hemisférica a global. En términos de temperatura, el Holoceno se ha caracterizado por una tendencia a largo plazo de temperaturas más altas durante el Holoceno temprano a condiciones más frías hacia el presente (Lambeck et al, 2014). Una variabilidad de mayor frecuencia se ha manifestado en calentamientos o enfriamientos a escalas centenarias, como el Óptimo Climático Romano, alrededor de 2.000 años cal AP, el Clima Óptimo Medieval, de 1.200 años cal AP y la Pequeña Edad de Hielo (1650 a 1850; Figura 2; Mann et al., 2009; Silva-Barroso et al., 2017).

Después del Óptimo climático del Holoceno, la precipitación regional en los trópicos americanos ha seguido un patrón estrechamente asociado con los patrones de insolación, influyendo en el desplazamiento de la ZCIT (Zona de Convergencia Intertropical; Haug et al., 2001). A medida que el Holoceno ha progresado, la insolación estival ha disminuido en el hemisferio norte, mientras que ha aumentado en latitudes meridionales. Mientras que los trópicos del norte de América se han secado progresivamente, el hemisferio sur se ha vuelto progresivamente más húmedo (Correa-Metrio et al., 2010). Otros sistemas, como El Niño-Oscilación del Sur, han causado una

mayor variabilidad de frecuencias en los patrones de precipitación regionales en todo el mundo, introduciendo grandes cantidades de variabilidad en los patrones de precipitación continental (Moy, et al., 2002; Conroy et al., 2008).

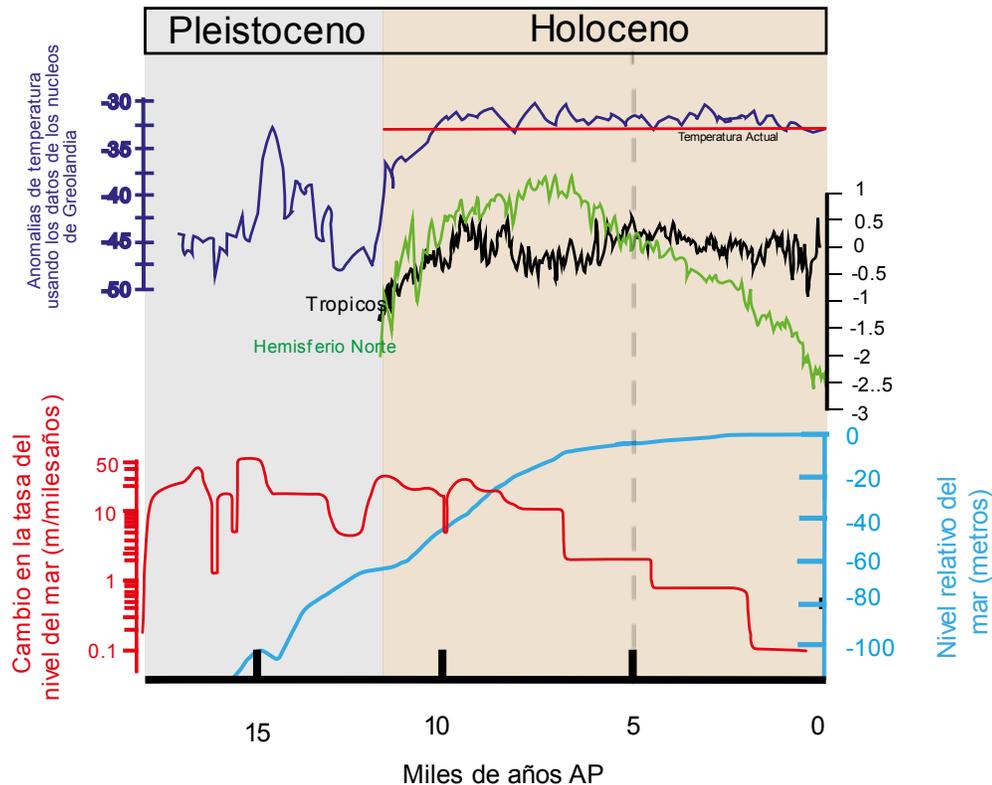


Figura 2. Parte superior, la variación de las temperaturas durante el Holoceno (línea azul marino) donde las condiciones interglaciares se reflejan en el Óptimo Climático del Holoceno (hace 8.000 - 4000 años) y el período Neoglaciario (hace 4000 - 800 años) con el último período de congelación con la Pequeña Edad de Hielo. Tasas más bajas de aumento del nivel del mar (línea roja) y tasas globales de aumento del nivel del mar (línea azul) durante el Holoceno (modificado de Lambeck, et al., 2014).

Otro factor ambiental estrechamente relacionado con la dinámica actual de los manglares que ha mostrado variabilidad a través del Holoceno es el nivel global del mar. Desde el comienzo del Holoceno hace 11000 años, el nivel del mar ha subido unos 60 m. Estos cambios ocurrieron principalmente durante el Holoceno temprano (antes de 6000 años cal AP) y se asociaron principalmente con pulsos masivos de agua de deshielo causados por la transición del último máximo glacial al interglacial actual (Peltier

y Fairbanks, 2006; Lambeck et al, 2014). Este aumento en el nivel del mar no ha sido uniforme, ya que hubo varios pulsos rápidos de agua de deshielo y otros aumentos fueron lentos y progresivos. El primer pulso de agua de deshielo se produjo a partir del 11.500 a 11.000 años cal AP, donde el nivel del mar se elevó aproximadamente 25 metros. Un segundo pulso ocurrió de 8.200 a 7.600 años cal AP, con un aumento de 1 m, y a partir de 6.000 años cal AP, los pulsos de agua de deshielo se detuvieron, causando una baja tasa de aumento del nivel del mar que resultó en un lento aumento gradual (Figura 4; Peltier y Fairbanks, 2006; García-Rodríguez, 2011).

Los patrones de aumento del nivel del mar han sido diferenciales a lo largo de las costas americanas del Pacífico y el Atlántico. La deglaciación causó un aumento del nivel del mar por la contribución de agua dulce a los océanos, pero en el continente americano, por encima de los 40° de latitud norte, la variación en la línea del nivel del mar también fue modificada por el fenómeno de rebote isostático de la corteza continental resultante de la pérdida de masas superficiales de hielo. Así, el aumento del nivel del mar causado por el agua de deshielo no se refleja en algunos lugares, sino que, por el contrario, se observa la migración costera (Ramcharan, 2004; Peltier y Fairbanks, 2006). En general, se ha sugerido que, durante el Holoceno Medio, entre 6 000 y 5 000 años cal AP, la estabilización del aumento del nivel del mar fue el primer factor que permitió el establecimiento de los manglares actuales (Ellison, 1996; Ellison et al., 1999). Sin embargo, los registros de sedimentos muestran que hubo otros factores ambientales (biológicos y abióticos) involucrados en el establecimiento y distribución de los manglares modernos de América, como el máximo térmico del Holoceno y el aumento de las precipitaciones. (Haug et al., 2001).

5.1. Los análisis multi-indicador para establecer edades de aparición de los actuales de manglares en las Américas.

Para el estudio de la geohistoria de los actuales manglares de América, se utilizan análisis paleoambientales, aprovechando la información almacenada en los sedimentos de las lagunas costeras. Estos análisis utilizan la palinología y la geoquímica de sedimentos como herramientas para determinar los cambios ambientales y ecológicos a escala milenaria (Harvell et al., 2002; Malcolm et al., 2006; Cohen et al., 2021). La evidencia palinológica de las secuencias sedimentarias del Holoceno sugiere que la configuración moderna de MATS comenzó a consolidarse alrededor de 7.000 años cal AP (González-García et al., 2009). Sin embargo, se estipula que la temporalidad del establecimiento de manglares modernos es de ~3.000 años cal AP (Lugo y Snedaker, 1974; Ellison et al., 1999; Torrescano e Islebe, 2006; Urrego et al., 2013; Franca et al., 2019), con varias evidencias de asincronía (Figura 3).

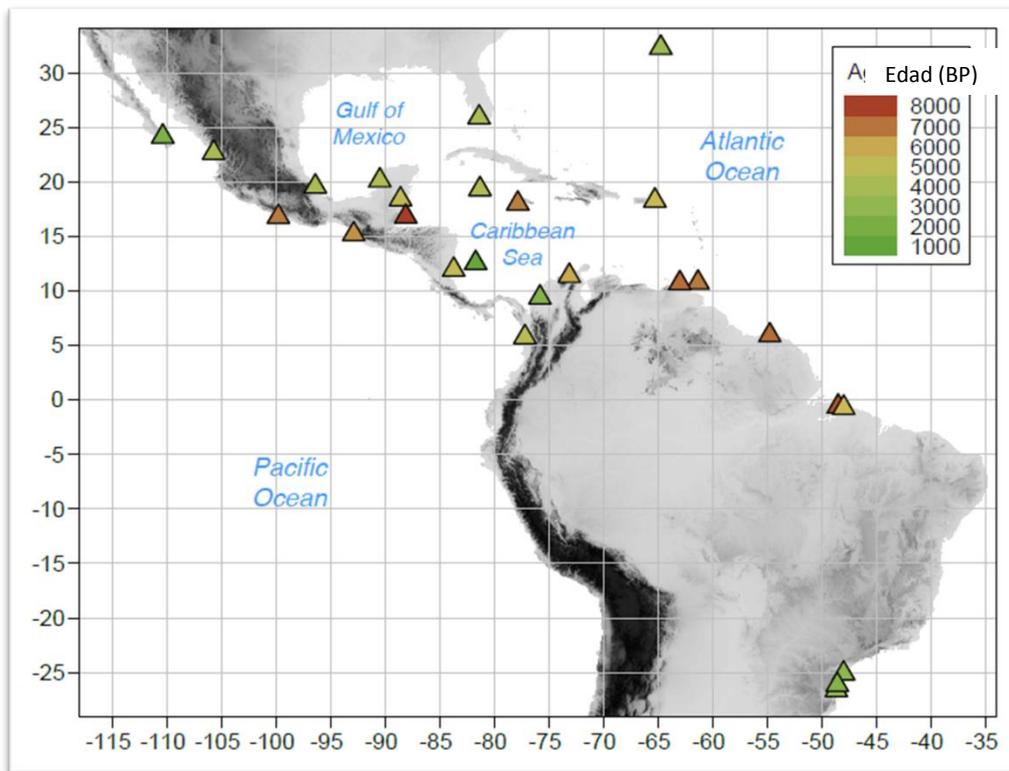


Figura 3. Temporalidad asíncrona del establecimiento de manglares modernos en América entre 3.000 y 8.000 años antes del presente.

En la costa del Pacífico mexicano, los registros palinológicos muestran condiciones climáticas óptimas para la presencia de ecosistemas de manglares desde ~8,000 años cal AP (Sirkin, 1985), pero la variación en el nivel del mar (regresiones y transgresiones) no proporcionó las condiciones adecuadas para un equilibrio entre el

nivel del mar, las tasas de sedimentación y el hidroperíodo. Este equilibrio sólo se alcanzó alrededor de 5,000 años cal AP en la Laguna Mitla en la costa de Guerrero (Ramírez-Herrera et al., 2009; Bianchette et al., 2017) y alrededor de 3.600 años cal AP en Marismas Nacionales, Nayarit (Sirkin, 1985; González-García et al., 2009). En La Encrucijada, Chiapas, una ubicación más al sur del Pacífico mexicano, la evidencia palinológica sugiere que los manglares modernos se establecieron alrededor de 6,200 años cal AP (Joo-Chang et al., 2015). Más al sur, en Tribugá, costa pacífica de Colombia, los análisis palinológicos han estimado que el predominio de los manglares actuales ocurrió desde hace 4.500 años cal AP y persiste hasta el día de hoy, con algunos cambios en la zonificación causados por el hidroperíodo y la escorrentía superficial (Jaramillo y Bayona, 2000).

En Bermudas, ladera oeste del Atlántico Norte, el registro de polen fósil sugiere que los bosques de manglares actuales se establecieron alrededor de 3 000 años cal AP (Ellison, 1996). En lugares más meridionales, en Florida, el registro palinológico indica la presencia de ecosistemas de manglares bien establecidos desde los 3 800 años cal AP, persistiendo hasta el presente (Yao et al., 2015). El establecimiento de ambos ecosistemas fue aparentemente permitido por la estabilización de las tasas de aumento del nivel del mar.

En la costa occidental del Golfo de México (Veracruz, México), el registro palinológico y la geoquímica sedimentaria muestran que los manglares actuales se establecieron alrededor de 3,700 años cal AP, persistiendo hasta la modernidad en la laguna costera de La Mancha (Arellano-Torres et al., 2019; Cordero-Oviedo et al., 2019). El establecimiento de estos bosques modernos también fue aparentemente facilitado por la estabilización del nivel del mar y la dinámica geomórfica local.

A lo largo de la costa del Caribe Mexicano (Península de Yucatán y El Palmar, Quintana Roo), se reporta la aparición de manglares modernos alrededor de los 4,600 años cal AP, cuando las variaciones en el nivel del mar eran mínimas y había una estabilización de las tasas de sedimentación en la región (Islebe y Sánchez, 2002; Torrescano e Islebe, 2006; Aragón Moreno et al., 2011; Gutiérrez-Ayala et al., 2012). Otros registros de la región de Belice, sin embargo, muestran evidencia de la presencia

del ecosistema de manglares desde hace 8 000 años cal AP, que han persistido hasta el día de hoy con sólo unas pocas modificaciones estructurales, evidenciadas por la variación de las especies a lo largo del tiempo, y que fueron producidas por los cambios en el nivel del mar y las precipitaciones (Digerfeld y Hendry, 1987; McKee y Faulkner, 2000; Monacci, et al., 2009). Este trabajo muestra cómo las condiciones de equilibrio entre las condiciones locales, como el hidropériodo, la precipitación y la geomorfología, tienen una mayor influencia en la interacción con los forzamientos regionales (variación climática y aumento del nivel del mar). En el norte de Colombia, La Guajira, en la vertiente del Caribe, hay informes de la presencia de marismas de marea rodeadas de manglares actuales hasta los 5 730 años antes de esa fecha. Estos ecosistemas variaron debido a los cambios en el nivel del mar hasta 3 000 años antes del presente, cuando el aumento del nivel del mar se estabilizó y la comunidad de manglares prosperó. Los cambios en las condiciones climáticas y la geomorfología de manera antrópica causaron que el manglar se extinguiera hace unos 150 años antes del presente, a lo largo del río Ranchería (Urrego, et al., 2013). En el sur del Caribe, Playa Medina, Venezuela, la presencia de manglares modernos se ha reportado desde hace 6 960 años antes del presente. Se trata de comunidades que se han mantenido constantes a lo largo del tiempo, solo con algunas anomalías en su estructura (Rull et al., 1999).

En la vertiente del Atlántico Sur, en el norte de Brasil, se estima que la aparición de manglares modernos ocurrió entre 7 000 y 5 100 años antes del presente (Cohen et al., 2005). Pero como consecuencia de la variación en las tasas de sedimentación, el hidropériodo y la geomorfología, la distribución de los manglares cambió en la región. Procesos que conducen como resultado de la salinización de los suelos y la desaparición de *Rhizophora* y por lo tanto del manglar alrededor de 400 años cal AP (Cohen et al., 2005; Vedel et al., 2006; Franca et al., 2014, 2019).

En algunos casos, las comunidades de manglares han surgido y luego han desaparecido, principalmente debido a cambios en las condiciones locales (geomorfología y patrones de precipitación). En la Laguna Flamenco en Puerto Rico, Mar Caribe, la aparición de manglares ocurrió alrededor de los 5,400 años cal AP, aunque la estabilización del nivel del mar, tanto la geomorfología local como los patrones de

precipitación menores llevaron a la extinción regional del ecosistema a los 4 400 años cal AP (Cohen et al., 2016). En la región de Bluefields Bay, Nicaragua, la evidencia palinológica y sedimentológica muestra que una laguna costera rodeada de manglares actuales desde hace 4.900 años cal AP. Sin embargo, a los ~2.800 años cal AP, la laguna fue alterada por impacto antrópico, causando su saturación por sedimentos terrestres, producto de la escorrentía superficial, causando cambios en la geomorfología y el hidroperíodo. Estos cambios convirtieron el escenario abiótico de una laguna costera a un pantano de agua dulce, y así el manglar desapareció y fue reemplazado por vegetación halófila, que aún persiste (McCloskey et al., 2012).

En resumen, el establecimiento de manglares actuales no ocurrió sincrónicamente en América Tropical y Subtropical. Hay un patrón aparente de fechas de establecimiento más antiguas en regiones cercanas al ecuador (~ 7,000 a 5,100 años cal AP) y una colonización más reciente de regiones más septentrionales (~ 3,000 a 3,800 años cal AP). Estos patrones de establecimiento de manglares modernos no pueden explicarse simplemente por forzamientos regionales (por ejemplo, temperatura, precipitación o nivel del mar), ya que los datos experimentales sugieren que los patrones modernos de establecimiento de manglares son el resultado de una estrecha interacción con los forzamientos locales (geomorfología-hidroperíodo) con el establecimiento de lagunas costeras, lo que resulta en la distribución o extinción de una comunidad de manglares en una región. Por lo tanto, se necesitan más estudios sobre el dinamismo del establecimiento de MATS durante el Holoceno para determinar los desafíos que enfrentan estos ecosistemas a la luz de los cambios ambientales modernos.

6. Conclusiones

Mientras que la presencia de especies de manglares actuales en un área determinada está condicionada por factores regionales como la temperatura, el nivel del mar y las precipitaciones, el establecimiento de comunidades de manglares modernas depende también de las condiciones locales, como el hidroperíodo, la geomorfología y las tasas de sedimentación. En América, los manglares modernos están compuestos principalmente por los géneros *Rhizophora*, *Avicennia*, *Laguncularia* y *Conocarpus*, con una gran riqueza creciente derivada de la presencia de especies asociadas a esta

comunidad que no están realmente adaptadas a las condiciones de la zona intermareal. Pero una vez que las comunidades de manglares se establecen en un solo lugar, los patrones de zonificación de las especies se pueden establecer como resultado de los requisitos fisiológicos particulares de cada especie en respuesta a las condiciones de la zona intermareal. Por lo tanto, dada una secuencia de cambios en la composición y estructura de una comunidad de manglares, es posible inferir la sucesión subyacente de cambios ambientales presentes en el sitio.

El estudio de la evidencia biológica y fisicoquímica en secuencias sedimentarias de lagunas costeras ha ofrecido pistas sustanciales sobre la evolución de estas comunidades a través del Holoceno. En las Américas, numerosos estudios han reportado la evolución ambiental y florística de las lagunas costeras, arrojando luz sobre la historia de los ecosistemas de manglares actuales. El momento del establecimiento moderno de manglares en la región depende del área de estudio, pero generalmente se estima que ocurrió entre 7 000 y 3 100 años cal AP, con comunidades más jóvenes con ubicaciones más al norte.

La evidencia sedimentaria demuestra que mientras que los forzamientos regionales condicionan la presencia de especies de manglares en un área determinada, los forzamientos locales modulan la evolución de estos ecosistemas. Este patrón surge del hecho de que mientras que la presencia de especies está condicionada por restricciones ecofisiológicas asistidas con el clima, los cambios locales en la salinidad del suelo, el hidroperíodo, la influencia de las mareas, entre otros modifican la zonificación espacial de la comunidad. Además, la expansión o reducción en la distribución de los manglares a lo largo del tiempo estará determinada por la geomorfología. En general, las comunidades de manglares son el resultado de una intrincada red de interacciones entre las condiciones regionales y locales que condiciona el establecimiento, la composición y la estructura de la comunidad biológica. Frente al cambio global moderno, el registro fósil tiene mucho potencial para ofrecer una mejor comprensión de la asociación entre los bosques de manglares y la dinámica del entorno que habitan.

CAPITULO 3

Efectos del aumento del nivel del mar a mediados y finales del Holoceno en los manglares de franja del Caribe panameño.

Resumen

A lo largo del Holoceno, las costas tropicales han sido modificadas por un equilibrio fluctuante entre las influencias marinas y continentales representadas por agentes físicos y biológicos. Dos de los factores más importantes implicados en la evolución del litoral han sido el aumento progresivo del nivel del mar y la variabilidad de los climas regionales. El registro geológico proporciona realizaciones perspicaces de la compleja interacción entre estos dos factores, mejorando nuestra comprensión de la evolución de las zonas litorales. Aquí presentamos el registro sedimentario de manglar ubicado en una bahía de Punta Galeta, Caribe panameño. A través de la conjunción de indicadores sedimentarios geoquímicos y biológicos analizados en un núcleo de ~5 200 años de antigüedad, reconstruimos la dinámica ambiental del área durante los últimos cinco milenios. Entre ~5 200 y ~1 800 cal año B.P., el predominio progresivo de los carbonatos en el sedimento y una disminución del polen de manglar indican una creciente influencia marina en el área, con la inundación de la bahía por agua marina que resulta en una migración terrestre de manglares. Desde ~ 1 800 cal año B.P. hasta el presente, los registros de polen y materia orgánica de manglar indican que la vegetación de manglar se recuperó, contribuyendo con una gran proporción de materia orgánica al sedimento. La maduración del bosque de manglares ha dado lugar a un proceso de progradación que compensa entre 4 y 5 metros de aumento del nivel del mar que tuvo lugar a través del Holoceno medio a finales. Este proceso se vio facilitado por la disminución progresiva de las tasas de aumento del nivel del mar y el aumento de las tasas de sedimentación que resultó de una mayor contribución de materia orgánica por parte de la vegetación más vigorosa y posiblemente un aumento de las precipitaciones regionales. Aunque el clima regional aparentemente favoreció la progradación del terreno por parte de la comunidad de manglares, el registro de Punta Galeta demuestra que la evolución de los manglares

marginales a través del Holoceno ha sido impulsada principalmente por el aumento del nivel del mar.

1. Introducción

La dinámica costera regional se define por la fuerza diferencial de las influencias continentales y marinas que actúan sobre un área específica (Bird, 2011). La geomorfología local y el equilibrio entre las influencias continentales y marinas definen la fisonomía y complejidad de los ecosistemas resultantes, que van desde campos de dunas costeras hasta exuberantes bosques de manglares (Alongi, 2020; Ellison, 2004). Estos ecosistemas intermedian el intercambio de materia y energía entre áreas continentales y marinas y definen en gran medida la fisonomía de las costas (Alongi, 2020). Las influencias continentales están representadas principalmente por la entrada de una mezcla de materiales de origen minerogénico y orgánico, transportados principalmente por la lluvia y el viento o producidas in situ. Las influencias marinas, por otro lado, se manifiestan a través de la acción erosiva de las olas y mareas, y el control que el nivel del mar ejerce sobre las propiedades hidráulicas y compositivas de los suelos costeros. A través del Holoceno, estos factores han sido variables, dando como resultado un paisaje costero dinámico donde los ecosistemas han estado en un constante proceso de reconfiguración. Los regímenes regionales de precipitación, y por lo tanto el transporte de sedimentos, han variado en escalas de tiempo desde anuales (por ejemplo, variabilidad interanual del sistema del Pacífico, Conroy et al., 2008) hasta milenarios (por ejemplo, el progresivo desplazamiento meridional de la zona de convergencia intertropical, ITCZ, Haug et al., 2001). El nivel del mar, por otro lado, ha estado aumentando a un ritmo progresivamente más bajo a lo largo del tiempo, alcanzando niveles relativamente estables entre ~ 6 000 y 5 000 años antes del presente. (Lambeck et al., 2014; Toscano y Macintyre, 2003). Por lo tanto, los accidentes geográficos y los ecosistemas modernos son el resultado de una historia evolutiva dinámica altamente dependiente de las condiciones locales.

Los bosques de manglares son probablemente el ecosistema más exuberante establecido en la zona intermareal de las regiones tropicales y subtropicales, en entornos generalmente protegidos de la acción directa de las olas (Lugo y Snedaker, 1974).

Clasificados entre los ecosistemas más productivos del mundo, los manglares ofrecen bienes y servicios como la protección de la costa frente a eventos climáticos extremos, almacenamiento de carbono, refugio para fauna marina y terrestre, entre otros (Ward et al., 2016). Durante los tiempos de eventos transgresores marinos como el Holoceno, su persistencia sobre un lugar determinado depende en gran medida de la entrada de materiales litogénicos y orgánicos que compensan el aumento del nivel del mar. Mientras que el aumento del nivel del mar, los manglares facilitan la acreción del terreno y promueven procesos de progradación, que solo son posibles si se hace un aporte razonable de sedimentos (Woodroffe, 1993). Por lo tanto, la dinámica del Holoceno de los manglares proporciona pistas sobre su respuesta al aumento del nivel del mar, aunque la variabilidad de la entrada de continental puede ser una fuente importante de confusión. En este sentido, el desarrollo de los manglares a lo largo de los entornos costeros caracterizados por la ausencia de grandes afluentes (manglares marginales, Lugo y Snedaker, 1974) ofrece un laboratorio natural para identificar las respuestas de la vegetación al aumento del nivel del mar.

Las comunidades marginales de manglares han prosperado durante mucho tiempo detrás de las crestas de las playas y en las bahías del Caribe (Ellison, 2004). En Panamá, Punta Galeta es un buen ejemplo de un entorno protegido del efecto directo de las olas habitadas por manglares desde al menos 7 000 años antes del presente (Macintyre y Glynn, 1976). La comunidad está compuesta por cuatro especies de manglares (*Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*), cada una adaptada a condiciones específicas de salinidad y régimen hídrico del suelo, a su vez definidas por la geomorfología local y la estructura espacial de la zona intermareal (Ellison, 2004; Lugo y Snedaker, 1974; Sousa et al., 2007). Dada la ausencia de grandes descargas fluviales en el área, la dinámica de los manglares a través del Holoceno probablemente ha estado dominada en gran medida por el aumento del nivel del mar. Reconstruimos la historia ambiental local y regional mediante el análisis de indicadores geoquímicos y biológicos en un núcleo de sedimentos de una bahía. Nuestro objetivo principal es identificar los efectos del aumento progresivo del nivel del mar en la composición y estructura de las comunidades locales de manglares. Mientras que los indicadores geoquímicos proporcionan información sobre el

entorno ambiental, los indicadores palinológicos proporcionan evidencia independiente sobre la dinámica de la vegetación.

2. Área de estudio

Punta Galeta se encuentra en la costa caribeña del centro de Panamá, en el lado oriental del Canal de Panamá. Consiste en una pequeña península rodeada de pequeñas islas (Fig. 1). La roca del basamento regional es parte de la Formación Gatún, una unidad geológica del Mioceno medio y superior compuesta de limo masivo a arenisca fina y toba, rica en fauna de moluscos (Hendy, 2013; Woodring, 1957). La costa regional está cubierta por depósitos de carbonatos marinos que, en el arrecife de coral Galeta, alcanzan profundidades de al menos 14 m (Macintyre y Glynn, 1976) (Fig. 1). Hacia las bahías y detrás de las crestas de las playas, se han desarrollado bosques de manglares y pantanos, produciendo depósitos ricos en materia orgánica. Los pantanos están protegidos de la acción directa de las olas por un arrecife plano que se extiende hacia el mar, con su mayor elevación en el arrecife anterior y una altura decreciente hacia tierra (Kilar y Norris, 1988). El régimen de marea es semidiurno, con un rango diario medio de 33,5 cm y un rango medio anual de 21,3 cm (Cubit et al., 1986). La temperatura media mensual es relativamente constante durante todo el año, con una media anual de 27,2 °C y un rango de temperatura diario de aproximadamente 5 °C. La precipitación media anual es de ~ 2 920 mm, con la estación seca extendiéndose desde enero hasta mediados de abril (Fig. 1). El límite terrestre de los bosques de manglares y pantanos está determinado por terrenos de mayor elevación ocupados por bosques tropicales (Schmidt, 2008). El dosel de los manglares de Punta Galeta está dominado por *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle* (Sousa et al., 2007; Sousa y Mitchell, 1999). Estas especies se distribuyen según la influencia de las mareas, formando zonas de diferente composición de dosel (Sousa et al., 2007). *R. mangle* domina las áreas intermareales bajas, mezclándose con *L. racemosa* a distancias de 10-20 m desde el borde del agua. *A. germinans* está presente en las áreas intermareales medias, creando un dosel que tiene representantes de las tres especies. Además, hay

escasa presencia de *Conocarpus erectus*, que se encuentra principalmente alrededor de las crestas de la playa y la zona de transición de manglar a bosque tropical.

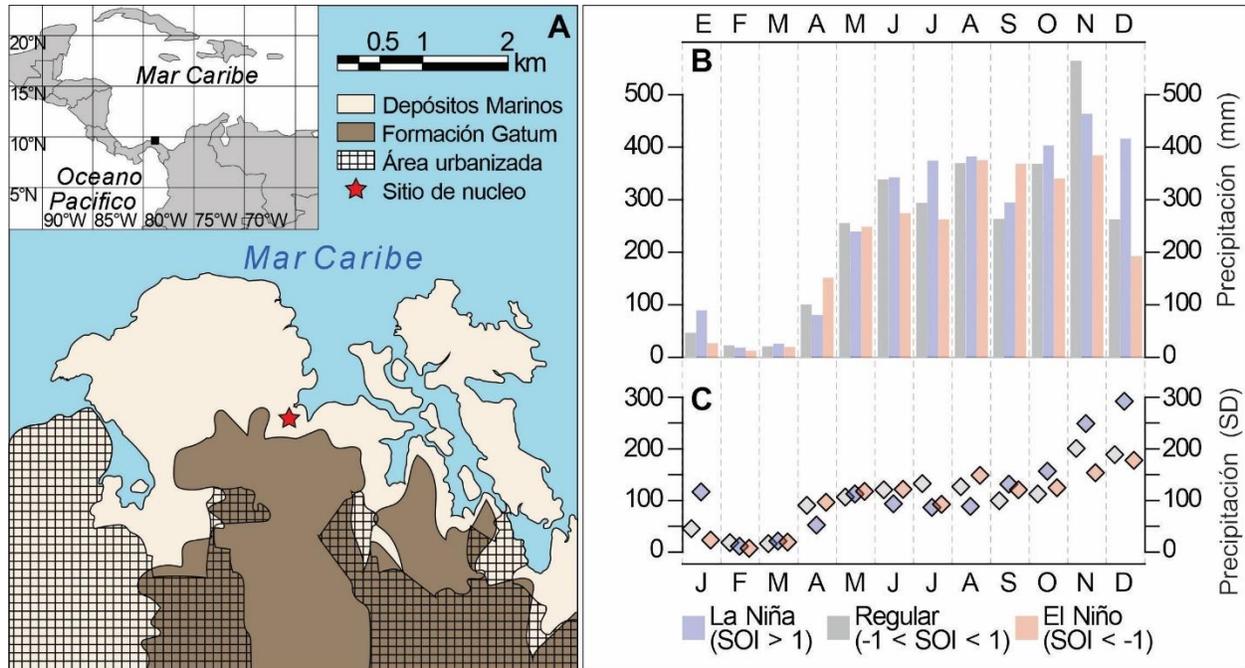


Figura 1. Área de estudio. A. Ubicación del sitio central (estrella roja) y geología de Punta Galeta, Caribe panameño. B y C. Precipitación media mensual y desviación estándar de la precipitación mensual (Datos de la Estación Meteorológica Galeta de 1974 a 2020; Patón, 2019); los meses se clasificaron en El Niño, La Niña y condiciones regulares, según el Índice de Oscilación del Sur (SOI) (Ropelewski y Jones, 1987).

3. Métodos

En octubre de 2018, un núcleo de sedimento de 452 cm de largo (GAL18) fue recuperado de un bosque de manglares en Punta Galeta, Caribe panameño (9.39° N 79.86° W, Fig. 1). El núcleo se recuperó en incrementos de 1 m de largo, utilizando un núcleo de pistón Livingstone modificado (Colinvaux et al., 1999), bajo un bosque de *Avicennia germinans*. Después de la recuperación, el núcleo se ha almacenado a ~ 4 ° C con el objetivo de preservar la evidencia sedimentaria. Los tubos de los núcleos extraídos fueron seccionados longitudinalmente, las secciones centrales fueron fotografiadas y descritos en términos de color, textura y contenido de restos macro. Se tomaron muestras de seis profundidades a lo largo del núcleo para la datación por radiocarbono en materia

orgánica en el Centro ¹⁴CHRONO para el Clima, el Medio Ambiente y la Cronología de la *Universidad de Queen's belfast*. Las fechas de radiocarbono se calibraron utilizando IntCal20 (Reimer et al., 2020), expresadas en años calibrados antes del presente (cal año B.P.), y se interpolaron utilizando Bacom para construir un modelo de edad-profundidad (Blaauw, 2010).

3.1. Análisis geoquímicos

El núcleo fue muestreado a intervalos de 5 cm para análisis geoquímicos, para un total de 88 muestras. Para este propósito, las submuestras de 3 cm³ se secaron al horno y se molieron con un mortero de ágata con pistilo. Las concentraciones de elementos principales y traza se determinaron utilizando un analizador XRF de mano, con tres mediciones repetidas por muestra, y se expresaron en que se expresaron en partes por millón (ppm). Los intervalos de confianza para cada elemento de cada muestra se calcularon utilizando la media y la desviación estándar de las mediciones triplicadas. Solo se incluyeron en análisis adicionales los elementos que mostraron concentraciones estadísticamente diferentes de cero y que mostraron una variabilidad significativa a lo largo del registro. También se analizaron muestras de carbono total (TC), carbono inorgánico total (TIC), nitrógeno total (TN) e isótopos de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en materia orgánica a granel. El carbono y el nitrógeno totales se midieron utilizando un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 CNS. El carbono inorgánico total se determinó mediante acidificación seguida de titulación coulométrica utilizando un dispositivo de preparación AutoMate junto con un coulómetro de CO₂ UIC 5014. El porcentaje de carbono orgánico total se calculó restando las TIC de la TC. Las submuestras para el análisis de isótopos de carbono en materia orgánica a granel se trataron previamente con 2N HCl para eliminar el carbonato y luego se lavaron con agua destilada para eliminar el cloruro, antes de la medición de isótopos. Alrededor de 50 mg de sedimento libre de carbonato se cargaron en cápsulas de muestra de estaño para la medición estable de isótopos de carbono. Se utilizaron muestras no acidificadas para los isótopos de nitrógeno. Los gases de combustión se transportaron en una corriente de helio a través de una interfaz Conflo II a un espectrómetro de masas de relación isotópica

Thermo Electron Delta V Advantage. Los datos de isótopos de carbono y nitrógeno se informan en por mil (‰) y se expresan en notación delta estándar. Los isótopos de carbono orgánico ($\delta^{13}\text{C}$ org) se informan en relación con VPDB y los isótopos de nitrógeno se informan en relación con AIR. Se utilizó un análisis de componentes principales (Jolliffe, 1986) para evaluar las relaciones entre elementos a través de un graficador de correlación. Se utilizaron puntuaciones de muestra en los componentes principales (PC) para resumir la variabilidad total del registro geoquímico a través del tiempo. Se calcularon las relaciones TOC/TN para cada muestra con el objetivo de evaluar las contribuciones relativas de la materia orgánica terrestre y acuática al sedimento (Meyers, 2003).

3.2 Análisis palinológicos

El núcleo se submuestreó cada ~ 8 cm para el análisis de polen para un total de 54 muestras. Las muestras se prepararon utilizando técnicas estándar (Faegri e Iversen, 1989) y se separaron gravimétricamente para concentrar los palinomorfos (Krukowski, 1988). Las muestras se analizaron bajo un microscopio de luz transmitida a aumentos de 400x y 1000x. Los palinomorfos se contaron con el objetivo de una suma de polen de 200 granos, que incluyeron polen de todas las plantas vasculares y esporas de *Acrostichum*, ya que este taxón se considera un componente de la vegetación en las comunidades de manglares (Lee et al., 2017). Los tipos de polen se identificaron al mejor nivel taxonómico posible utilizando colecciones de polen de referencia disponibles y literatura especializada (Bush y Weng, 2007; Roubik y Moreno, 1991; Willard et al., 2001). Todas las abundancias de palinomorfos se transformaron en porcentajes de la suma del polen.

4. Resultados

4.1 Estratigrafía y cronología del núcleo

El núcleo se caracterizó por dos secciones diferenciadas por su textura y la presencia de macrorestos (Fig. 2). La sección inferior, de 452 a 250 cm por debajo del suelo de la laguna (blf), se caracterizó por abundantes conchas de bivalvos y gasterópodos, bajo

contenido de materia orgánica y una textura de sedimento relativamente gruesa dominada por limos y arena. La sección superior, desde los 250 cm por debajo del suelo de la laguna hasta la parte superior del núcleo, se caracterizó por abundantes macrorestos vegetales, alto contenido de materia orgánica y una textura sedimentaria más fina dominada por arcillas y limos (Fig. 2). Las fechas de radiocarbono dieron lugar a un orden estratigráfico, excepto la muestra tomada a 331 cm de por debajo del suelo de la laguna que mostró una inversión de la edad y, por lo tanto, fue excluida del modelo de edad-profundidad (Fig. 2). De acuerdo con el modelo de edad-profundidad, la secuencia de sedimentos GAL18 abarca los últimos ~ 5.200 años (Fig. 2). La velocidad de sedimentación mostró un aumento general hacia el presente, pasando de ~0,05 cm/año de ~452 a 320 cm por debajo del suelo de la laguna, a 0,2 cm/año en la parte superior ~100 cm del registro (Fig. 2).

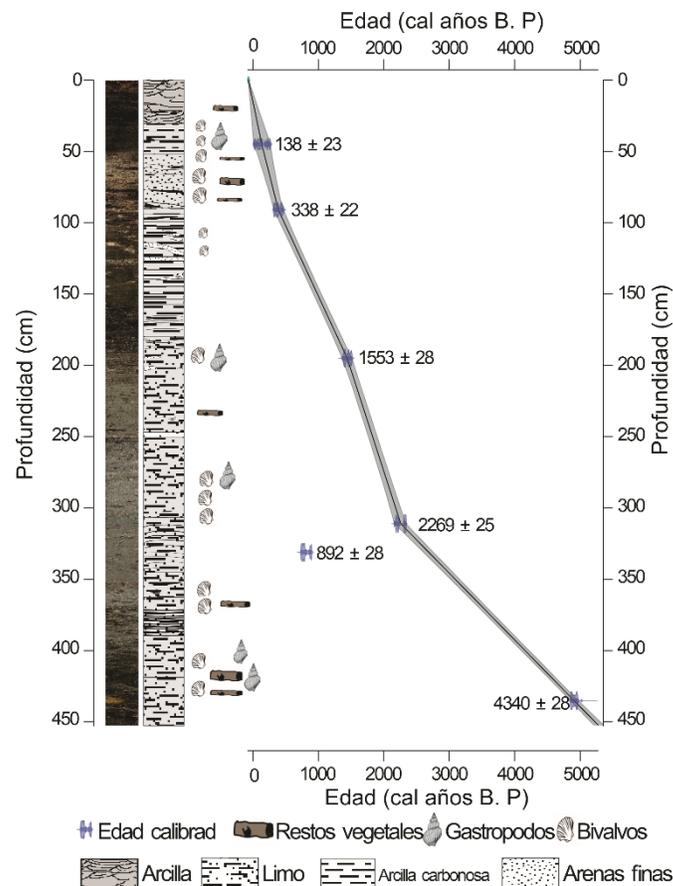


Figura 2. Núcleo GAL18 de los manglares de Punta Galeta, Caribe panameño. De izquierda a derecha, fotografías del núcleo, esquematización de la textura del

sedimento, contenido de macro restos y modelo de profundidad-edad. Las fechas de radiocarbono no calibradas se muestran junto a cada edad calibrada.

4.2 Análisis geoquímicos

Las concentraciones de Ca, Cu, Fe, K, Mo, Mn, Rb, S, Sr, Ti, Zn y Zr, determinadas por el análisis XRF, fueron significativamente diferentes de cero y mostraron una variabilidad significativa a través del registro (Fig. 3). Mo, Cu y Rb se caracterizaron por concentraciones estables desde la parte inferior del registro hasta ~ 500 años cal AP. A partir de entonces, las concentraciones aumentaron, alcanzando un pico alrededor de 200 años cal B.P. (Fig. 3). Fe, S, Ti, Zn y Zr se caracterizaron por concentraciones relativamente bajas y estables desde la parte inferior del registro hasta ~ 2000 años cal AP. Estos elementos mostraron valores más altos y más variables desde ~ 2000 años cal AP. hasta la parte superior del núcleo. El K mostró una tendencia decreciente a largo plazo a lo largo del registro, mientras que Mn se mantuvo estable desde la parte inferior del registro hasta ~ 2000 cal año AP., cuando comenzó a disminuir hacia el presente (Fig. 3). Ca y Sr aumentaron desde la parte inferior del registro a ~ 3200 cal año AP., alcanzando una meseta de concentraciones máximas que duró hasta ~ 2000 cal año AP. y posteriormente disminuyendo hacia el presente.

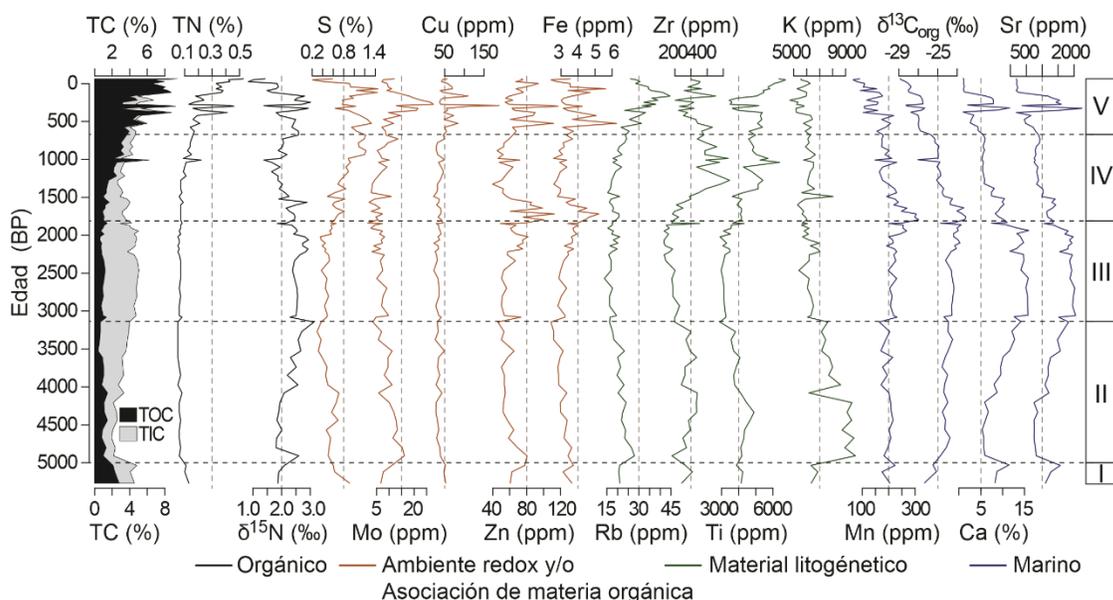


Figura 3. El registro geoquímico del núcleo GAL18 de Punta Galeta, Caribe panameño. Las etapas ambientales I a V, basadas en cambios en las concentraciones de elementos, se muestran en la columna de la derecha. Los indicadores se clasifican según la interpretación del registro.

Tanto el TC como el TN se caracterizaron por concentraciones bajas y estables desde el fondo del núcleo del sedimento hasta ~ 2 000 años cal AP (Fig. 3). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ org fueron relativamente estables (-24.0‰) y menos negativos desde la parte inferior del registro hasta ~2 000 cal año B.P., cuando comenzaron a disminuir, alcanzando sus valores más negativos en la muestra más alta (-29.0‰) (Fig. 3). El $\delta^{15}\text{N}$ se caracterizó por valores alrededor de 2.0‰ entre la parte inferior del registro y ~ 4 000 años cal AP. Los valores aumentaron a ~ 2.5 ‰ entre 4 000 y 1 500 años cal AP., y luego disminuyeron hacia el presente.

En el PCA, más de la mitad de la varianza total del conjunto de datos se asoció con el PC1 (Fig. 4). El modelo de palo roto indica que sólo los dos primeros componentes principales fueron estadísticamente significativos, representando el 51,1% y el 14,9% de la varianza total, respectivamente (Fig. 4). El extremo positivo del PC1 se asocia con Ca, Mn, Sr, TIC, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ org, mientras que el extremo negativo se asoció con Cu, Mo, Rb, S, Ti, TN, TOC y Zr (Fig. 4). El PC2 fue definido principalmente por K y Zr hacia el extremo positivo, y Fe y Zn hacia el extremo negativo.

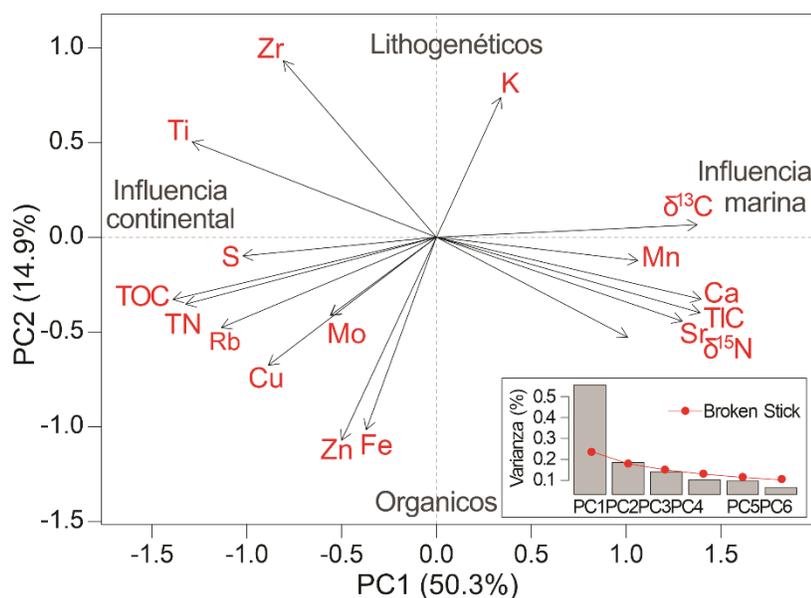


Figura 4. Análisis de componentes principales de concentraciones de elementos en el núcleo GAL18, Caribe panameño.

4.3 Análisis palinológico

Las sumas de polen variaron entre 92 y 781 granos por muestra (media = 260, Q1 = 194 y Q3 = 293). Las muestras en las que la suma de polen estaba por debajo del objetivo de 200 granos eran en su mayoría de menos de 330 cm blf. Los espectros de polen se caracterizaron por 57 morfotipos, 28 y 29 clasificados a nivel de género y familia, respectivamente. Los recuentos de briófitos y pteridofitas variaron de 5 a 65 esporas por muestra (media = 26, Q1 = 14 y Q3 = 30), y fueron representados por las familias Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Aspleniaceae, Cyatheaceae, Polypodiaceae y Pteridaceae. Los taxones más abundantes fueron *Rhizophora* (media 36,4%), *Avicennia* (17,6%), *Achrostichum* (11,7%), *Laguncularia* (6,9%), *Polypodium* (4,7%), *Bombacopsis* (4,5%), Moraceae (4,3%), *Asplenium* (3,3%), Cyatheaceae (2,2%), Urticaceae (2,0%), Poaceae (1,75%) y Arecaceae (Fig. 5).

En los espectros de polen fósil, los manglares fueron representados por *Avicennia*, *Laguncularia* y *Rhizophora*, con apariciones esporádicas de *Conocarpus* (Fig. 5). Las esporas de *Acrostichum* también fueron un componente importante de los recuentos de palinomorfos, con porcentajes más altos antes del año 2 000 años cal AP. Las hierbas y los acuáticos estaban representados principalmente por Urticaceae, *Polygonum*, *Chenopodium* y Amaranthaceae, que estaban mejor representados en muestras de más de ~ 3800 años cal de B.P. (Fig. 5). Otras hierbas como *Ambrosia* y *Polygala* fueron más abundantes entre ~ 3 200 y 1 500 años cal AP., mientras que los últimos 2000 años se caracterizaron por abundancias relativamente altas de Cyperaceae, *Mimosa* y Asteraceae (Figura. 5). Los árboles y arbustos estuvieron presentes a lo largo de todo el registro, aunque sus abundancias fueron mayores entre 3 200 y 1 800 años cal AP. *Alnus* y *Podocarpus* fueron más abundantes en muestras mayores de 3 000 años cal AP.

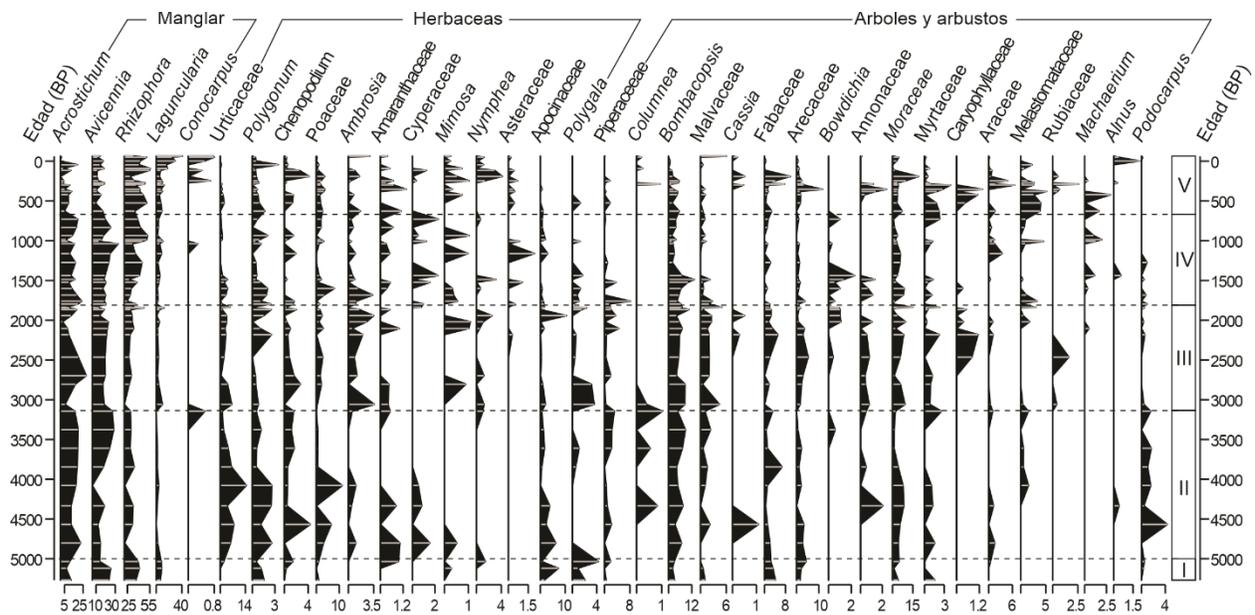


Figura 5. El registro de polen del núcleo GAL18, Punta Galeta, Caribe panameño. Los taxones se agrupan por hábitos de crecimiento (según Marchant et al., 2002), y se organizan de acuerdo con profundidades ponderadas por la abundancia de taxones. Solo se muestran los taxones presentes en cinco o más muestras.

5. Discusión

El núcleo GAL18 abarca los últimos 5,200 años de la historia ambiental de Punta Galeta, Caribe panameño (Fig. 2). Las tasas de sedimentación resultaron muy variables y fueron puntuadas por fechas de radiocarbono, lo que implica que nuestro modelo de profundidad de edad ofrece una aproximación aproximada a la estructura temporal de la historia ambiental del área durante los últimos 5 200 años cal AP. De hecho, las bajas tasas de sedimentación por debajo de 311 cm blf (antes de ~ 2 200 años cal AP.) podrían estar reflejando un hiato deposicional previamente reportado para el área (Schmidt, 2008). Las diferencias en la composición de los sedimentos y las tasas de sedimentación entre la parte inferior y superior del núcleo reflejan cambios concomitantes tanto del entorno deposicional como de las condiciones ambientales regionales. Considerando que los ambientes deposicionales en entornos costeros como Punta Galeta muestran una alta variabilidad espaciotemporal (Woodroffe, 1993), se han reportado cambios en el régimen de precipitación del Holoceno y actividades humanas para la región (por

ejemplo, Correa-Metrio et al., 2016; Piperno et al., 1991; Toth et al., 2015). En los siguientes apartados, primero introducimos la interpretación de los indicadores sedimentarios analizados para el núcleo GAL18 y luego, presentamos una reconstrucción ambiental de la zona.

5.1 Indicadores geoquímicos

La composición de los sedimentos del núcleo GAL18 refleja el equilibrio entre las influencias marinas y continentales, lo que define las fuentes de sedimentos, el transporte y la deposición. La influencia marina se asocia con la deposición de carbonatos de origen biótico y abiótico (Schneider et al., 2006) y en el núcleo GAL18 está representada por altas concentraciones de Ca, Mn, Sr y TIC. La coincidencia de concentraciones más altas de estos elementos con valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ a lo largo del registro (Fig. 3) refuerza la interpretación de su asociación con fuentes marinas ya que el carbono de materia orgánica marina es isotópicamente más pesado (Meyers, 1997). Por lo tanto, las altas concentraciones de Ca, Sr y TIC acompañadas de valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ probablemente se asocian con ambientes de deposición submareal donde precipitan grandes cantidades de carbonatos marinos. Por otro lado, la influencia continental se asocia con la deposición de elementos litogénicos derivados de la erosión de la cuenca de captación (por ejemplo, Rb, Ti y Zr), que las concentraciones son un reflejo directo de la fuerza de los agentes erosivos (Boës et al., 2011; Rothwell y Croudace, 2015). Sin embargo, a medida que aumenta la influencia marina, aumenta la deposición de carbonatos marinos y las concentraciones de elementos litogénicos se reducen por un efecto de dilución causado por las altas concentraciones de Ca y TIC (Löwemark et al., 2011). A través del núcleo, la alta correlación positiva dentro de estos dos grupos de elementos (asociado a carbonatos vs. litogénico) y la correlación negativa entre ellos (Figs. 3 y 4) apunta al equilibrio entre las fuentes de sedimentos continentales y marinos como el mecanismo más importante que definió los procesos de sedimentación en Punta Galeta durante los últimos 5200 años.

La acumulación de materia orgánica en los sedimentos se refleja directamente en las concentraciones de TOC (Meyers, 2003). En el núcleo GAL18, la correlación positiva

entre las concentraciones de TOC, S y Mo (Figs. 3 y 4) indican materia orgánica que se ha acumulado en condiciones poco oxigenadas que inhiben los procesos oxidativos. Bajo un ambiente de deposición reducido, mientras que las concentraciones de Mo aumentan a medida que se vuelve menos móvil (Smedley y Kinniburgh, 2017), la actividad bacteriana favorece la acumulación de S (Goldhaber, 2003). Las altas concentraciones de Fe y Zn generalmente indican disponibilidad de oxígeno (Tribovillard et al., 2006), pero estos elementos también pueden asociarse con la fracción orgánica del sedimento (Dean et al., 1997). Hacia la parte superior de nuestro registro, las concentraciones de Fe y Zn están en fase con las de TOC y Cu (Fig. 3), lo que sugiere que, en nuestro registro, estos elementos se asocian con cambios en la productividad de la materia orgánica. Los picos de estos elementos que caracterizan la parte superior del registro coinciden con disminuciones sustanciales de $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 3), que probablemente se asociaron con la desnitrificación causada por una alta actividad bacteriana en condiciones anóxicas (Hodell y Schelske, 1998).

El PC1 indica que el principal modo de variabilidad ambiental en Punta Galeta durante los últimos 5 200 años cal AP., se ha asociado con el equilibrio deposicional entre sedimentos terrígenos y marinos. Mientras que el extremo negativo del eje refleja una entrada sustancial de materia orgánica y elementos litogénicos (principalmente Rb, Ti y Zr), el extremo positivo está definido por elementos asociados con carbonatos marinos (principalmente Ca, TIC y Sr). La deposición dominante de materiales terrígenos indicados por puntuaciones negativas a lo largo del PC1 probablemente tuvo lugar en ambientes supramareales e intermareales. Por otro lado, la deposición dominante de carbonatos marinos indicada por puntuaciones positivas del PC1 probablemente tuvo lugar en ambientes inter a inframareales. El PC2, por otro lado, indica un modo de variabilidad probablemente asociado con las fuentes dominantes de material terrígeno (litogénico vs. orgánico) y con la disponibilidad de oxígeno en la columna de agua. Considerando que el extremo positivo del PC2 fue definido principalmente por K, Ti y Zr (Fig. 4), todos elementos conservadores litógenos (Boës et al., 2011; Rothwell y Croudace, 2015), el extremo negativo fue definido por Cu, Zn y Fe, que se asocian con materia orgánica y/o con disponibilidad de oxígeno en el ambiente deposicional (Dean et al., 1997; Tribovillard et al., 2006). En el núcleo GAL18, la

asociación de estos elementos con TOC sugiere que el extremo negativo de PC2 está más relacionado con la acumulación de materia orgánica.

5.2 Indicadores biológicos.

Los conjuntos de polen depositados en los sedimentos de Punta Galeta son una mezcla de polen y esporas del bosque de manglar local y bosques tropicales que ocupan las áreas donde las elevaciones más altas resultan en un mejor drenaje del suelo (Fig. 1). Las hierbas crecen en ambos tipos de bosques, contribuyendo con componentes adicionales a los espectros de polen. Dada la topografía regional, no hay grandes afluentes de agua dulce que drenen en el manglar y, por lo tanto, la señal de polen es probablemente local. La deposición atmosférica de taxones transportados por el viento podría ser una fuente adicional de polen, pero tal mecanismo de polinización es raro en los taxones tropicales (Bush y Rivera, 2001). En cualquier caso, en nuestro registro, los taxones polinizados por el viento están representados solo por *Alnus* y *Podocarpus*, que se producen principalmente en abundancias inferiores al 1,5% (Fig. 5).

A través de los últimos 5 200 años cal AP., los taxones más importantes del manglar de Punta Galeta han sido *Avicennia*, *Laguncularia* y *Rhizophora*, coincidiendo con los taxones que dominan el dosel moderno de los manglares locales (Sousa et al., 2007; Sousa y Mitchell, 1999). La aparición esporádica de polen de *Conocarpus* coincide con la representación menor de este taxón en la vegetación moderna (Schmidt, 2008). En contraste, mientras que *Acrostichum* es un componente relativamente menor de los bosques modernos, parece haber sido mejor representado desde la parte inferior del registro hasta ~ 700 años cal AP (Fig. 5). Dada la asociación de este helecho con copas bastante escasas (Medina et al., 1990), es posible que este período de tiempo se caracterizase por un dosel de manglar más escaso. De hecho, de ~5000 a 2000 años cal AP, los porcentajes de *Rhizophora* fueron relativamente bajos (entre ~21 y 32%, Fig. 5), considerando la sobre-representación habitual de estos taxones en los espectros de polen (por ejemplo, Behling et al., 2001; Ramcharan y McAndrews, 2006; Urrego et al., 2009). La coincidencia de porcentajes crecientes de *Rhizophora* y *Laguncularia* a lo largo de los últimos 2 000 años probablemente indica que la vegetación de manglar que ocupa

Galeta hoy es una comunidad relativamente nueva en el contexto de los últimos 5200 años. De 5 200 a 5 000 años cal AP., los porcentajes de *Rhizophora* y *Laguncularia* fueron relativamente altos, aunque las mayores abundancias de *Avicennia* sugieren una comunidad de manglares con una estructura diferente a la actual.

La distribución de los taxones herbáceos a través de planicies de marea bien desarrolladas se refleja en los espectros de polen, proporcionando pistas importantes sobre la evolución geomorfológica del paisaje costero (Behling et al., 2001; González y Dupont, 2009; Urrego et al., 2009). Sin embargo, el espacio relativamente reducido disponible para el desarrollo de manglares en Punta Galeta impide la formación de pantanos y marismas (Sousa et al., 2007). Por lo tanto, la variabilidad mostrada por la vegetación herbácea en nuestro registro probablemente se asocia con perturbaciones locales. Con respecto a los árboles y arbustos, la variabilidad de su registro de polen refleja principalmente el equilibrio entre el manglar y el bosque tropical. La señal palinológica asociada con los taxones de los bosques tropicales, sin embargo, se ve oscurecida por la sobrerrepresentación de los taxones de manglares, especialmente *Rhizophora* (Behling et al., 2001; Urrego et al., 2009), lo que implica que el registro de polen refleja principalmente las condiciones locales.

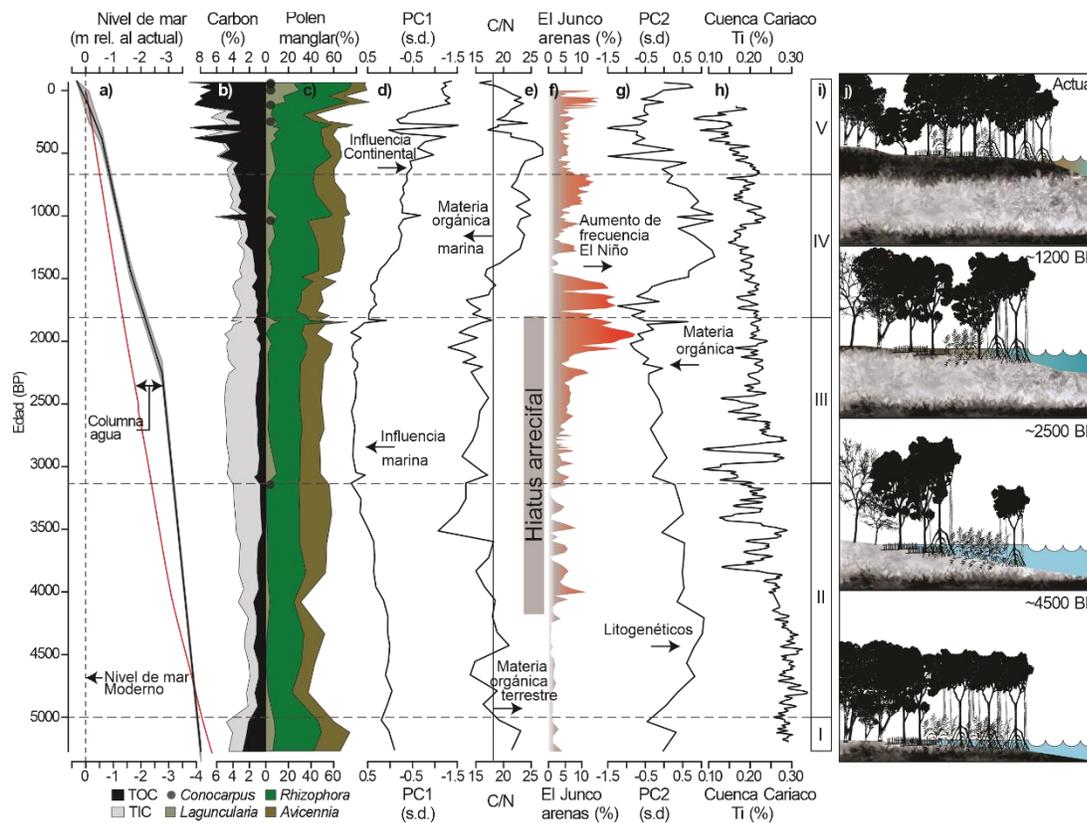


Figura 6. El registro sedimentario de Punta Galeta, Caribe panameño. a) El modelo de edad-profundidad del núcleo GAL18 en el contexto de la curva de aumento del nivel del mar para el Caribe (Toscano y Macintyre, 2003), utilizando una elevación media moderna del sitio de extracción de muestras de 0,3 m s. n. m. (dato de Sousa et al., 2007). b) Concentraciones de carbono orgánico e inorgánico apiladas del núcleo GAL18. c) Porcentajes apilados de Laguncularia, Rhizophora y Avicennia; Apariciones de Conocarpus marcadas por círculos. d) Puntuaciones PC1 del registro geoquímico de núcleos GAL18 (negro) superpuestos sobre el contenido de arena de El Junco (tonos rojos), Islas Galápagos (Conroy et al., 2008). e) Contenido de limo de El Junco (azul), Islas Galápagos (Conroy et al., 2008), e insolación entre enero y abril a 10°N (rojo) (Laskar et al., 2004); la banda gris representa el cierre del crecimiento de los arrecifes de coral reportado para el archipiélago de Las Perlas, Pacífico panameño. f) Relaciones TOC/TN para el núcleo GAL18; el umbral de las relaciones C/N características de las plantas terrestres se indica mediante la línea discontinua (después de Meyers, 2003). g) Etapas ambientales identificadas en el registro sedimentario de Punta Galeta. h) Representación esquemática de la evolución de la vegetación en Punta Galeta.

5.3 Evolución ambiental en Punta Galeta a través de los últimos ~5200 años

Durante los últimos 5200 años cal AP, la variabilidad ambiental de Punta Galeta se ha asociado en gran medida con el proceso transgresor que ha caracterizado los entornos

costeros durante el Holoceno. Por lo tanto, nuestro registro proporciona información sobre la respuesta de la costa al aumento del nivel del mar y el proceso de progradación mediado por la comunidad de manglares. Este patrón de variabilidad se resume en el PCA, con el PC1 representando el equilibrio entre las influencias continentales y marinas en los procesos de deposición, y PC2 indicando la naturaleza dominante de los sedimentos terrigénicos. El registro palinológico, por otro lado, refleja la dinámica de los manglares en respuesta a la dinámica geomorfológica asociada con el aumento del nivel del mar. Basándonos en la evidencia geoquímica y biológica, dividimos la historia del área en cuatro etapas ambientales principales. La etapa I (de 5 200 a 5 000 años cal AP.) representa un ambiente de deposición en condiciones supra a intermareales cubiertas por un bosque de manglar maduro. La etapa II (de ~5 000 a 3 200 años cal AP.) representa un ambiente intermareal sometido a una columna de agua progresivamente más alta. El rápido aumento del nivel del mar condujo a la Etapa III, caracterizada por condiciones inframareales que duraron de ~ 3 200 a 1 800 años cal AP. Desde 1800 cal años B.P. hasta el presente, el sitio de extracción de muestras se caracterizó por un llenado rápido, primero con materiales terrigénicos (Etapa IV, de ~ 1800 a 700 cal años B.P.) seguido de materia orgánica (Etapa V, 700 cal años B.P. a moderno).

Etapa I. (~5200 a 5000 años cal AP.). Durante los primeros 200 años del registro, los porcentajes de polen de manglar por encima del 70%, con una representación equitativa de *Rhizophora*, *Avicennia* y *Laguncularia* (Fig. 6), sugieren una comunidad de manglares bien establecida. El sitio de extracción de muestras estaba probablemente en la parte distal de la costa, que estaba migrando hacia tierra dado el aumento progresivo del nivel del mar que ha caracterizado al Caribe a lo largo del Holoceno (Toscano y Macintyre, 2003). Las altas concentraciones de TOC a lo largo de estos 200 años (Fig. 6) sugieren un sustrato relativamente estable con acumulación de materia orgánica. Los porcentajes de taxones de manglar por encima del 60% (Fig. 6) sugieren que el sitio de extracción de muestras estaba ocupado por un bosque de manglares ubicado hacia el límite superior del rango de marea. Las puntuaciones de las muestras del PC1 indican un entorno de deposición intermareal, mientras que el PC2 indica una alta deposición de

materia orgánica que, de acuerdo con las relaciones C/N superiores a 20, se derivó principalmente de la vegetación terrestre (Meyers, 2003; Rovai et al., 2018).

Etapa II (~5000 a 3500 años cal AP). Una disminución sustancial del polen de manglar a ~ 5000 años cal AP., indica un manglar más escaso. El aumento de las puntuaciones del PC1 indica un aumento progresivo de la influencia marina en la zona (Fig. 6). Las tasas de sedimentación fueron superadas por las tasas de aumento del nivel del mar (Fig. 6), lo que resultó en una inundación progresiva del sitio de extracción de muestras y, por lo tanto, una mayor precipitación de carbonatos marinos. Los bosques de manglares probablemente respondieron a este proceso de aumento del nivel del mar migrando hacia tierra, volviéndose así más escasos en el sitio de extracción de muestras. Las mayores abundancias de *Acrostichum* probablemente se asociaron con el dosel más escaso, ya que este helecho generalmente se asocia con bosques de manglares perturbados (Medina et al., 1990). El PC2 indica que los sedimentos terrigénicos fueron en su mayoría litogénicos, lo que se refleja en la disminución de las concentraciones de TOC. Menos negativo Las relaciones de δ C/N entre 16 y 18, indican una mayor contribución del fitoplancton marino a la materia orgánica (Meyers y Lallier-vergès, 1999; Meyers, 2003). Los valores de TOC son, de hecho, similares a los reportados para los deltas de los ríos (Rovai et al., 2018) donde los sustratos son relativamente inestables. La profundización de la laguna junto con la vegetación más abierta probablemente aumentó el impacto energético de las mareas alrededor del lugar de perforación.

Etapa III (~3500 a 1800 años cal AP.). Los porcentajes de polen de manglar ~ 40% indican que el bosque alrededor del sitio de extracción de muestras todavía era escaso (Figs. 5 y 6). Este período se caracterizó por valores menos negativos δ ¹³C org que indican que la producción de materia orgánica estuvo dominada por fitoplancton marino (Meyers y Lallier-vergès, 1999), y las proporciones C/N por debajo de 15 que son características de los sistemas estuarinas de agua salobre (Rovai et al., 2018). Los valores altos y estables del PC1 indican una fuerte influencia marina caracterizada por una alta concentración de carbonatos, muy probablemente depositados en un ambiente inframarino. Según el PC2, la fracción terrigénica se volvió progresivamente más orgánica, aunque las altas concentraciones de Mn y el aumento de las concentraciones

de Fe y Zn indican una columna de agua bien oxigenada (Tribovillard et al., 2006). Estas puntuaciones negativas del PC2 también están relacionadas con las concentraciones más bajas de litógenos a lo largo del registro, lo que podría estar indicando un clima regional relativamente seco. Se ha reportado una estacionalidad relativamente alta de precipitaciones a través de este intervalo de tiempo para otros lugares en el Caribe colombiano (Vélez et al., 2014) y la isla de Bonaire hacia el norte de la costa de Venezuela (Giry et al., 2012). Según la evidencia de las Islas Galápagos, los eventos de El Niño fueron frecuentes entre ~ 4000 y 1500 años cal AP (Conroy et al., 2008), lo que probablemente aumentó la estacionalidad de precipitaciones en Punta Galeta. Este intervalo de tiempo también se caracterizó por condiciones similares a las de La Niña (Toth et al., 2015), que en Panamá resultan en una mayor variabilidad de precipitación. La conjunción de El Niño y La Niña probablemente se asoció con una mayor estacionalidad, ofreciendo un escenario plausible para la baja deposición de elementos litógenos. Además, la disminución de las puntuaciones del PC2 coincide con un desplazamiento gradual al sur de la ZCIT (Haug et al., 2001), lo que se asociaría con una menor precipitación media anual (Fig. 6). Los porcentajes más altos de *Arecaceae*, *Fabaceae* y *Malvaceae* (Fig. 5) ofrecen más evidencia de una estacionalidad de precipitación relativamente alta. Los porcentajes crecientes de *Ambrosia* sugieren influencia antropogénica, ampliamente documentada para Panamá Central a través de este intervalo de tiempo (Cooke y Ranere, 1992; Piperno, 2006; Piperno et al., 1991), podrían haber actuado como una fuente adicional de presión sobre la vegetación. La evidencia sugiere que, durante esta etapa, la columna de agua en Punta Galeta alcanzó sus niveles máximos durante los últimos ~ 5 200 años cal AP, dejando el sitio de extracción de muestras en la zona submareal. Estas condiciones indican que el aumento de las tasas del nivel del mar excedió las tasas de acreción que disminuyeron debido a la baja entrada de sedimentos de la erosión pluvial.

Etapa IV (~1800 a 700 cal año B.P.). El aumento de los porcentajes de taxones de manglar y las concentraciones de TOC indican una recuperación de la vegetación de manglar acompañada de una tendencia monótona de acumulación de carbono orgánico en el suelo (Figs. 5 y 6). La tendencia creciente de las puntuaciones del PC1 sugiere un aumento progresivo de la influencia terrestre (Fig. 6). Las concentraciones más altas de

elementos litogénicos resumidas por las crecientes puntuaciones del PC2 indican un repunte de la disponibilidad de humedad, lo que podría estar asociado con mayores tasas de sedimentación. A pesar de que los eventos de El Niño todavía eran frecuentes (Moy et al., 2002; Conroy et al., 2008), el cambio en el hidroclima probablemente resultó de dos factores principales, ambos asociados con una menor estacionalidad: i) la terminación de las condiciones similares a La Niña (Fig. 6) (Toth et al., 2015), y ii) una disminución de la estacionalidad de insolación impulsada por el aumento de la insolación a través de las polillas de mayor déficit de humedad (enero a abril, Figs. 1 y 6). Esta tendencia hacia condiciones más húmedas también se ha reportado para las Islas Galápagos (Conroy et al., 2008), destacando la importancia del sistema del Pacífico en la modulación de los patrones de disponibilidad de humedad de Panamá Central (Correa-Metrio et al., 2016). Las tasas de sedimentación aumentaron sobre la tasa de aumento del nivel del mar, disminuyendo la profundidad de la columna de agua, dejando el sitio de extracción de muestras en la zona intermareal. La etapa representa una progradación hacia el mar del terreno facilitada por el aumento de las tasas de sedimentación, a su vez asociada con un mayor aporte terrigénico de sedimentos y un manglar más vigoroso.

Etapa V (~700 años cal AP hasta el presente). La vegetación de manglar, aunque esta etapa, se caracterizó por porcentajes crecientes de *Laguncularia* (Fig. 6). Este taxón en Galeta representa la transición entre el frente de agua dominado por *Rhizophora* y los rodales de *Avicennia* que dominan las áreas intermareales superiores (Sousa et al., 2007). Esta etapa probablemente corresponde al establecimiento del bosque de manglares moderno con una zonificación de taxones bien desarrollada. Mientras que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y C/N sugieren que la materia orgánica es aportada principalmente por plantas terrestres (Meyers, 2003), estos últimos valores son característicos de los bosques de manglares ubicados en entornos de carbonato (Rovai et al., 2018). La vegetación regional resultó enriquecida con Annonaceae, Araceae, Moraceae, *Machaerium* y Rubiaceae, lo que sugiere un bosque más diverso. Aunque muy variables, las puntuaciones del PC1 alcanzan sus valores más bajos indicando una alta influencia terrestre, que, según el PC2, consiste principalmente en materia orgánica (Fig. 6). Hacia la parte alta de la etapa, se equilibran las tasas de aumento del nivel del mar para el

Caribe y las tasas de sedimentación en Punta Galeta, coincidiendo con la mayor acumulación de carbono orgánico en el suelo (Fig. 6).

6. Conclusiones

El desarrollo de las comunidades de manglares es el resultado de una intrincada red de interacciones entre factores locales y regionales. En el Caribe panameño, el nivel del mar ha definido las líneas de base para la erosión y la deposición, mientras que la precipitación regional se ha relacionado con el aporte sedimentario y el vigor de la vegetación. La interacción entre estos dos factores principales define la acumulación de sedimentos y la acreción del suelo, así como la salinidad del sustrato, todos ellos a su vez asociados con la composición y estructura de la vegetación. El registro sedimentario de Punta Galeta demuestra que el aumento monótono del nivel del mar del Caribe ha desempeñado un papel importante en la definición del establecimiento de manglares marginales en el área. Según la evidencia geoquímica, más de la mitad de la variabilidad ambiental local (50,3% de la varianza reflejada en el PC1) ha estado directamente relacionada con los procesos de deposición, lo que refleja el equilibrio entre las influencias marinas y terrestres. El equilibrio entre estas dos fuentes de variabilidad definió la distribución espaciotemporal de la comunidad de manglares, que dé ~5200 a 1800 años cal AP emigró hacia tierra, y desde 1800 años cal AP hasta el presente han llevado a una progradación del terreno hacia el mar. El PC2 refleja un modo secundario de variabilidad ambiental en la composición principal de la fracción terrígenica de los sedimentos probablemente asociada con la variabilidad de la precipitación. A lo largo de los últimos 5 200 años cal AP, ha habido una tendencia hacia concentraciones más bajas de elementos conservadores litogénicos, lo que indica una tendencia hacia condiciones más secas y coincide con el desplazamiento hacia el sur de la zona de convergencia intertropical (Haug et al., 2001). Más importante, sin embargo, ha sido la variabilidad relacionada con el sistema ENSO, con una alta frecuencia de El Niño asociada con una alta variabilidad de precipitación. En general, el establecimiento y la prosperidad de los bosques de manglares ha sido el resultado del equilibrio entre las tasas de aumento del nivel marino y las tasas de acreción del suelo. Los manglares bien establecidos

coincidieron con la mayor acumulación de TOC, destacando la importancia de la vegetación de manglar para mantener las reservas de carbono del suelo.

CAPÍTULO 4

Establecimiento y evolución del manglar moderno de La Mancha, Veracruz, México.

Resumen

El estudio de registros sedimentarios contenidos en lagunas costeras ofrece elementos que permiten comprender la geohistoria de los ecosistemas de manglar en el contexto de la evolución natural del ecosistema. En este trabajo se reconstruye las dinámicas de la vegetación y de la cuenca de la mancha, para conocer el papel de los forzamientos en el establecimiento y distribución del manglar en la Mancha, Veracruz en las costas del Golfo de México. La reconstrucción se basa en el núcleo sedimentario MA 15 de 360 cm de profundidad, que corresponde a ~6 500 años cal AP. Para cumplir con los objetivos se realiza un análisis palinológico y un análisis de geoquímica multielemental. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que la comunidad moderna de manglar en la Mancha se establece a los 3 700 años cal AP. Y que el forzamiento local tuvo mayor influencia en la distribución y establecimiento de la actual comunidad, estos forzamientos fueron el hidroperíodo, la geomorfología y la tasa de sedimentación. Concluyendo que, aunque durante el Holoceno tardío, el aumento del nivel del mar y las precipitaciones son los forzamientos regionales que afectan la distribución de las comunidades de manglares. Los registros de este trabajo muestran que es muy importante la interacción con los forzamientos locales ya que al parecer tienen un mayor impacto en la dinámica de establecimiento y distribución de los actuales manglares.

1. Introducción

La evidencia geohistórica almacenada en los sedimentos de lagos y lagunas sirve como insumo para reconstruir la historia de los ecosistemas aledaños. En el caso de las lagunas costeras, un análisis paleoambiental permite considerar una escala temporal milenaria, el analizar de la respuesta de los manglares a cambios en el nivel del mar, la

salinidad, el aporte de agua dulce, entre otros (Lucas, 2007; Ruddimann, 2008, Jones et al., 2009; Ruiz-Fernández, 2018). Estos cambios pueden estar vinculados a factores globales y/o regionales, como el cambio climático y a disturbios antropogénicos, estos últimos reconocidos como las principales amenazas modernas para los ecosistemas costeros (Tomlimson, 2016; Duke, 2017, Urrego, 2018; Urrego et al., 2018).

La distribución actual de la vegetación de manglar depende de la morfología y la exposición de la línea de costa (Lugo et al., 1974; Giri et al., 2011; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Tomlimson, 2016; Duke, 2017). Las especies que conforman las comunidades de manglar se han adaptado a diferentes grados de salinidad y condiciones ambientales específicas. Estos ecosistemas por lo general se presentan en lagunas en proceso de azolvamiento sedimentario o de maduración del margen litoral (Álvarez-Arellano y Gaitán, 1994). A través del Holoceno, la precipitación y el nivel del mar han mostrado una amplia variabilidad (Rull, 1998; Haug et al., 2001; Toscano y Macintyre, 2003), misma que se ha reflejado en las dinámicas de las comunidades de manglar en todo el mundo (Joo-Chang et al., 2015; Urrego et al., 2018). Se considera que durante el Holoceno tardío se presenta una estabilización en las condiciones climáticas globales y oceanográficas parecidas a las actuales que permitieron el establecimiento y distribución de los manglares en el presente (Chisholm y Blake, 2006; Joo-Chang et al., 2015; Saintilan, 2020). Sin embargo, hay investigaciones que suponen que esta variación climática fue temporalmente discrepante entre el Golfo de México y el Caribe, postulando que el Golfo de México se enfrió con una anterioridad de al menos 1000 años (Marcott et al., 2013; Toth y Aronson; 2019). Por lo tanto, es posible suponer que no hubo una sincronía del establecimiento de los manglares en América del Norte. En este contexto, esta investigación analiza un núcleo sedimentario en la laguna de La Mancha, Veracruz-México, con el objetivo de conocer el tiempo de establecimiento del manglar e interpretar los forzamientos regionales y locales afectaron su establecimiento y distribución hasta la actualidad.

2. Área de estudio.

La laguna costera de La Mancha se localiza en la planicie costera central del estado de Veracruz (Figura, 1), en el Golfo de México ($19^{\circ}34'-19^{\circ}36'$ N y $96^{\circ}22'-96^{\circ}24'$ W). Posee una boca estuarina efímera al norte (Lankford, 1977), un estrechamiento en la parte central, separado parcialmente la laguna en zona norte y sur. La Mancha es una laguna costera de trampa de post-barra y post-acantilado; salobre y poco profunda, con un largo de 1 km en su eje máximo (Hernández-Trejo et al., 2006; INEGI, 2015). Actualmente el aporte dominante de agua dulce es por el sur, principalmente del arroyo Caño Gallegos y corrientes intermitentes del lado oeste por arroyo El Coyolito (Figuroa et al., 1984; INEGI, 2015). La productividad de la laguna se eleva cuando está cerrada y representan condiciones autotróficas (Segura, 2003). El aporte de agua marina a la laguna se da a través de la boca en su parte noreste. De manera cíclica, la boca estuarina se abre en época de lluvias y se cierra durante la época de nortes. Además de la apertura natural de la barra arenosa, en ocasiones, los pescadores locales escarban un canal angosto en ella para abrirla. Esto con el fin de evitar la muerte de ostiones y peces al disminuir la concentración de oxígeno en el interior (Lara-Domínguez et al., 2006).

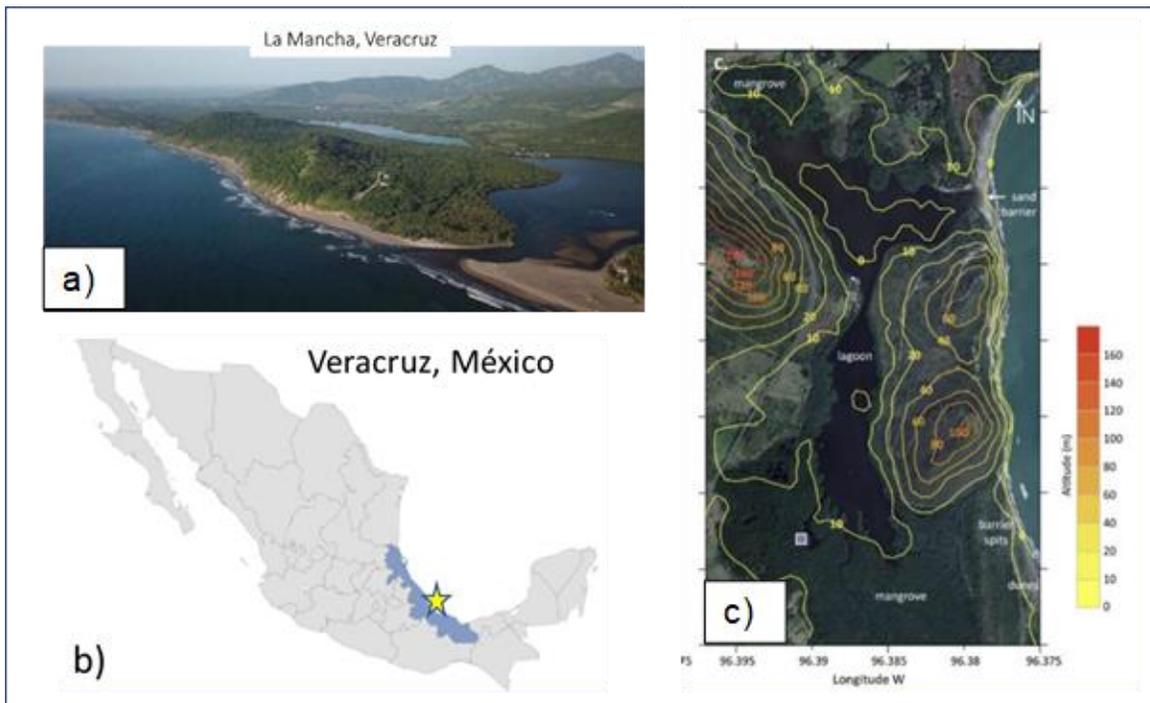


Figura 1.- Laguna de La Mancha, Veracruz. A) Panorámica de la Laguna. B) Localización de la laguna de La Mancha. C) Mapa topográfico de la laguna.

Geológicamente la laguna de La Mancha se encuentra sobre el macizo volcánico de Palma Sola, con una edad de 17 millones de años, (Robin, 1982; Negendak et al., 1985). Los sedimentos en la laguna de La Mancha son predominantemente limo-arcillas, con excepción del área cercana a la desembocadura donde son limo-arenosos, y en la boca o desembocadura está constituida por sedimentos de arenas finas (Figura 2, Geissert, 2006). La laguna de La Mancha pertenece a la unidad geomorfológica general de Planicie Baja acumulativa (García-Gil, 2006). Las formas de relieve presentes en la zona son el resultado de la acción combinada de fuerzas endógenas (vulcanismo y tectonismo) y exógenas (relacionadas con el clima y la hidrografía; Negendak et al., 1985; Robin, 1982).

El clima es tropical, estacionalmente húmedo, de acuerdo con la clasificación de Köppen-Geiger, es del tipo Aw (García, 1988). La temperatura media anual es de 25.8 °C, con una media de 21.8 °C. La precipitación media anual es de 1222.5 mm y la evaporación potencial anual es de 1543.1 mm, lo cual es superior a la precipitación media. En esta región se distinguen tres estaciones bien diferenciadas en el año: lluvias (de junio a octubre), secas (de noviembre a mayo) y Norte o frentes fríos (de finales de septiembre a marzo). (Moreno-Casasola, 2006). Rico-Gray (1979), determina que el manglar de la Mancha es fisionómicamente a un manglar de cuenca, según la terminología propuesta por Lugo y Snedaker (1974). Está integrado por comunidades de: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, y *Conocarpus erectus* (Castillo Campos et al., 2002; Novelo-Retana, 1978). *R. mangle* bordea la laguna y está presente en los bosques mixtos, al sur de ésta, cubriendo el 10% de todo el manglar. Tierra adentro, se desarrollan bosques de *A. germinans* en planicies lodosas de mayor salinidad y bosques mixtos de *A. germinans*, *R. mangle* y *L. racemosa*, en zonas con menor influencia de agua salina. *A. germinans* y *L. racemosa* cubren el 66 y 22%, respectivamente, del bosque de mangle. *C. erectus* ocupa los suelos más elevados en la zona de transición entre el manglar y la selva baja caducifolia (Hernández-Trejo, 2009; Moreno-Casasola y Infante-Mata, 2009; Infante-Mata et al, 2014).

3. Material y métodos

En el año de 2018 se extrajo un núcleo de sedimentos en área de la Laguna de la Mancha, nombrado Man 15, entre las coordenadas 19.58 "N y 93.38" W, a 5 Km de la Estación biológica el Morro, en estado de Veracruz, México (Figura 1). Para la extracción se usó un nucleador de pistón Livingstone modificado. El modelo de edad para la secuencia del núcleo Man 15 se desarrolla usando programa Bacon para establecer las tasas de depósito y la incertidumbre de la edad. Se utilizan seis fechados basados en radiocarbono (^{14}C), determinadas a través del método de espectrometría de aceleración de masas (AMS, por sus siglas en inglés) en la Universidad de Florida. Los fechamientos de radiocarbono son calibrados con la curva de IntCal13 (Reimer et al., 2020). Se elabora con un modelo lineal de edad contra profundidad (Bacon), con base en estadística Bayesiana en el Software R (Blaauw y Cristen, 2011).

3.1 Análisis Geoquímico de Florescencia de Rayos X (FRX) y análisis de isotopos de C y N.

El núcleo Man15 se secciono cada 5 centímetros (cm) describiendo sus características litológicas. Se extrajo 1 cm^3 de sedimento para deshidratarlo a 40°C y posteriormente pulverizarlo en un mortero de ágata, hasta obtener una textura de limo-arcilla. De las muestras se identificaron las concentraciones de los elementos principales y traza, utilizando un analizador de fluorescencia de Rayos X Thermo Scientific, modelo NITON FXL 950, Centro Geociencias Juriquilla, UNAM. Las mediciones se realizaron en tres repeticiones con un lapso de 90 segundos y se expresan en partes por millón (ppm). Los intervalos de confianza por elemento y por muestra se calcularon utilizando la media y la desviación estándar con base en las tres repeticiones. Sólo los elementos que mostraron concentraciones estadísticamente diferentes a cero y que mostraron una variabilidad significativa a pesar del registro se incluyeron en análisis posteriores. También se analizaron muestras de carbono total (TC), carbono inorgánico total (TIC), nitrógeno total (TN) y proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno en materia orgánica a general. El

carbono y el nitrógeno totales se midieron utilizando un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 CNS. El carbono inorgánico total se determinó por acidificación seguida de titulación coulométrica utilizando un dispositivo de preparación AutoMate junto con un coulómetro UIC 5014 CO₂. El porcentaje de carbono orgánico total se calculó por resta de TIC de TC.

Las submuestras para el análisis de isótopos de carbono en materia orgánica a granel se trataron con HCl 2N para eliminar el carbonato y luego se lavaron con agua destilada para eliminar el cloruro. Alrededor de 50 mg de sedimento libre de carbonato se montaron en cápsulas de muestra de estaño para medir los isótopos de carbono y se colocaron en un carrusel autoapareado de 50 posiciones en el analizador elemental. Se utilizaron muestras no-acidificadas para isótopos de nitrógeno. Los gases de combustión se transportaron en una corriente de helio a través de una interfaz Conflo II a un espectrómetro de masas de relación isotópica Thermo Electron DeltaV Advantage. Los datos de isótopos de carbono y nitrógeno se reportan por mil (‰) y se expresan en notación delta estándar. Los isótopos de carbono se reportan en relación con VPDB y los isótopos de nitrógeno se reportan en relación con AIR. El conjunto de datos geoquímicos fue sometido a un análisis de componentes principales (Jolliffe, 1986), con el objetivo de evaluar las relaciones entre los elementos a través de un graficador de dos ejes de correlación. Las puntuaciones de la muestra a través de los componentes principales (PC) se utilizaron para resumir la variabilidad total del registro geoquímico a través del tiempo. Se calcularon las relaciones TOC/TN por muestra con el objetivo de discernir las fuentes terrestres y de materia orgánica acuática (Meyers 2003).

3.2 Análisis Palinológico.

El núcleo se submuestra cada 10 cm para el análisis de polen para un total de 49 muestras. Las muestras se prepararon mediante técnicas estándar (Faegri e Iversen, 1989) y se separaron gravimétricamente para concentrar los palinomorfos (Krukowski, 1988). Las muestras se analizaron bajo microscopio de luz transmitido a aumentos de 400x y 1000x. Los palinomorfos fueron contados apuntando a una suma de polen de 300 granos que incluían todas las plantas vasculares y esporas de *helechos*, ya que estos

se considera un componente genuino de la vegetación en las comunidades de manglares (Infante-Mata et al., 2014; Lee et al., 2017). Los tipos de polen se identificaron al mejor nivel posible sobre la base del material de referencia disponible en el laboratorio, así como de la literatura especializada (Roubik y Moreno 1991; Graham, 1999; Willard et al., 2001; Willard et al., 2004; Bush y Weng, 2007). Todas las abundancias de palinomorfos fueron transformadas como porcentaje de la suma del polen.

3.3. Análisis Estadístico.

Los datos obtenidos a partir del análisis geoquímico, isotópico y palinológico son sometidos a análisis de condensación de variables multidimensional, para observar la relación y comportamiento de las variables bióticas (polen) y abióticas (análisis geoquímicos e isotópicos) en los diferentes escenarios (niveles estratigráficos) de Man 15. Para este fin se desarrolla un análisis de componentes principales (PCA), para obtener un gráfico en plano bidimensional, donde se agrupan las variables asociadas a un vector de acuerdo con la corrección existente entre ellos (Jolliffe, 2002;). Todos los análisis estadísticos se realizan con el software R-project, v.3.3.1 (RcoreTeam, 2016) y Microsoft Excel, 2013. Para este análisis se utilizará los escenarios que contengan el mayor porcentaje de varianza, que expliquen el modelo multidimensional, según el modelo de la vara partica (Broken stick; Jolliffe, 2002).

4. Resultados

4.1 Modelo de Edad-Profundidad.

El núcleo tiene un registro sedimentario de 363 cm de profundidad y corresponde a ~6500 años cal AP (Figura 2). El núcleo litológicamente presenta tres secciones distintivas. La primera sección de 363 a los 229 cm se caracteriza por estratos laminados de arenas finas con pocos restos de conchas fósiles. La segunda sección de los 230 a los 150 cm, se caracteriza por poca abundancia de materia orgánica, el tamaño de los sedimentos es más de granulometría de arenas finas con limos y gran abundancia de

conchas de moluscos y bivalvos (Figura, 2). La tercera sección que abarca de los 150 a 0 cm como una secuencia de estratos laminados con abundante materia orgánica y sedimentos de tamaño arcillosos-limosos, presentan a lo largo de la sección restos vegetales en descomposición y esporádicamente restos de invertebrados.

4.2 Análisis geoquímicos

Los elementos trazan Ca, Cu, Cr, Fe, K, Mo, Mn, Rb, S, Sr, Ti, V, Zn y Zr resultaron con valores superiores a cero y mostraron una variabilidad significativa a través del núcleo sedimentario (Figura, 3). Las concentraciones de Fe y Zn se caracterizan por un aumento en la parte inferior del registro hasta los ~3 500 años cal AP donde existe un incremento repentino y se mantiene sus valores máximos hasta los ~2 000 años cal AP donde comienza su disminución hasta los 400 años cal AP cuando se eleva las concentraciones y se mantienen hasta el reciente (Figura, 3). El Cr y V tienen también un crecimiento gradual de la base del núcleo hasta los 3 500 años cal AP donde existe un elevado crecimiento entre 150 y 200 partes por millón (ppm), valores que se mantienen hasta la actualidad (Figura, 3). El Cu tiene un comportamiento constante a través de todo el núcleo en valores 30 ppm, solo tiene una meseta de crecimiento que comienza a los 3 800, al llegar su máximo en los ~3 200 y ~3 000 años cal AP disminuye hasta los 2 500 años cal AP, donde se mantiene oscilantemente constante en valores 30 ppm. El Mo tiene concentraciones bajas (10 ppm) y constantes hasta los 3 500 a los 3 000 años cal AP, con el pico de 25 ppm a los 3 200 años cal AP., continua con una disminución hasta 2000 donde se pierde su registro y aparecen de nuevo sus concentraciones bajas de 5 ppm a los ~400 años cal AP al reciente (Figura, 3). El S tiene un comportamiento constante de 1000 ppm en la parte inferior del núcleo, a partir de los ~5 000 años cal AP una disminución a 600 ppm de 200 años, se mantiene constante hasta los ~4 000 años cal AP donde comienza aumentar, teniendo una meseta de los 3 600 a los 3 400 años cal AP donde disminuye paulatinamente hasta los 200 ppm hasta la actualidad, solo que presenta un periodo de aumento que duro 2 000 a 1 500 años cal AP (Figura, 3). El Rb (40 ppm) y el Zr (140 ppm) tienen concentraciones constantes al largo del núcleo sedimentario, solo presentaron un aumento progresivo 3 400 a los 2 100 años cal AP, a

los 2 000 años cal AP que disminuyeron drásticamente a valores de 40 y 80 respectivamente, y a partir de los ~1 800 años cal AP tienen un aumento progresivo hasta el presente (Figura, 3). El Ti tiene un comportamiento constante (4000 ppm) por debajo de su media hasta los 3 500 años cal AP donde cambio drástico a valores de 5500 a 6000 ppm hasta el presente. El Ca, Mn y Sr tiene un comportamiento inverso al Ti, donde tienen concentraciones constantes mayores a la media (6, 400 300 ppm respectivamente) hasta los 3 800 años cal AP, que presentan un aumento de concentraciones y posteriormente de los 3 500 años disminuyen drásticamente a valores muy bajos 0, <100 y <100 respectivamente) hasta el presente (Figura, 3). El K tiene valores constantes por encima de la media (12000 ppm) hasta los 5300 años cal AP, donde comienza una disminución del elemento hasta los 3 500 años cal AP y de ahí tiene fluctuaciones de aumento y disminución en las concentraciones (Figura, 3).

Las concentraciones de TC y TN se caracterizaron por concentraciones bajas (<1 ppm) y estables desde la parte basal del núcleo hasta los 2 000 años cal AP (Figura 3). Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ fueron relativamente estables (-25) desde la parte inferior del registro hasta ~3 000 años cal AP, cuando comenzaron a aumentar, alcanzando sus valores más positivos y después de los ~2 000 años cal AP, que disminuyen a valores negativos hasta el presente. El $\delta^{15}\text{N}$ se caracterizó por valores por debajo de 1 entre la parte inferior del registro hasta los ~ 2 000 años cal AP, donde aumenta a valores de 3 y después de los ~1500 años cal AP vuelve a disminuir a valores de 1, hasta el presente (Figura 3).

En el PCA, más de la mitad de la varianza total del conjunto de datos resultó asociada con el PC1 (Figura, 4). De acuerdo con el modelo de palo roto, los dos primeros componentes principales fueron estadísticamente significativos, representando 51,1 % y 14,9% de la varianza total, respectivamente (Figura, 4). El extremo positivo del PC1 resultó asociado a Ca, $\delta^{15}\text{N}$, Mn, Sr, S y TIC, mientras que el extremo negativo fue asociado a Cr, Rb, Ti, Pb (Figura 4). El PC2 fue definido principalmente por K y Zr hacia el extremo positivo, y por Mo, TC, TOC, Cu y $\delta^{13}\text{C}$, hacia el lado negativo.

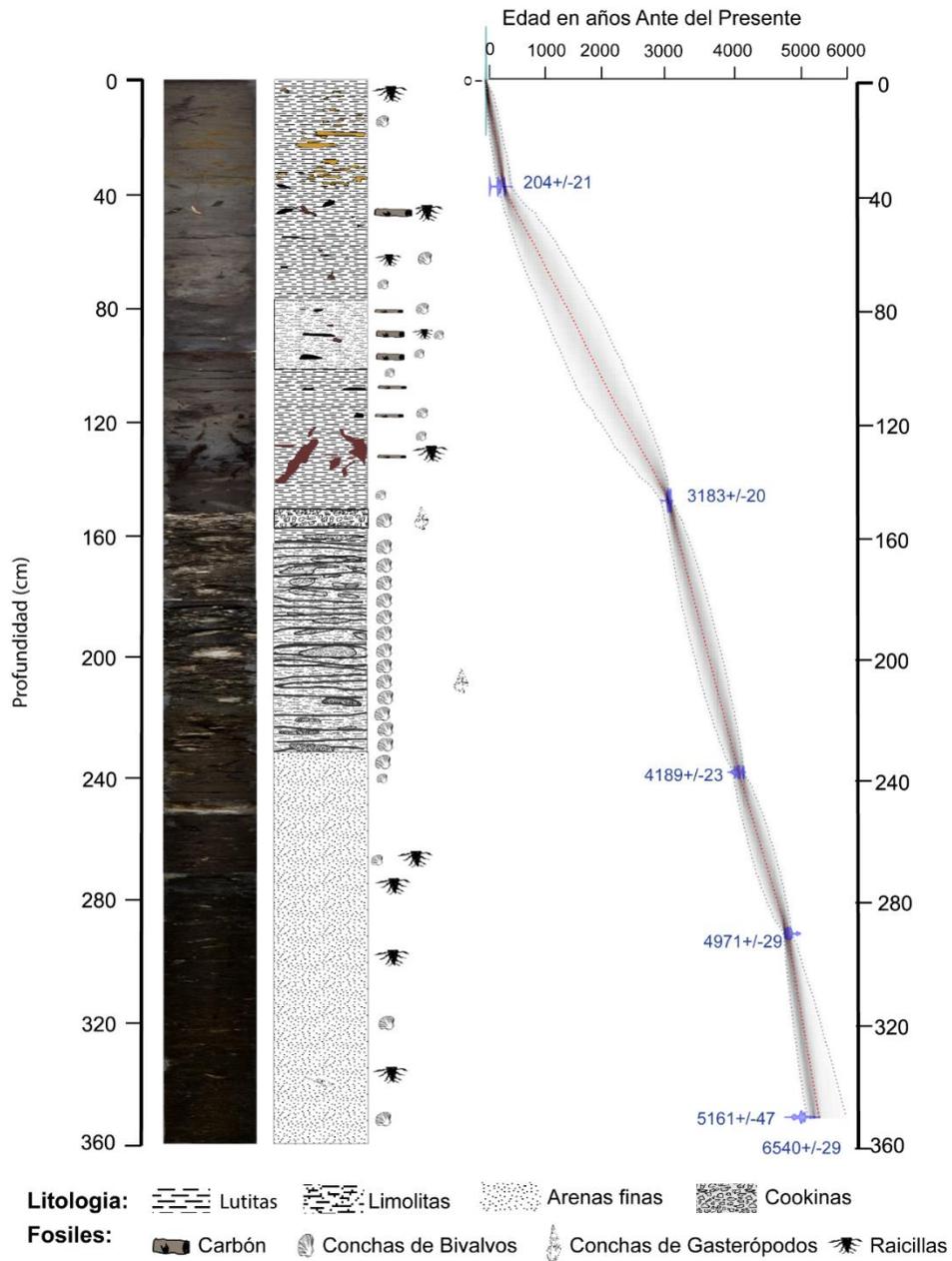


Figura 2. Izquierda. Columna estratigráfica del núcleo, Man 15, de la Mancha, Veracruz. Derecha. Modelo de edad del núcleo Man 15.

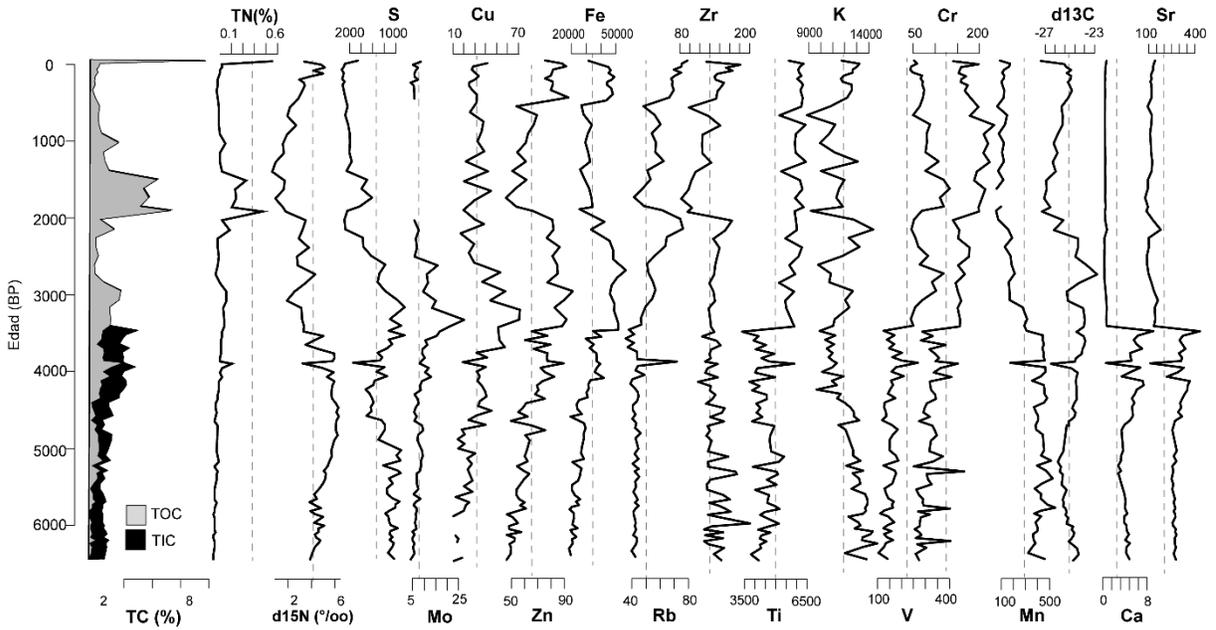


Figura 3. Concentraciones de los elementos traza, resultado del análisis de FRX aplicados a los sedimentos del núcleo Mancha 15.

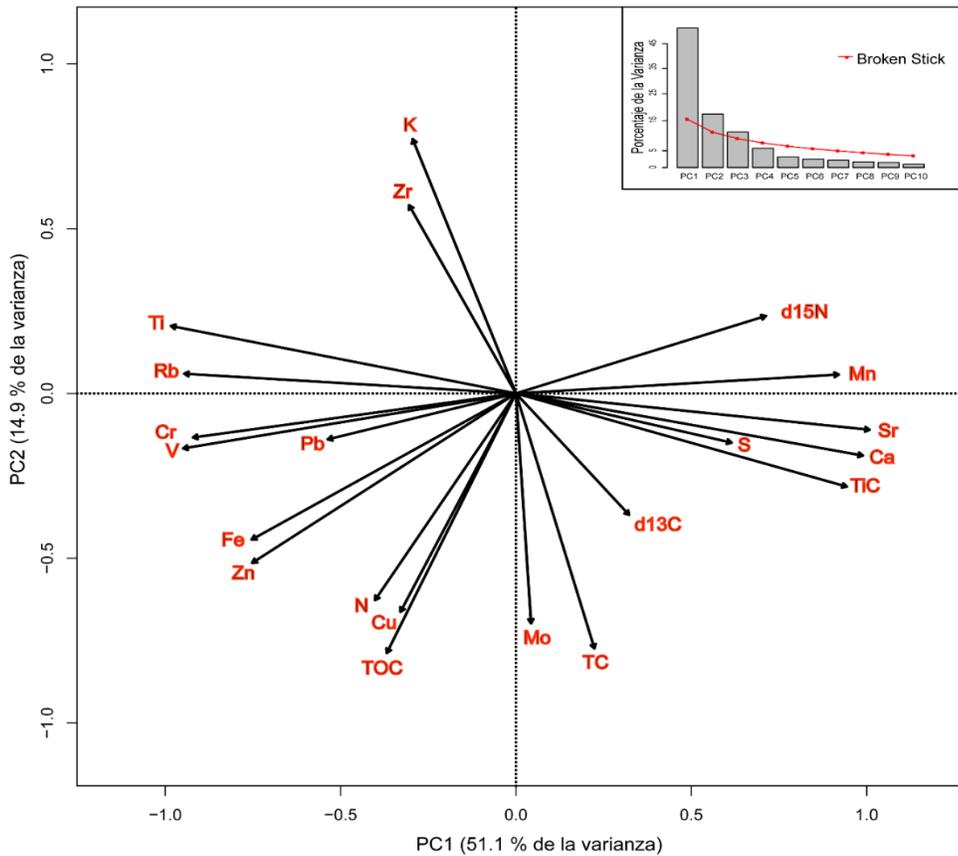


Figura 4. Análisis de componentes principales de las concentraciones elementales del núcleo MAN 15.

4.3. Análisis Palinológico.

Se describieron un total de 48 submuestras que corresponden a 363 centímetros y a ~6500 años AP. Se registraron un conteo total de 18,337 palinomorfos. Las sumas de polen variaron entre los 139 y 771 granos por muestra (media= 382.02). Se identificaron 48 morfotipo pertenecientes a 37 familias. Las familias de helechos reconocidas se encuentran Polypodiaceae, Cyatheaceae y Pterydaceae; las familias que representan a las Liliopsidas son Araceae, Poaceae y Typhaceae. El grupo de las monocotiledóneas están representado por las familias Arecaceae, Cyperaceae. Las Magnoliópsidas están representadas por las familias Acanthaceae, Aceraceae, Alismataceae, Amaranthaceae, Amaryllidaceae, Annonaceae, Aquifoliaceae, Asteraceae, Betulaceae, Burseraceae, Celastraceae, Combretaceae, Comelinaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Fagaceae, Gentianaceae, Juglandaceae, Malvaceae, Meliaceae, Myricaceae, Moraceae, Piperaceae, Rhizophoraceae, Rubiaceae, Solanaceae, Ulmaceae. El grupo de las Gimnospermas está representado por las familias Pinaceae y Podocarpaceae. Los taxones más representados fueron *Rhizophora* (23.8%), *Avicennia* (12.5%), *Pinus* (9.3%), Chenopodiaceae (8.2%), *Acrostichum* (5.94%), *Ficus* (4.5%), Cyperaceae (3.8%), *Quercus* (3.6%), Cyatheaceae (2.9%), Amaranthaceae (2.8%), *Engelhardtia* (2.7%), *Polypodium* (2.5%), *Typha* (2.4%), Asteraceae (2.1%) y *Laguncularia* (1.4%) (Figura, 5).

Las comunidades de manglar se encuentran representados por el registro de polen de *Rhizophora*, *Conocarpus*, *Acrostichum* y *Avicennia*, esta última en bajas concentraciones de la base del núcleo y en mayor porcentaje a partir de los 3 500 años cal AP al reciente, condición inversa del registro de *Laguncularia*. Los espectros de *Hymenocallis* y *Solanum* como elementos del manglar de la Mancha se encuentran en el registro a partir de los 3 500 años cal AP. La vegetación herbácea y acuáticas se encuentran representadas por Amaranthaceae, *Croton*, Poaceae, *Mimosa* y *Typha*. Aunque también se encuentran las Cyperaceae, Chenopodiaceae y *Desmodium* estos tienen mayor abundancia de la base del núcleo hasta los ~3500 años cal AP donde decremantan sus concentraciones. El registro de Aceraceae, *Desmodium* y Malvaceae, aparecen esporádicamente a lo largo del núcleo. La vegetación arbórea estuvo presente

a lo largo de registro del núcleo, *Alnus*, *Ulmaceae*, *Quercus*, *Pinus*. Pero grupos como *Engelhartia*, *Podocarpus*, *Allmastales*, *Ficus*, *Protium* fueron mayormente abundantes en la primera mitad del núcleo *Acacia*, *Bursera*, *Ceiba*, *Inga*, y el helecho *Polypodium*, son mayormente abundantes en la segunda parte del registro.

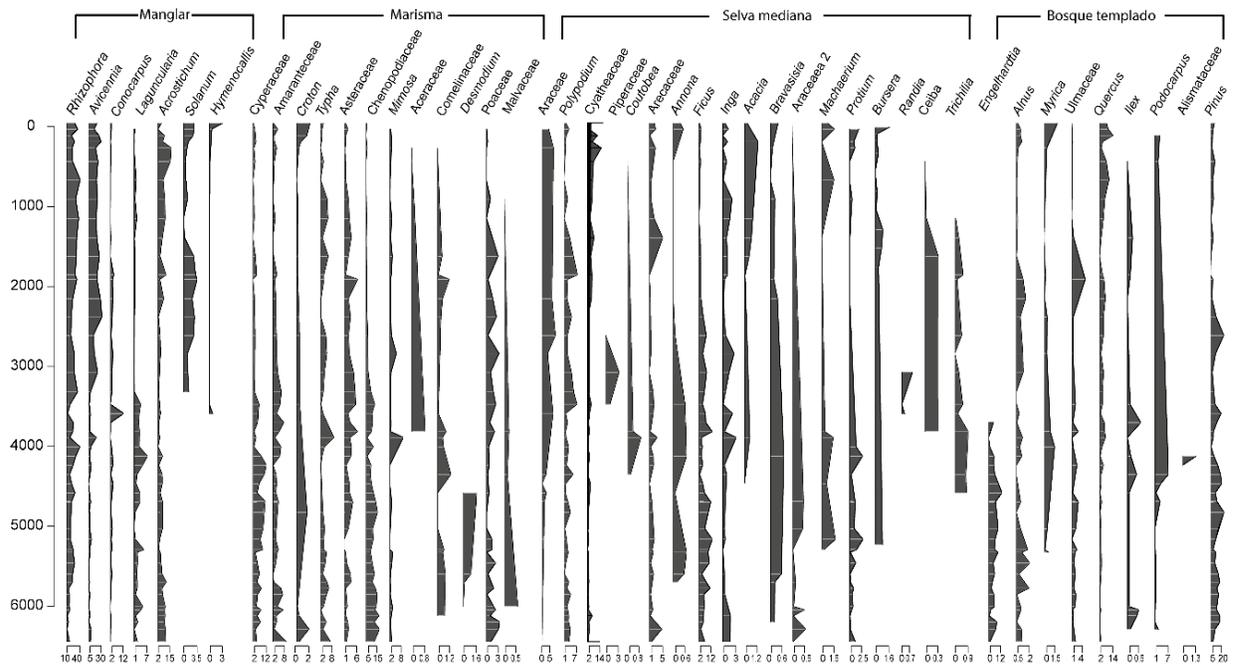


Figura 5, Diagrama polínico de la abundancia de los diferentes taxa identificados en el núcleo Mancha 15.

4.5. Discusión

El núcleo sedimentario Man 15 representa un registro continuo de ~6 500 años cal AP al presente de la laguna de la Mancha en Veracruz. Este núcleo se compone de tres secciones distinguibles litológicamente y por el contenido de restos de microfósiles. Además, al conjuntar estos elementos estratigráficos con el registro palinológico y geoquímico observa estos episodios no representan cambios bruscos en la depositación sedimentaria o existencia de un hiatus en el registro, solo muestra variaciones en el origen de aporte de los sedimentos y cambio en el ambiente de depósito, evidenciando

la evolución del mismo ambiente sedimentario como se explicará en los siguientes apartados.

4.5.1 Indicadores geoquímicos.

El registro de los diferentes elementos geoquímicos a lo largo del núcleo MAN 15, muestra variaciones muy interesantes que indican los de la interacción de los forzamientos regionales y locales (ambiente físico) con el establecimiento del manglar en el sitio de muestreo. Los elementos Ti, Rb y Zr tiene un comportamiento acoplado a lo largo del registro del núcleo derivado a los cambios en los patrones de erosión asociados a la precipitación regional (Figura 3 y 4). Estos elementos no sufren alteraciones posts-deposicionales por lo que son unos indicadores de movimiento fluvial (Boës et al., 2011; Rothwell y Croudace 2015). El Ti y el Rb muestran concentraciones bajas (4000, 40 ppm) en la base del registro hasta los ~3 500 años cal AP, donde el Ti aumentan drásticamente concentraciones altas (6000 ppm) y se mantiene hasta el presente; en el caso del Rb él tiene un aumento progresivo a los ~ 2 000 años tiene su máximo (~80 ppm), disminuye a concentraciones bajas que al inicio y comienza su asenso progresivo hasta el presente. El Zr tiene un comportamiento similar al Rb, solo que su comportamiento de concentraciones desde el inicio del núcleo hasta los ~ 2 000 años cal AP es constante a 140 ppm y posteriormente se comporta como el RB. Aunque el K también es un elemento que indica erosión de sedimentos por agentes erosivos naturales (Rothwell y Croudace 2015), en el registro del núcleo Man 15, su comportamiento resultó disociado a los otros elementos (Figuras 3 y 4). El K contrario a los otros elementos tiene valores altos al inicio del núcleo (14 000 ppm) y tiene una tendencia a la disminución (1000 ppm) hasta los ~3 500 años cal AP, donde posteriormente tiene oscilaciones de altas y bajas concentraciones hasta el presente. Esta discrepancia entre elementos podría explicarse por el hecho de que, mientras que Rb, Ti y Zr se asocian con tamaños de granos sedimentarios relativamente gruesos, K tiende a asociarse con la fracción fina de sedimentos (Kylander et al., 2011; Rothwell y Croudace 2015). Por lo tanto, es posible que a medida que la precipitación aumentaba con el tiempo, los materiales erosionados estuvieran progresivamente dominados por

una fracción más gruesa. Mientras los sedimentos finos se mantienen cuando la intensidad de la precipitación bajaba.

Por otro lado, Ca, Sr, Mo y el TIC tiene un comportamiento muy semejante a lo largo del núcleo sedimentario MAN 15 (Figuras 3 y 4). Para estos elementos sus concentraciones máximas son en la base del núcleo (6, 300, 5, 2 ppm respectivamente) hasta los ~3 500 años cal AP, cuando disminuyen drásticamente sus concentraciones a valores muy bajos (<1, 100, 5, ~0 ppm respectivamente) excepto el Mo que solo tiene un pico de los 350 a 2500 años cal AP, y así se mantienen todos hasta el presente. El Ca y el Sr son elementos cuyas concentraciones son indicios de la salinidad presente en los sedimentos, mayores concentraciones indican mayor salinidad, en este caso y mayor influencia del agua marina. Las altas concentraciones de Ca pueden indicar momentos de menor sedimentación clástica y, por ende, de mayor sedimentación autigénica en la cuenca (Cohen 2003; Sosa-Nájera, et al., 2010). El porcentaje de Carbono Inorgánico Total (TIC) indica la salinidad o proporción de calcita (CaCO_3) en el sedimento, comprende tanto a la calcita/aragonita biogénica, los carbonatos autigénicos (Cohen 2003). Con esto, consideramos las concentraciones elevadas de Ca, Sr y TIC, es producto de la cercanía del sitio a la antigua desembocadura de la laguna hacia el sur, y por ende a un contacto más directo con el agua marina y los organismos que habitan esta área (Cordero et al., 2019, Arellano-Torres et al., 2019). Pero después de los 3 500 años cal AP, la desembocadura de la laguna es cambio a la zona norte y esta área ya no es impactada directamente por el agua marina, sino por el contrario, esta zona es ahora impactada por la escorrentía de los sedimentos y agua dulce proveniente de los afluentes fluviales de tierra adentro. Resultando condiciones locales de baja salinidad, un hidroperíodo y una geomorfología idónea para el establecimiento y distribución del manglar en la zona. Las concentraciones del Mn con concentraciones altas al inicio y una disminución progresiva muestran las condiciones de una buena oxigenación y productividad en el área (Tribovillard et al., 2006; Figura 3)

La concentración de materia orgánica, representada por el Carbono Orgánico Total (COT) indican que la productividad orgánica proveniente de los organismos terrestres en el sitio se intensifica a partir de ~ 3 500 años cal AP, sobre la actividad del

cuerpo de agua, esto reflejado por disminución de los valores del $\delta^{15}\text{N}$. (Hodell y Schelske 1998; Meyers y Teranes, 2001). Este cambio de condiciones y productividad también se encuentra reflejado en las concentraciones de la curva de $\delta^{13}\text{C}$, que muestra una tendencia constante a valores menores de -24 ‰, indicando un constante predominio de las plantas C3 como principal fuente de la materia orgánica (Meyers, 2003).

Por su parte, las concentraciones de Fe y Zn a lo largo del registro reflejan un acoplamiento en sus niveles de aumento progresivo hasta los ~ 3 500 años cal AP, donde hasta los ~ 2 000 años cal AP tienen su máximo y comienza una baja de concentración, pero a los 400 presentan otra meseta de aumento. Estas oscilaciones muestran la disponibilidad de oxígeno en el cuerpo de agua y una alta productividad (Tribovillard et al., 2006). Esta productividad y ambiente reductor en el registro de la mancha también se ve reflejado en las concentraciones de S, Mo y Cu, cuyos picos de alta concentración son sincrónicos con los del Fe, y Zn. Esto muestra un gran por un lado el cambio de condiciones en la baja salinidad y de oxigenación del sitio, por la producción y la acumulación de materia orgánica del sitio (suelo) (Goldhaber 2003; Smedley y Kinniburgh 2017). Los valores del V y Cr son muy parecidos a los del Ti, pero a diferencia del Ti que indica aporte de sedimentos fluviales el V y el Cr indican la acumulación y producción de suelo (materia orgánica) debido a la afinidad que tienen con la misma (Valdés et al., 2000). Estos permiten dilucidar que en el sitio de muestreo antes de los ~3 500 años cal AP no existían las condiciones de acumulación de materia orgánica ni un balance entre la entrada del agua dulce (escorrentía) y el agua marina y posteriormente a los 3 500 años cal AP se establecen condiciones para una estabilización geomorfológica en el terreno, que permite un hidoperíodo constante y una tasa de acumulación de materia orgánica constante.

Las correlaciones que se proyectan a partir del análisis de PCA son consistentes con las interpretaciones de los indicadores sedimentarios (Figura 4). En el PC1, la asociación de la variabilidad de los elementos del registro se define por el comportamiento de los elementos de origen terrígeno en oposición de los elementos de origen marino. El extremo positivo del PC1 se está definido por la interacción de aporte de sedimentos de origen marino y producción autigenica, como condiciones de alta

salinidad, condición posiblemente por una posición cercana a la desembocadura de la laguna (explicada por Mn, Sr, Ca, D15N) y a una geomorfológica más inclinada. La parte negativa del PC1 refleja la influencia mayoritaria de agua dulce y material fluvial proveniente de tierra adentro (Ti, Rb, Pb) pero también la producción y acumulación de materia orgánica en el sitio (Cr, V y Fe), lo que refiere a un cambio en la salinidad, un equilibrio entre el aporte de sedimentos marinos vs terrígenos y una geomorfología más suave.

En el PCA2, las puntuaciones positivas están definidas por K y Zr, elementos conservadores litogénicos (Boës et al., 2011; Rothwell y Croudace 2015) que indicaban la entrada de sedimentos finos y de origen mineral por escorrentías. El lado negativo de esta PC2 está definido por el Mo, TC, TOC Cu y $\delta^{13}\text{C}$ que muestran una mayor acumulación sedimentos de origen terrígeno y orgánico. Por lo tanto, las puntuaciones positivas están más ligada a la entrada y acumulación de sedimentos y la negativa por los escasos de sedimentos. Sin embargo, es notorio que en la base del núcleo la entrada de sedimentos es de origen marino o de organismos autigénicos. Y en la segunda parte del núcleo, después de los 3 500 años cal AP la entrada y acumulación de los sedimentos mayoritariamente es de sedimentos o materia orgánica originada por plantas terrestres.

4.5.2 Indicadores Biológicos

El registro palinológico recuperado en los sedimentos de la laguna La Mancha en el estado de Veracruz evidencian la historia de las comunidades vegetales desde hace ~6500 años cal AP hasta nuestra actualidad. Este registro palinológico evidencia la presencia de cuatro grandes tipos comunidades presentes que han ido moldeando su distribución y presencia en el sitio derivado de la modificación de los forzamientos locales durante el Holoceno.

Los manglares son la comunidad sobresaliente en el núcleo, desde hace ~6500 años, ya se encuentra el registro de estructura moderna integrada por los géneros *Rhizophora*, *Avicennia*, *Laguncularia*, *Conocarpus*, *Acrostichum*. Sin embargo, esta comunidad en la primera parte del núcleo (6500 a los 3500 años cal AP) es poco

representativa (20 a 35%), con las otras comunidades registradas en el núcleo, se tienen poca abundancia *Rhizophora* (20 y 30%) y *Avicennia* (5 y 10%), en proporción una alta abundancia de *Laguncularia* (5 y 7%) y *Conocarpus* (2 y 4%) (Figura 5). Esta situación sugiere que el manglar se encontraba en otro sitio, posiblemente a zonas más internas al mar de la actual línea de costa y al sur, y que el sitio solo fuera la parte interna del manglar. Situación que se vuelve inversa después de los ~3600 años cal AP (dominio de los 50 a 70% de las comunidades vegetales), que *Rhizophora* (30 al 40%) y *Avicennia* (20 al 30%) son abundantes, con un claro dominio de la segunda y *Laguncularia* (1 a 2%) y *Conocarpus* (1 a 4%) son poco abundantes. El registro del género *Acrostichum* (10%) es permanente a lo largo del núcleo, solo que disminuye su abundancia (hasta los 5%) entre los 5000 y 2000 años cal AP. El género *Hymenocallis*, que conforma junto con las anteriores el actual manglar aparece su registro desde hace ~200 años cal AP (Sousa y Mitchell 1999; Sousa et al., 2007; Hernández-Trejo, 2009; Moreno-Casasola y Infante-Mata, 2009; Infante-Mata et al, 2014),

La comunidad de marisma o zona de inundación, representada por Chenopodiaceae, Cyperaceae, Amarantaceae, Asteraceae, *Typha*, *Mimosa*, *Croton*, Aceraceae, Comellinaceae, *Desmodium* y Malvaceae, es una comunidad que al inicio del registro sedimentario es abundante (25-40%) de las comunidades vegetales y que después de los ~3500 años cal AP disminuye su abundancia hasta tener valores de 10%. Esta comunidad en la primera etapa muestra condiciones de baja o alternadas condiciones de precipitaciones constantes y la afluencia agua dulce al sitio, dado por los episodios interrumpidos de la aparición de Malvaceae, *Desmodium*, *Croton* y algunos helechos. Pero esta condición de humedad o aporte de agua cambia después de los 3500 años observado por la disminución considerable de los porcentajes a lo largo del núcleo, por ejemplo, Chenopodiaceae (de 15% a valores de 1 %) Cyperaceae (de 10% a valores de 3%), Amarantaceae (de 6% a valores de 3%), y la aparición de otros como *Croton*, *Mimosa*. La distribución de taxones herbáceos a través de llanuras de marea bien desarrolladas se refleja en los espectros de polen, proporcionando pistas importantes sobre la evolución geomorfológica del paisaje costero (González y Dupont 2009; Urrego et al., 2009). En este caso se observa como una zona de inundación es

reemplazada por una vegetación con mayor productividad de materia orgánica, más estable como son los manglares.

Por último, las comunidades de árboles y arbustos presentes en el registro del núcleo MAN15, son la selva mediana (*Ficus*, *Protium*, *Annona*, *Polipodium*, *Trichilia*, *Arecaceae*, *Araceae*, *Inga*, *Machaerium*, *Cyatheaceae*, *Acacia* y *Bursera*) y un bosque templado (*Alnus*, *Myrica*, *Engelhardtia*, *Quercus*, *Ulmaceae*, *Ilex*, *Podocarpus*, *Pinus*), probablemente reflejó el equilibrio entre los manglares y los bosques tropicales presentes en la zona. Los tipos de polen asociados con los manglares suelen estar bien representados, principalmente debido a la alta producción de polen de *Rhizophora* (Behling et al., 2001; Urrego et al., 2009). Por lo tanto, la variación de las concentraciones en los porcentajes de los tipos de bosques tropicales no refleja necesariamente un cambio sustancial en términos de cubierta vegetal. Lo que es sustancial son los cambios en las abundancias relativas de los taxones que se clasificaron dentro de este tipo de vegetación, con aumentos en las abundancias de taxones como *Arecaceae*, *Inga*, *Acacia* y *Malvaceae* que son indicativos de cambios en la estacionalidad de las precipitaciones (Marchant et al., 2002; Correa-Metrio et al., 2011).

4.5.3 Evolución de la vegetación de la Laguna de la Mancha lo últimos

~6500 años cal AP.

Los análisis multiproxis son herramientas muy complementarias para inferir y explicar las variaciones bióticas (comunidades vegetales) y las variaciones abióticas (Nivel del mar, salinidad, escorrentías etc.) de una comunidad (e. g. Cohen, 2021). En este caso, el conocer la influencia de condiciones que determinaron el establecimiento del manglar en La Mancha. De acuerdo con la evidencia geoquímica y biológica derivada del núcleo MAN 15, las condiciones ambientales y la cubierta vegetal de La Mancha han sido variables a lo largo de los últimos 6500 años.

La información que desprende de los análisis de componentes principales es muy informativa, mientras el PC1 indica condiciones de transporte de los sedimentos a la cuenca, el PC2 se encuentra más asociado a las condiciones de origen del suelo. Por lo

que utilizamos las puntuaciones del PC1 para dividir la historia en 2 principales zonas. La etapa 1 (abarca de ~6 500 a 3 700 años cal AP) representan la historia de asolvamiento de la laguna se caracteriza por tener una vegetación dominante de tipo marisma con influencia de las vegetaciones continentales, en el interior de la cuenca existe un gran movimiento de sedimentos que son principalmente de origen marino que no permite la estabilización de la formación de suelo. La Etapa 2 se distingue por tener una vegetación dominante tipo manglar y una cuenca con bajas tasas de sedimentación y gran acumulación de materia orgánica (Figura 6) lo que reflejan un establecimiento de una topografía poco escarpada o relieve suave. A continuación, se describe con más detalle las etapas.

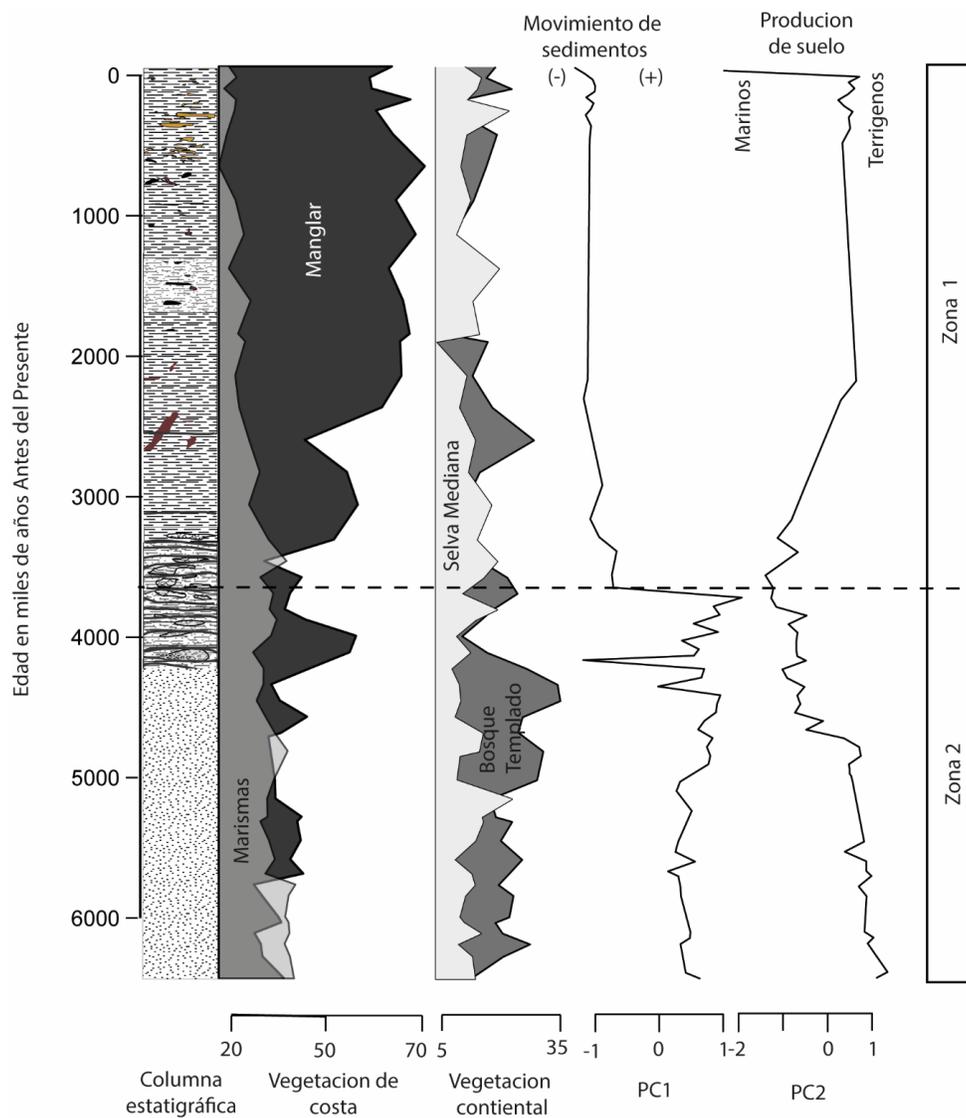


Figura 6. Cuadro sintético donde se muestra el comportamiento de los tipos de vegetación presente en el núcleo MAN 15 y el resumen del análisis de distribución de la varianza de los componentes principales 1 y 2 a través del tiempo.

Etapa 1. Abarca desde el la parte inferior del registro ~ 6 500 años cal AP (ó 360 cm de profundidad) a los ~ 3 700 años cal AP (a ~200 cm de profundidad). Esta etapa registra bajas proporciones la comunidad de manglar (30-50 %), pero la abundancia está dada por *Laguncularia*, *Conocarpus* y *Acrostrichum*, los dos primeros géneros indican la parte interna y elevada de un manglar con una vegetación de selvas medianas (Hernández-Trejo, 2009; Moreno-Casasola y Infante-Mata, 2009; Infante-Mata et al, 2014), y *Acostrichum* indica gran perturbación en la vegetación por inundaciones (Medina et al., 1990). Por lo que suponemos que en sitio existía la parte interna de un manglar en zonas perturbadas por inundaciones asociada a una vegetación de marisma y una selva mediana, con el frente del manglar hacia la zona de mar adentro. La presencia de elementos con Arecaceae, Burseraceae Fabaceae, Myrtaceae y Malvaceae indican que la vegetación regional está asociada con condiciones estacionales (Marchant et al. 2002; Correa-Metrio et al., 2011). En la cuenca también se ve reflejada esta situación de perturbación o alteraciones, las altas concentraciones de Ca, Sr, TIC, K y S, indican que existe una gran entrada de sedimentos finos a la cuenca de origen terrígeno como marino, sin embargo dominan los de origen marino. Las concentraciones de $\delta^{13}\text{C}$ indican la producción de carbono por organismos autógenos a la cuenca. Por lo que, se hipotetiza que esta laguna no era tan somera y que era dominada por la entrada del agua salada por las mareas y esto hacia un gran flujo de sedimentos que no permitía la formación de suelos. Pero a los ~ 4 600 años cal AP, la estabilización de las tasas del nivel del mar a nivel regional, y el equilibrio entre la llegada de sedimentos marinos y terrígenos, se establecieron condiciones para tener condiciones de estabilidad en las tasas de sedimentación de la cuenca. El primer suceso de esta actividad fue la instalación de grandes bancos de bivalvos al sur de la laguna de la Mancha, como se registra en este trabajo y en otro núcleo a unos cuantos metros de distancia al sur-oeste (Cordero Oviedo et al., 2019), posiblemente el crecimiento de estos grandes bancos de

conchas (también reflejados por el TIC) se consolidaron como coquinas, fueron los elementos que cubrieron la desembocadura del lado sur de la laguna, y dejando la salida por el lado norte donde no se desarrollaron estas rocas sedimentarias posiblemente porque las condiciones no eran las idóneas, posiblemente era más profundo y más escarpado. Las puntuaciones positivas con un comportamiento constante del PC1 (figura 6) indican tendencias de una alta actividad de movilidad de sedimentos. El PC2 por su lado muestra en origen o dominio de los sedimentos que conforman los suelos del sitio del muestreo, en esta etapa comienzan con un gran aporte terrestre y disminuye al final de esta etapa con dominancia marina. Esto prueba que, aunque las condiciones regionales como nivel del mar, la estabilización de la temperatura, existen circunstancias locales que deben establecerse para el establecimiento de un manglar (Rull, 1998, Urrego, 2018).

En general, la Etapa 1 del núcleo MAN 15 de la Mancha, Veracruz se caracteriza por un clima que se distinguió por una disminución en la precipitación (aporte de sedimentos terrígenos) y disminución en la vegetación de zonas de inundación. Pero una disminución del nivel del agua de la laguna que permitió el asolvamiento y el establecimiento de los bancos de bivalvos que a su vez se establecieron las siguientes condiciones: 1) tasas de sedimentación más bajas que evitarían que los invertebrados y posteriormente los manglares compensaran las tasas más rápidas de aumento del nivel del mar (por ejemplo, McKee et al., 2007; Urrego et al., 2018), y ii) la entrada y acumulación de materia orgánica formarían los suelos que soportaría en un futuro los manglares.

Etapa 2. Abarca desde el la parte inferior del registro ~ 3~ 700 años cal AP (ó 200 cm de profundidad) al reciente. Esta etapa los porcentajes de polen son inversamente a los descritos para las comunidades de manglar y marismas. En esta etapa la comunidad dominante es el manglar representado más del 60 % por *Rhizophora* y *Avicennia*. La vegetación de marismas reduce a porcentajes menor e 20 % y os Selva mediana y el bosque templado tienen nivel de 15-20 % de representatividad, como lo mantiene actualmente (Hernández-Trejo, 2009; Moreno-Casasola y Infante-Mata, 2009; Infante-Mata et al, 2014). En la cuenca también las condiciones son muy diferentes, los niveles

progresivos del $\delta^{13}\text{C}$ muestran como la contribución de las plantas C3, contribuyen a la materia orgánica (Meyers, 2003). La evidencia geoquímica también ofrece otro panorama, las concentraciones bajas de CA y Sr, muestran una casi nula salinidad en los sedimentos, los niveles altos de CR, V, TOC, Ti, muestran la gran productividad y acumulación de materia orgánica en los sedimentos.

En el caso de la etapa 2 se distingue por el establecimiento del manglar que predominan hasta la actualidad y el establecimiento de las condiciones locales que permiten la distribución de los manglares. La constancia de los valores negativos en el PC1 muestra que existe un equilibrio entre la entrada de los elementos marinos y los terrígenos que permiten la estabilidad de las tasas de sedimentación y esto a su vez la acumulación de materia orgánica que sostiene a los manglares. Los valores progresivos de negativos a positivos del PC2 muestran la importancia del establecimiento de un sustrato fijo que permitirá una geomorfología suave (una microtopografía sin gran relieve) que permitirá el establecimiento de los manglares.

4.6 Conclusiones

El núcleo Man 15 de la Mancha Veracruz, es un registro que comprende ~6 500 años antes del presente. Con el apoyo de análisis palinológicos y de geoquímica de sedimentos se reconstruye la geohistoria de los manglares de la región. El análisis palinológico revela que la primera mitad del núcleo (de los 6 500 a los 3 700 años cal AP) estuvo dominando una vegetación de Selva mediana con elementos vegetales de inundación y posteriormente (3 700 años cal AP) en dominio de la vegetación esta dada por el manglar que perdura hasta la actualidad. Los análisis geoquímicos muestran la alteración de las condiciones químicas del suelo, modificación en la entrada o movilidad de sedimentos y el origen de los sedimentos que por ende reflejan la modificación del hidroperíodo y de las tasas de sedimentación. El análisis de la distribución de la varianza de los PC1 y PC2 indican, en el núcleo MAN 15, que la variabilidad del hidroperíodo y tasas de sedimentación fueron el impulsor de la dinámica de distribución y establecimientos del manglar en la Mancha durante el periodo estudiado.

Con los resultados obtenidos en este trabajo, apuntalamos la importancia de la relación de equilibrio entre forzamientos regionales (aumento del nivel del mar y precipitación) y los locales (hidroperíodo, tasas de sedimentación) para establecer las condiciones necesarias para el desarrollo de los manglares. Sin embargo, aunque el nivel del mar puede jugar un papel importante en el condicionamiento del establecimiento de comunidades de manglares, nuestro registro muestra que la geomorfología que establecerá el hidroperíodo y las tasas de sedimentación es el acondicionamiento más importante para los manglares.

CAPÍTULO 5

El papel de los forzamientos regionales vs locales en el establecimiento de los manglares

Los manglares son considerados una vegetación azonal, resultado de interacción de condiciones regionales (cambios de temperatura y humedad) y locales como el cambio del nivel del mar, la topografía, la escorrentía y el hidroperíodo. (Lugo y Snedaker, 1974; Spalding et al., 1997; Urrego et al., 2018; Skalar, 2021). Los manglares se componen principalmente por cuatro especies, *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Languncularia racemosa* y *Conocarpus erectus*. La zonificación de las especies de un manglar es derivada de su tolerancia ecofisiológica. En Las Américas se distribuyen de la siguiente manera: en la proximidad inmediata a la costa estará *R. mangle*, a continuación *A. germinans*, luego *L. racemosa* y mucho más alejado, *C. erectus*, considerado una especie periférica asociada al manglar (López Portillo y Ezcurra, 2002; Agraz- Hernández, et al., 2006).

Los análisis paleoambientales se usan para entender la geohistoria de los manglares actuales. Estos análisis utilizan como herramientas a la palinología y a la geoquímica de sedimentos para reconocer los cambios ambientales a una escala milenaria (Harvell, et al., 2002; Malcolm et al., 2006). Estos cambios derivados de forzamientos regionales (temperatura, nivel del mar o precipitación) y locales (geomorfología, hidroperíodo y tasas de sedimentación), determinarán la composición y estructura de los ecosistemas de manglar a través del tiempo (Ellison, 2008; Castaño, et al., 2010; Infante-Mata, et al., 2014; Tomlinson, 2016; Duke, 2017; Urrego, et al., 2018; Cohen et al., 2021).

La incertidumbre en predecir la respuesta de los manglares a los cambios ambientales actuales en las zonas costeras destaca la necesidad de investigar los factores del pasado que llevan a su establecimiento, distribución y perduración hasta nuestros días, tema de interés en este trabajo. A continuación, se analiza el comportamiento de los forzamientos en dos localidades de América (la Mancha, México y Galeta, Panamá) para permitir el establecimiento de los manglares hasta la actualidad.

5.2 Forzamientos regionales

La distribución de los manglares actuales en el continente americano es resultado de los cambios ambientales a nivel regional en los últimos 12 000 años antes del presente (AP). Este periodo, llamado Holoceno, inicia con la transición de un clima frío (11,000 años AP) derivado de la última glaciación a un clima más cálido, hasta los 9000 AP. Le continúa un periodo *Óptimo Climático del Holoceno* de temperaturas cálidas, entre los 8 000 y 4 000 años AP. A este periodo prosigue un periodo Neoglacial que dura de los 5 000 hasta los 800 AP, con 2 pequeños episodios de calentamiento, el primero llamado *Óptimo climático Romano* (2 000 AP) y el segundo llamado *Óptimo Climático Medieval* de los 1 200 a los 1 000 AP. El punto culminante del enfriamiento del Holoceno es en la Pequeña Edad de Hielo (800 AP, Figura 1; Alley, 2000; Silva-Barroso et al., 2017).

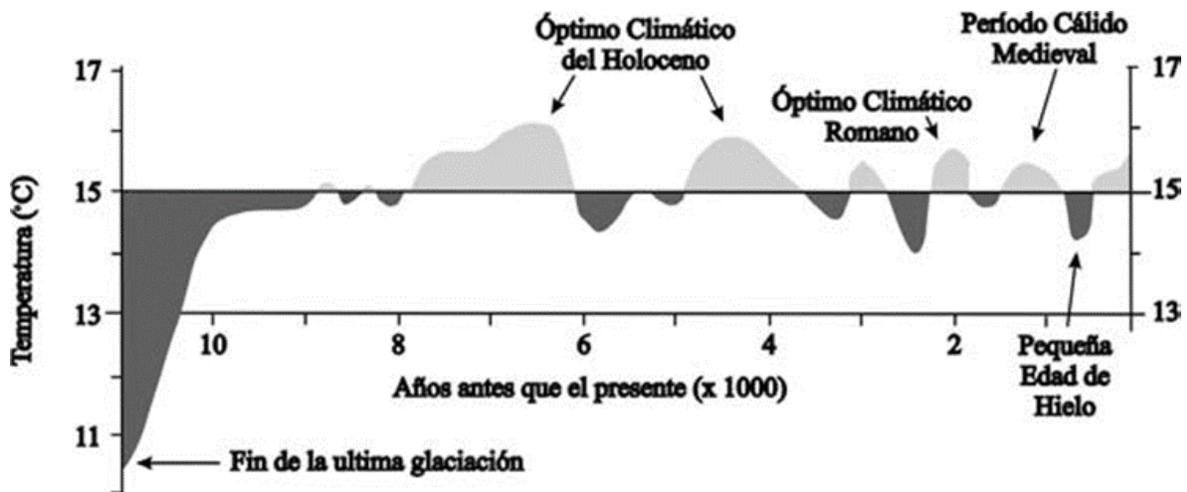


Figura 1. Variación de temperaturas durante el Holoceno, donde se refleja el óptimo Climático del Holoceno (8,000 - 4000 años Ap.), el Neoglacial (4000 – 800 años Ap.) el óptimo Climático romano y el cálido Medieval y la pequeña edad de Hielo.

Las variaciones climáticas del Holoceno están vinculadas con los cambios en el nivel del mar (NM). Durante este periodo el NM se elevó en promedio 35 metros (m). Estos cambios se dieron en varios pulsos de deshielo. El primer fue de los 11 500 a los 11 000 años AP cuando el nivel del mar subió unos 25 metros. Un segundo pulso sucedió entre los 8 200 y 7 600 años AP cuando se produjo un incremento de 1 m. Los pulsos de

deshielo cesaron a partir de los 6 000 años AP, causando una tasa baja de elevación del nivel del mar y una estabilización gradual (Figura 2; Peltier y Fairbanks, 2006; García - Rodríguez, 2011).

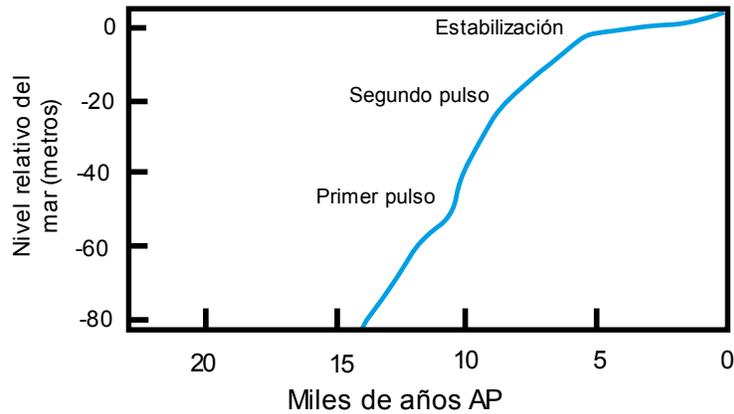
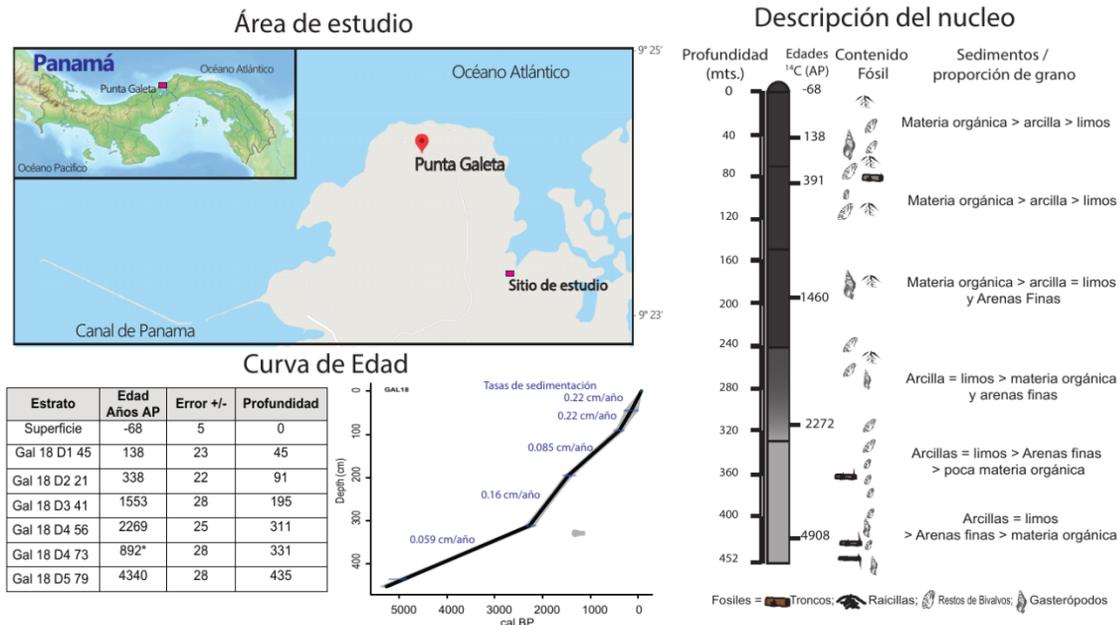


Figura 2. Grafica de los cambios en el nivel del mar y los cambios con las pulsaciones: Primera a los ~ 11 000 Años cal BP, Segunda a los ~ 8 000 años Ap. Modificada de Lambeck, et al., 2014).

La estabilidad climática durante en el Holoceno Medio (hace 5 000 años AP), y la estabilización del ascenso del nivel del mar (entre los 6 000 y 5 000 a AP) se consideran los principales forzamientos regionales para el establecimiento de los manglares actuales (Lugo and Snedaker, 1974; Rull, 1998; Ellison et al., 1999; Haug et al., 2001; Toscano y Macintyre, 2003, Kahn et al 2017; Toth y Aronson 2019; Cohen et al 2021). Sin embargo, Macintyre y Glynn, 1976; Toscano y Macintyre, 2003; Ellison, 2008; Toth et al.,2015; Saintilan et al., 2020, consideran que las tasas de sedimentación deben ser cercanas los 1.47 mm/año en promedio y una estabilidad en los patrones de precipitación locales deben ser estables para que haya un hidroperíodo adecuado para el establecimiento de un manglar. En este contexto, los resultados de los análisis a las secuencias sedimentarias fósiles de lagunas costeras de La Mancha, y Punta Galeta, presentados en esta tesis, permiten evaluar el papel de los forzamientos regionales y locales en la dinámica de los manglares.

5. 3 Historia de las zonas de estudio los últimos 5000 años

5.3.1 Punta Galeta, Panamá. El núcleo de Punta Galeta (Gal18) tiene un registro sedimentario de 452 cm de profundidad y corresponde a 5,269 años A.P. Litológicamente el núcleo tiene dos secciones distintas. La primera (de 0 a 250 cm) es una secuencia de estratos laminados con abundante materia orgánica y sedimentos de tamaño arcillosos-limosos, con macrorestos vegetales en descomposición y restos esporádicos de invertebrados. La segunda sección (de 250 a 452 cm), tiene poca materia orgánica, y sedimentos de arenas finas con limos y abundan los fósiles de moluscos y bivalvos (Figura, 3).



Figura, 3. Ubicación geográfica del sitio de estudio en el área natural Punta Galeta. Representación estratigráfica del núcleo sedimentario Galeta 18 mostrando las edades del núcleo, el contenido fósil y el tipo de litología presente. Curva de edad-profundidad del núcleo Galeta 18.

El establecimiento de los manglares en la región del Galeta se ubica entre los 7 000 y 5 400 años AP (Rull, et al., 1999; Urrego; 2018; Winter et al, 2020; Castañeda-Posadas, et al., 2022). La comunidad de manglar desde entonces esta flanqueada por una vegetación de bosque tropical. En este trabajo pudimos establecer la dinámica de la vegetación de manglar los últimos 6000 AP, que fue afectada por un aumento del nivel del mar, y una baja en la precipitación regional, alterando el hidropériodo y ocasionando la disminución en las tasas de sedimentación y en la producción de la materia orgánica.

Esta perturbación se refleja entre los ~5,100 y los 4,100 años AP., con el incremento de *Acrostichum* junto con la vegetación de humedal, la disminución de dominancia de *Rizophora* y la mayor presencia de *Avicennia*, y de dominación del bosque tropical sobre el manglar (Castañeda-Posadas, 2022). Hace 4,100 años AP, las tasas de sedimentación locales eran bajas y había una alta salinidad en los suelos, por el ingreso de agua marina a la laguna, derivado de condiciones climáticas de sequía (Winter, 2020). Del periodo 1,900 años AP al presente, las condiciones ambientales climáticas cambian de un periodo seco a un periodo húmedo, lo que se refleja en suelos de menor salinidad; además, aumenta el aporte de sedimentos por la escorrentía fluvial y la acumulación de materia orgánica. En la vegetación, la composición de los manglares dominados por *Rhizophora* y hay una baja proporción de bosque tropical y humedales.

5.3.2. La Mancha, México.

El núcleo de sedimentos de la Laguna de la Mancha (Man15) tiene un registro sedimentario de 363 cm de profundidad y corresponde a ~6500 años AP. El núcleo se divide en tres secciones: 1) La primera de 363 a 229 cm son estratos laminados de arenas finas con restos de conchas fósiles. 2) De los 230 a 150 cm, estratos con poca materia orgánica, sedimentos de arenas finas con limos y con abundancia de conchas. 3) De los 150 a 0 cm son estratos laminados con materia la orgánica y sedimentos arcillosos-limosos, con restos vegetales y pocos restos de invertebrados (Figura 5).

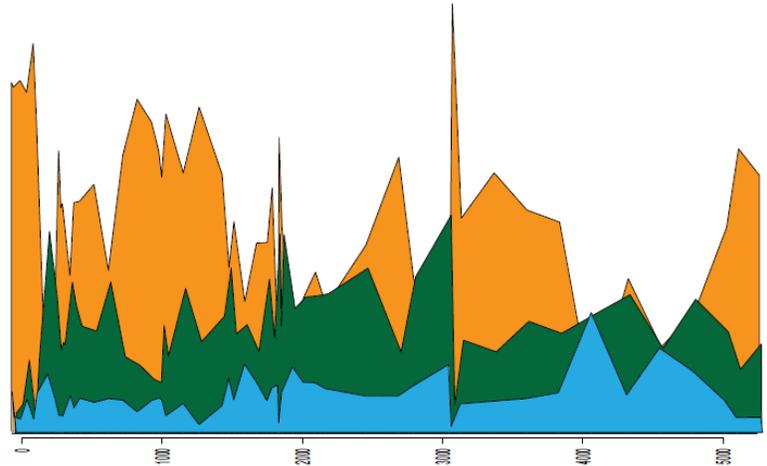


Figura 4. Variación de la dominancia de los tipos de vegetación del núcleo Galeta 18 a través del tiempo. Comunidad vegetal manglar (Amarillo), pastizal (Azul) y bosque tropical en verde.

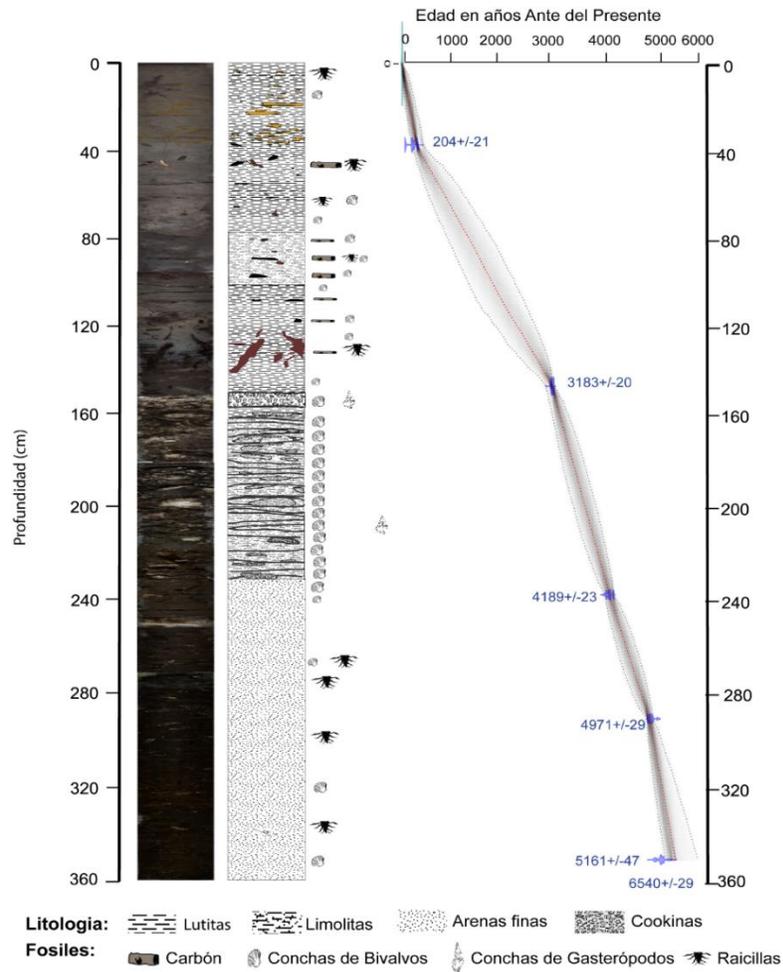


Figura 5. Izquierda. Columna estratigráfica del núcleo, Man 15, de la Mancha, Veracruz. Derecha. Modelo de edad del núcleo Man 15.

La geohistoria del núcleo de la Mancha se puede dividir en dos etapas principales. La primera etapa de los ~6,500 a los 3,700 años AP, representa la historia de azolve de la laguna, y se caracteriza por una vegetación dominante de tipo marisma (presencia de *Arecaceae*, *Burseraceae*, *Fabaceae*, *Myrtaceae* y *Malvaceae*) con influencia de las vegetaciones continentales. En el interior de la cuenca hay un gran movimiento de sedimentos que son principalmente de origen marino. Sin embargo, a los 4,600 años AP, se registra la estabilización de las tasas del nivel del mar a nivel regional, y el equilibrio entre la llegada de sedimentos marinos y terrígenos, evidenciado por el crecimiento de grandes bancos de bivalvos que fueron solventando a la laguna hasta impedir la circulación por este lado del cuerpo de agua. De los 3,700 años AP el manglar es la vegetación dominante con *Rhizophora* y *Avicennia*, y con vegetación de marisma, selva mediana y un bosque de galería. El suelo tiene baja salinidad, bajas tasas de sedimentación y una gran acumulación de materia orgánica, lo que se refleja en el establecimiento de una topografía poco escarpada o relieve suave.

Las dos localidades de estudio presentan geohistorias particulares que hacen difícil pensar en un establecimiento sincrónico entre la zona del Golfo de México y del Caribe. Los datos y análisis presentados en la reconstrucción de la geohistoria de estas localidades, resalta la estrecha relación de los forzamientos locales y regionales en los sitios de estudio, y juegan un papel importante de la distribución de los manglares. Por lo tanto, el establecimiento de estas comunidades vegetales en América no puede ser postulada de manera sincrónica, porque por un lado los forzamientos regionales, que son resultado de cambios globales, no impactan al mismo tiempo y de la misma manera a cada región. Y los forzamientos locales, que son resultado de la historia geológica de cada sitio, hacen que los manglares sean comunidad azonal. Sin embargo, existen patrones y circunstancias convergentes que pueden promover la distribución o desaparición del manglar en una zona.

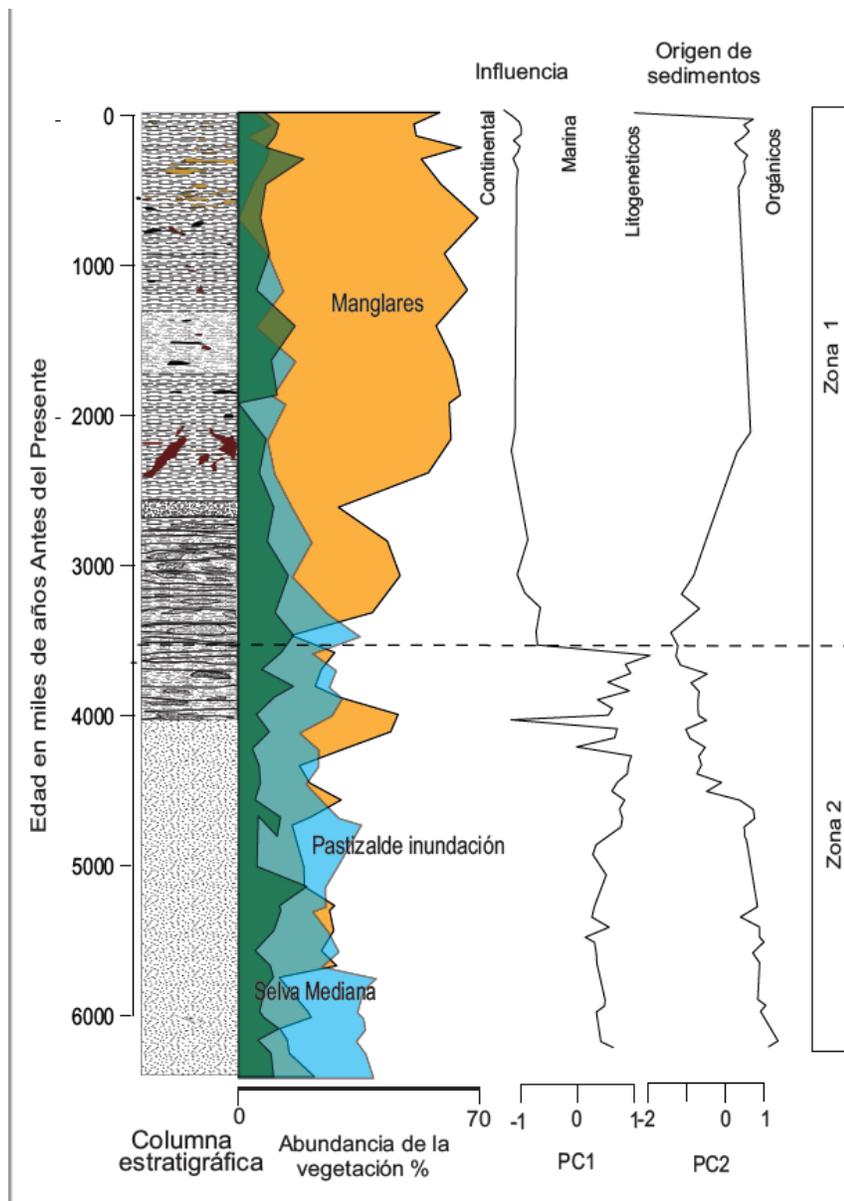


Figura 6. Cuadro sintético donde se muestra el comportamiento de los tipos de vegetación presente en el núcleo MAN 15 y el resumen del análisis de distribución de la varianza de los componentes principales 1 y 2 a través del tiempo.

5.4 Posibles causas de la asincronía entre el manglar de la Mancha y Galeta.

La información obtenida del estudio de los núcleos de Galeta y La Mancha que corresponde al periodo del Holoceno medio al reciente ponen en duda la premisa que

dicta que los forzamientos regionales “rigen” el establecimiento de los manglares. Esto posiblemente por las peculiaridades que tienen los manglares que lo hacen una comunidad azonal, o una vegetación que está asociada más a factores locales de sitio, que regionales (Ahumada y Faúndez, 2007; Teillier et al., 2005). Esta idea ha sido planteada ya por otros autores, en los últimos años se ha sugerido que el aumento del nivel del mar no fue similar para todas las costas de América. En las costas de Norteamérica, por encima de los 40° de latitud norte, se tiene el registro de una gran variabilidad de la línea del nivel del mar, originado por el fenómeno isostático de elevación del continente, y por tal motivo, en algunos lugares no se ve reflejado un aumento del nivel del mar resultado del deshielo sino al contrario, se observa un distanciamiento de la línea del mar (Peltier y Fairbanks, 2006). Esta variación en la línea de costa también es reportada por Khant y colaboradores en 2017, donde a partir de simulaciones, plantean que existe un cambio asincrónico del nivel del mar entre las costas del hemisferio norte y el Caribe, causado por el fenómeno de equilibrio isostático de los continentes y además por la lejanía con la fuente de agua (Glaciares). Por lo que, al parecer, el forzamiento regional, tasa de aumento del nivel del mar, no es el principal motor de la distribución de los actuales manglares, mencionando que existen factores locales que lo limitan o vigorizan.

El forzamiento del clima también parece tener una variación climática distinta entre las diferentes regiones latitudinales (Fig. 7), donde la variación de la temperatura es más drástica en las zonas norteñas y más homogénea en las zonas ecuatoriales. Y esta variación se refleja en los tiempos de aparición de los actuales manglares a lo largo de América como franjas temporales con registros más antiguos en el Caribe y registros más recientes en latitudes altas (de ~ 8,000 a 5,100 años AP en el Ecuador y de ~3,000 a 3,800 años AP en el Caribe; Sirkin, 1985; González-García et al., 2009; Joo-Chang et al., 2015; Bianchette et al., 2017).

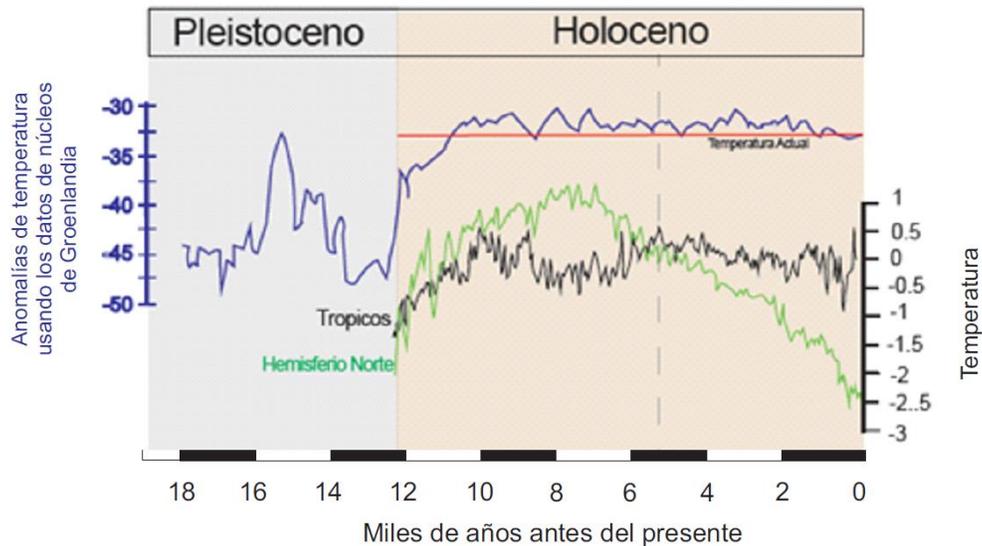


Figura 7. Comportamiento de los principales forzamientos regionales durante el Holoceno: Temperatura promedio (línea púrpura). La línea verde (hemisferio norte) y negra (trópicos), muestran por separado la tendencia de la temperatura en América durante el Holoceno. Lambeck, et al., 2014

Sin embargo, los registros sedimentarios de la Mancha y de Galeta muestran que existen factores ambientales locales que presentan mayor influencia para el establecimiento de los manglares que los forzamientos regionales. En ambos sitios se encontró que los parámetros regionales como la temperatura y el aumento del nivel del mar son semejantes, pero los forzamientos locales como la geomorfología y la precipitación son particulares para cada sitio.

Como muestra de esto tenemos que a los 5000 años AP en la región existe un clima cálido húmedo, y una tasa de aumento del nivel de mar baja y constante. En Galeta existe una geomorfología suave, precipitaciones constantes y tasas de sedimentación constantes lo que permite el establecimiento de un manglar. Situación contraria en La Mancha, donde la geomorfología es irregular y las tasas de sedimentación elevadas, por lo que no hay un manglar, pero sí una vegetación de estero (selva tropical de inundación).

En este trabajo encontramos que, entre los 4000 y 3000 años, en la región de Galeta al cambiar el hidroperíodo equilibrado a un hidroperíodo dominado por agua

marina, (provocado por la disminución de la precipitación), la comunidad de manglar cambia de zonación de un manglar de rodal de *Rhizophora* a un rodal de *Avicennia* con abundancia de la vegetación de marisma. En La Mancha para el mismo periodo, el cambio de un hidroperíodo de dominancia marina a un hidroperíodo equilibrado de agua dulce vs marina (provocada por una suavización de la geomorfología y el cambio de la entrada de agua dulce), permitieron el establecimiento del manglar.

Como se puede observar, en ambos casos el hidroperíodo provoca el establecimiento de condiciones idóneas para los manglares como las tasas de sedimentación, acumulación de materia orgánica y la salinidad. La alteración de uno de los forzamientos propiciará la modificación de la estructura, composición y distribución de este ecosistema. Este equilibrio está fuertemente influenciado por la precipitación presente en el sitio (no en la región) y la geomorfología provocando el hidroperíodo particular. Si estos elementos varían, los manglares cambian su distribución, composición o estancia (extinción). Por lo tanto, este trabajo resalta la importancia de estudiar el comportamiento de los forzamientos locales a través de del registro geoquímico y palinológico, para conocer la geohistoria de los manglares en América y eentender la situación (de deterioro o maduración) de las actuales comunidades de manglar.

5.5. Los análisis geoquímicos como predictores de la maduración de los manglares.

Los análisis multiproxis son herramientas para inferir y explicar las variaciones bióticas (comunidades vegetales) y las variaciones abióticas (nivel del mar, salinidad, escorrentías etc.) de una comunidad (Lambeck y Chappell, 2001). En este trabajo al realizar un análisis de exploración con las concentraciones de los diferentes elementos geoquímicos de ambas localidades de estudio, observamos que existen patrones de comportamiento de dichos elementos en un espacio estadístico derivado de su relación con las variables ambientales. Además, se puede observar su comportamiento espacial derivado de la modificación de sus concentraciones; este cambio en su composición

determina el cuadrante donde se puede establecer una comunidad de manglar o una comunidad de marisma. (Figura 8).

La información que se refleja en el grafico del PCA es la siguiente, en el eje X se encuentra la asociacion de los variables de escenario del PC1, los valores de los elementos geoquímicos se ubican según la ocurrencia de su procedencia geoquímica: marino vs terrígeno) de los sedimentos (Figura 8). Por ejemplo del lado positivo, se encuentran los elementos geoquímicos de origen marino, como el Ca, Sr, TIC, $\delta^{15}\text{N}$ y Mn; y del lado opuesto o negativo del PC1 se muestra el escenario de procedencia continental como el Ti, Rb, TOC y Zr.

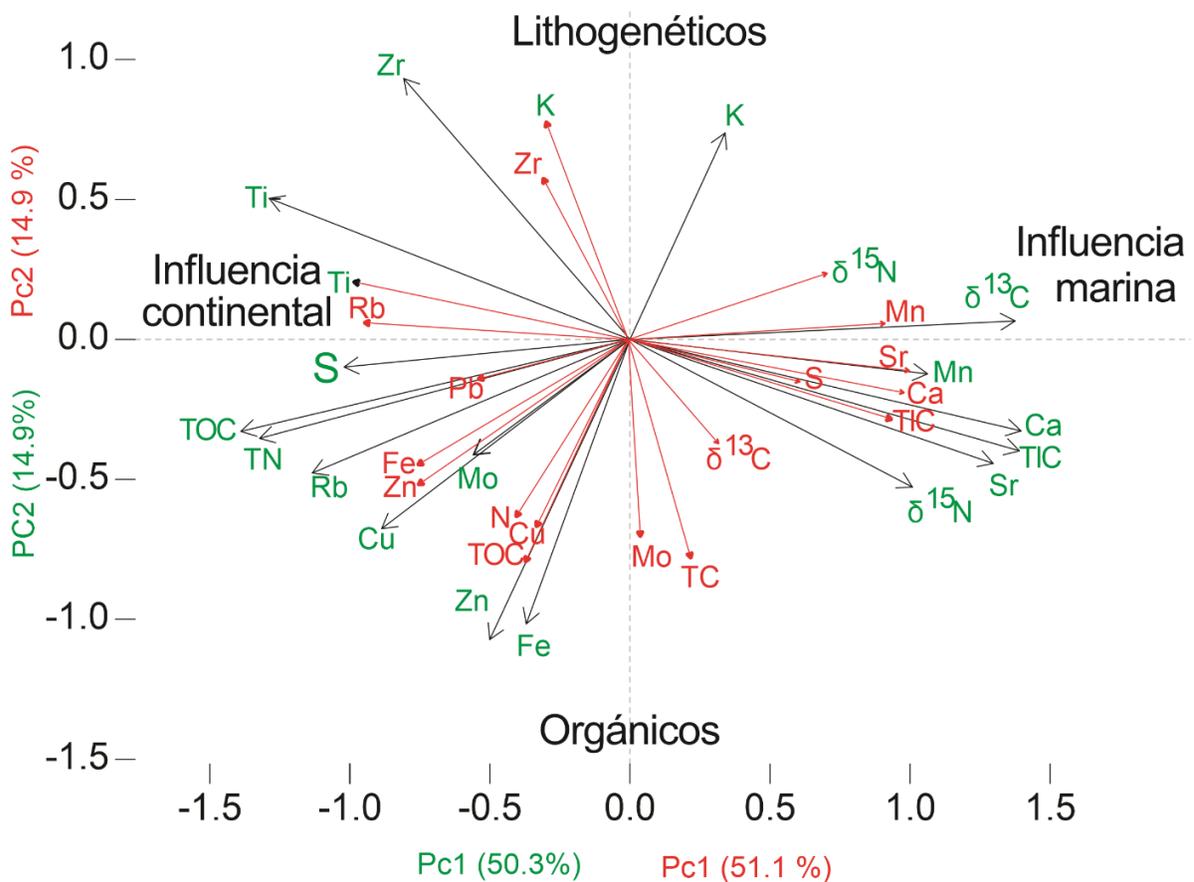


Figura 8. Análisis de PCA de las variables geoquímicas de, las localidades La Mancha (en rojo) y Galeta (en verde). En letras negras se muestra la zona de tendencia ambiental explicativa del comportamiento de las variables.

En el eje Y se encuentra representado la asociación de las variables en el PC2, los escenarios que se muestran están más asociados a las condiciones de origen del sedimento del lado positivo son sedimentos de origen litogenético y están representados por los elementos K y Zr. En el lado negativo del PC2 se encuentran sedimentos de origen orgánico y los elementos presentes son Fe, Mo, S, Cu, y su posición puede indicar si son de origen continental o marino (Figura 7).

Esta relación encontrada en los elementos geoquímicos y las variables de procedencia u origen no es nueva en este trabajo. ya que ha sido demostrada por otros autores en otros sitios de estudio (Cordero-Oviedo, 2018; Cohen et al, 2021,). En este trabajo se propone crear un concentrado de valores geoquímicos de diferentes localidades fósiles y actuales, con el fin concentrar una base de datos que se pueda emplear para establecer los escenarios de los manglares se encuentran y poderla aplicar a cualquier sitio de interés, para tratar de dilucidar su estabilidad ecológica. También este tipo de análisis de exploración podría utilizarse a un registro sedimentario fósil costero y los resultados podría reflejar algunos de los parámetros ambientales que no permitieron el establecimiento de un manglar y visualizar el papel que tuvieron los forzamientos regionales (en este caso en nivel del mar y la precipitación) y los forzamientos locales (Hidroperíodo) para no permitir el establecimiento del manglar.

5.6 Conclusiones.

El análisis de los núcleos Man15 de la Mancha Veracruz y Gal18 de Galeta Panamá, mostraron el registro sedimentario de aproximadamente los últimos ~6 000 años. Con el apoyo de análisis palinológicos y de geoquímica de los sedimentos se reconstruye la geohistoria de los manglares para cada región, resaltando una asincronía de establecimiento de la comunidad de manglar en cada sitio. El análisis palinológico realizado para los sedimentos de La Mancha revela que la primera mitad del núcleo (de

los 6 500 a los 3 700 años cal AP) estuvo dominando por una vegetación de selva mediana con elementos vegetales de inundación y posteriormente (3 700 años cal AP) la vegetación cambio a una de tipo manglar que perdura hasta la actualidad, este cambio originado por la baja de las tasas del aumento del nivel del mar, el cambio de precipitación y la modificación de una geomorfología que permitieron el establecimiento de un hidroperíodo equilibrado ente agua marina y salada, que a su vez permitió la acumulación de materia orgánica y tasas de sedimentación constantes. En el caso de Galeta los análisis palinológicos muestran la presencia de un manglar desde la base del núcleo, y este manglar aproximadamente a los 4 000 años cal AP fue desplazado a una zonación de *Avicennia* y por una comunidad de marisma; situación que es revertida a los 1 200 años AP hasta la actualidad. Esta situación cambio en un inicio por la entrada de agua marina por el aumento del nivel del mar y una sequía (disminución de la precipitación) que modifico el equilibrio del hidroperíodo a condiciones más salinas, posteriormente cambia la precipitación y regresan las condiciones para el establecimiento del manglar.

Por otro lado, los análisis geoquímicos muestran que en La Mancha la alteración de las condiciones químicas del suelo, la modificación en la entrada de sedimentos (precipitación) a la cuenca, modificaron el hidroperíodo y las tasas de sedimentación, para el posible establecimiento del manglar. En Galeta, los análisis geoquímicos mostraron cómo las condiciones del suelo viables para la distribución de un manglar fueron alteradas por la sequía (disminución de la precipitación), esto dado también por un cambio en el hidroperíodo, derivado de un aumento del agua marina y reducción del aporte de sedimentos continentales (baja en las precipitaciones), por lo que cambió la dinámica de los manglares.

Con los resultados obtenidos en este trabajo, apuntalamos la importancia de la relación de equilibrio entre forzamientos regionales (aumento del nivel del mar y precipitación) y los locales (hidroperíodo, tasas de sedimentación) para establecer las condiciones necesarias para el desarrollo de los manglares. Sin embargo, aunque el nivel del mar puede jugar un papel importante en el condicionamiento del establecimiento de comunidades de manglares, nuestro registro muestra que la geomorfología y la

precipitación, establecerán el hidroperíodo y las tasas de sedimentación ideales para los manglares.

Resaltamos que el estudio de los indicadores sedimentarios (polen e indicadores geoquímicos) permite asociar los atributos geomorfológicos y el tipo de vegetación a través del tiempo. Y que con estos datos establecemos que existe una asincronía en el establecimiento de los manglares en América y que el equilibrio de las tasas de sedimentación y el hidroperíodo son los principales factores para el establecimiento de los ecosistemas modernos de manglar.

Referencias.

- Agraz-Hernández, C., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F.J., y Jiménez-Zacarías, J.J. 2006. Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. Campeche, Campeche.
- Alley, R.B. 2000. The Younger Dryas cold interval as viewed from central Greenland. *Quat. Sci. Rev.* 19(1-5), 213-226. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00062-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00062-1)
- Alongi, D.M. 2020. Coastal ecosystem processes. CRC press.
- Álvarez-Arellano, A.D., y Gaitán, J. 1994. Lagunas costeras y el litoral mexicano. México: UNAM-UABCS., México.
- Apolinarska, K. y Hammarlud, D. 2009. Multi-component stable isotope records from Late Weichselian and early Holocene Lake sediments at Imiołki, Poland: palaeoclimatic and methodological implications. *Journal of Quaternary Science.* 24 (8): 948-954.
- Aragón-Moreno, A. A., Islebe, G. A., y Torrescano-Valle, N. 2012. A ~3800-yr, high-resolution record of vegetation and climate change on the north coast of the Yucatan Peninsula. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 178: 35-42.
- Arellano-Torres, E., Correa-Metrio, A., López-Dávila, D., Escobar, J., Curtis, J.H., y Cordero-Oviedo, M.C. 2019. Mid to late Holocene hydrological and sea-level change reconstructions from La Mancha coastal lagoon, Veracruz, México. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol, Palaeoecol.* 520: 150-162. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.01.033>
- Augusto de Freitas. H., Ruiz Pessenda, L.C., Aravena, R., y Marques Gouveia, S.E. 2001. Late Quaternary Vegetation Dynamics in the Southern Amazon basin inferred from Carbon isotopes in soil organic matter. *Quaternary Research*, 55(1): 39-46.
- Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM). 2010. Atlas Ambiental de Panamá, Panamá. Panamá, República de Panamá. 190 pp. www.anam.gob.pa
- Autoridad Nacional del Ambiente y Autoridad de los Recursos Acuáticos de Panamá. 2013. Manglares de Panamá: importancia, mejores prácticas y regulaciones vigentes. Panamá: Editora Novo Art, S.A., 72 pp.
- Behling, H., Cohen, M.C.L. y Lara, R.J. 2001. Studies on Holocene mangrove ecosystems dynamics of the Braganca Peninsula in north-eastern Para, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167, 225-242.
- Betancourt, J.L., Van Devender, T.R., y Martin, P.S. 1990. *Packrat middens: The last 40,000 years of biotic change.* Arizona, University of Arizona Press, 469 p.
- Bianchette, T.A., McCloskey, T.A., y Liu, K.B. 2017. A 7000-year history of coastal environmental changes from Mexico's Pacific Coast: A multi-proxy record from Laguna

Mitla, Guerrero. The Holocene. 27: 1214-1226.
<https://doi.org/10.1177/0959683616687379>

Bird, E.C. 2011. Coastal geomorphology: an introduction. John Wiley & Sons.

Blaauw, M. 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary geochronology* 5: 512-518.

Blois, J.L., Gotelli, N.J., Behrensmeyer, A.K., Faith, J.T., Lyons, S.K., Williams, J.W., Amatangelo, K.L., Bercovici, A., Du, A., Eronen, J.T., Graves, G.R., Jud, N., Labandeira, C., Looy, C.V., McGill, B., Patterson, D., Potts, R., Riddle, B., Terry, R., Tóth, A., Villaseñor, A., y Wing, S. 2014. A framework for evaluating the influence of climate, dispersal limitation, and biotic interactions using fossil pollen associations across the late Quaternary. *Ecography*, 37:1095-1108. doi.org/10.1111/ecog.00779

Boës, X. Rydberg, J., Martínez-Cortizas, A., Bindler, R. y Renberg, I. 2011. Evaluation of conservative lithogenic elements (Ti, Zr, Al, and Rb) to study anthropogenic element enrichments in lake sediments. *Journal of Paleolimnology* 46: 75-87.

Boyle, J. 2001. Redox remobilization and the heavy metal record in lake sediments: a modelling approach. *Journal of Paleolimnology* 26 (4): 423-431.

Bush, M.B., Rivera, R. 2001. Reproductive ecology and pollen representation among neotropical trees. *Global Ecology and Biogeography* 10: 359-368.

Bush, M.B. y Weng, C. 2007. Introducing a new (freeware) tool for palynology. *Journal of Biogeography* 34: 377-380.

Caballero-Rodríguez, D., Lozano-García, S., y Correa-Metrio, A. 2017. Vegetation assemblage of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover. *Journal of Vegetation Science*. 28:504-514.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12515>

Carlson, R.R., Evans, L.J., Foo, S.A., Grady, B.W., Li, j., Seeley, M., Xu, Y., y Asner, G.P. 2021. Synergistic benefits of conserving land-sea ecosystems. *Global Ecology and Conservation*. 28: e01684.

Castaño, A. Urrego, L., y 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, V., guerra, G., y Broce, K. 2016. Establecimiento de una línea base de parámetros de calidad de agua marina costera para la evaluación de los posibles efectos del cambio climático en punta Galeta, Playa teta, Playa Hermosa y Playa La Marinera. *Revista de I+D Tecnológico*. 12 (1): 22-32

Castillo Campos, G. y Medina Abreo, M. E. 2002. Árboles y arbustos de la reserva natural de La Mancha, Veracruz.

Chisholm, B., y Blake, M. 2006. Diet in prehistoric Soconusco. In: Staller JE, Tykot RH and Benz BF (eds) *Histories of Maize: Multidisciplinary Approaches to Prehistory, Biogeography Domestication, and the Evolution of Maize*. San Diego, CA: Academic Press, pp. 161–172.

Chivelet, J.M. y Muñoz-García, M.B., 2015. Estratigrafía de isótopos de oxígeno y la reconstrucción de los cambios climáticos del pasado». *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*. 23, (2) p. 160, <https://www.raco.cat/index.php/ECT/article/view/306516> [Consulta: 21-12-2020].

Chowdhury, R.R., Uchida, E., Chen, L., Osorio, V., Yoder, L. 2017. Anthropogenic drives of mangrove loss: geographic patterns and implications for livelihoods. In: *Mangrove Ecosystems: a global biogeographic perspective*. Rivera-Monroy, V.H., Lee, S.Y., Kristensen, E., Twilley, R.R. (eds). Springer International Publishing. 245-274. DOI: 10.1007/978-3-319-62206-4_9

Cintrón, G., Schaeffer-Novelli, Y. 1984. Methods for studying mangrove structure. In: Snedaker, S., J. Snedaker (Ed). *The Mangrove Ecosystem: research methods*. UNESCO.

Clark, I.D., Fritz, P. 1997. Environmental isotopes. *Science*, 133 (3465): 1702-1703.

Cohen, A.S. 2003. *Paleolimnology: The history and evolution of lake systems*. Oxford University Press, New York.

Cohen, M.C.L., Lara, R.J., Cuevas, E., Mulero Oliveras, E., Sternbergf, L.D.S. 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. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.03.041>

Cohen, M. C. L. Pinto Camargo, P. M., Pessenda, L.C.R., Lima Lorente, F., De Souza, A.V., Martins Corrêa, J.A. Bendassolli, Marianne Dietz. 2021. Effects on the middle Holocene high sea-level stand and climate on Amazonian mangrove. *Journal of Quaternary Science*. 36 (6): 1013-1027.

Cohen, M.C.L., Rodríguez, E., Rocha, D.O.S., Freitas, J., Fontes, N.A., Pessenda, L.C.R., de Souza, A.V., Gomes, V.L.P., França, M.C., Bonotto, D.M., y Bendassolli, J.A. 2020. Southward migration of the austral limit of mangroves in South America. *Catena*. 195: 104775 <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104775>

Cohen, M.C.L., Souza-Filho, P.W.M., Lara, R.J., Behling, H., y Angulo, R.J. 2005. A Model of Holocene Mangrove Development and Relative Sea-level Changes on the Bragança Peninsula (Northern Brazil). *Wetlands. Ecol. Manage*, 13: 433–443. <https://doi.org/10.1007/s11273-004-0413-2>

Colinvaux, P., de Olivera, P.E. y Moreno, P.J.E. 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas*. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.

- Conroy, J.L., Overpeck, J.T., Cole, J.E., Shanahan, T.M. y Steinitz-Kannan, M. 2008. Holocene changes in eastern tropical Pacific climate inferred from a Galápagos Lake sediment record. *Quaternary Science Reviews* 27: 1166-1180.
- Cooke, R. y Ranere, A.J. 1992. Prehistoric human adaptations to the seasonally dry forests of Panama. *World Archaeology* 24: 114-133.
- Cordero-Oviedo, C., Correa-Metrio, A., Urrego, L.E., Vázquez, G., Blaauw, M., Escobar, J., y Curtis, J.H. 2019. Holocene establishment of mangrove forests in the western coast of the Gulf of Mexico. *Catena*. 180: 212-223. DOI10.1016/j.catena.2019.04.025
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Pérez, L., Schwalb, A. y Cabrera K.R. 2011. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene*, 21:681-692. <https://doi.org/10.1177%2F0959683610391321>
- Correa-Metrio, A., Cabrera, K.R., y Bush, M.B. 2010. Quantifying ecological change through Discriminant Analysis: a paleoecological example from the Peruvian Amazon. *J. Veg. Sci.* 21: 695-704.
- Correa-Metrio, A., Vélez, M.I., Escobar, J., St-Jacques, J.-M., López-Pérez, M., Curtis, J. y Cosford, J. 2016. Mid-elevation ecosystems of Panama: future uncertainties in light of past global climatic variability. *Journal of Quaternary Science* 31: 731-740.
- CREHO. 2010. Inventario de los Humedales Continentales y costeros de Panamá, Panamá: AVINA
- Cubit, J. D. 1984. "El valor de los manglares y de los arrecifes de franja como recurso natural en la provincia de Colón". *Revista Médica de Panamá* 9(1).
- Cubit, J.D., Windsor, D.M., Thompson, R.C. y Burgett, J.M. 1986. Water-level fluctuations, emersion regimes, and variations of echinoid populations on a Caribbean reef flat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 22: 719-737.
- D' Croz, L., y O' Dea, A. (2009). Nutrient and Chlorophyll Dynamics in Pacific Central America (Panama). *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*. Number 38: 335-344
- Day R., Fuller, M., Schmitd, V.A. 1977. Hysteresis properties of titanomagnetites: gran size and composition dependence. *Phys. Earth Planet. Inter.* 13: 260-267.
- De la Lanza-Espino, G., Ortíz-Pérez, M.A., y Carbajal Pérez, J.L. 2013. Diferencia hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas. Boletín del instituto de Geografía, UNAM.* 81:33-50.
- Dean, W.E., Gardner, J.V. y Piper, D.Z. 1997. Inorganic geochemical indicators of glacial-interglacial changes in productivity and anoxia on the California continental margin. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61: 4507-4518.

Digerfeldt, G y Henry, M. D. 1987. An 8000 year Holocene sea level record from Jamaica: implications for interpretation of Caribbean reef and coastal history. *Coral Reefs* 5: 165-169.

Donato, D. C., Kauffman, J.B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., y Kanninen, M. 2011. Mangroves among the most carbon-rich forest in the tropics. *Nature Geoscience*. DOI: 10.1038/NGEO1123

Duke, N.C. 2017. Mangrove floristics and biogeography revisited: further deductions from biodiversity hot spots, ancestral discontinuities, and common evolutionary processes. In: *Mangrove Ecosystems: A global Biogeographic perspective*. V.H. Rivera-Monroy et al., (ed). Springer International Publishing AG., 17-53. https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4_2

Ellison, A.M., Farnsworth, E.J., y Merkt, R., 1999. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography*. 8 (2), 95-115.

Ellison, J. 1996. Pollen evidence of Late Holocene mangrove development in Bermuda. *Global Ecol. Biogeogr.* 5:315-326. DOI: 10.2307/2997587

Ellison, A.M., 2004. Wetlands of central America. *Wetlands Ecology and Management* 12, 3-55.

Ellison, J. 2008. Long-term retrospection on mangrove development using sediment cores and pollen analysis: A review. *Aquatic Botany* 89: 93-104

Ewel, K., Twilley, R.R., y Ong, J.E. 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Glob. Ecol. Biogeogr. Letters*. 7, 83-94. DOI: 10.2307/2997700

Fægri, K., y Iversen, J., 1989. *Textbook 01 Pollen Analysis*. IV Edition K. Fægri, P.E. Kaland and K. Krzywinski. John Wiley and Sons: 328 p.

Feller, I. C., Friess, D. A., Krauss, K. W., y Lewis, R. R. 2017. The state of the world's mangroves in the 21st century under climate change. *Hidrobiología* 803, 1-12 <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3331-z>

Figueroa, V., Venegas, A. P., de la Galván Pastoriza, R., y Ribeiro, B. E. C. 1984. Estudio hidrobiológico en la Laguna de la Mancha, municipio de Actopan, Veracruz 1979-1980.

Flores-Verdugo, F., Moreno-Casasola, P., Agraz-Hernández, C.M., López-Rosas, H., Benítez-Pardo, D., y Travieso-Bello, A.C., 2007. La Topografía y el Hidroperíodo: Dos Factores que Condicionan la Restauración de los Humedales Costeros. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 80, 33-47. DOI: 10.17129/botsci.1755

Franca, M.C., Francisquini, M.I., Cohen, M.C.L., y Pessenda, L.C.R., 2014. Inter-proxy evidence for the development of the Amazonian mangrove during the Holocene. *Veg. Hist. Archaeobot.* 23(5), 527-542. DOI: 10.1007/s00334-013-0420-4.

França, M.C., Pessenda, L.C.R., Cohen, M.C.L., de Azevedo, A.Q., Fontes, N. A., Silva, F.B., de Melo, J.C.F., Piccolo, M.C., Bendassolli, J.A., y Macario, K. 2019. Late-Holocene subtropical mangrove dynamics in response to climate change during the last millennium. *Holocene*. Vol. 29(3): 445-456.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen.

García-Gil, G. El ambiente geomorfológico. En Moreno-Casasola P. (ed.) 2006. Entornos veracruzanos: la costa de la Mancha. Instituto de Ecología, a. C. Xalapa Ver. México, 576 pp.

García-Rodríguez, F. 2011. El Holoceno en la zona costera de Uruguay. Departamento de Publicaciones, Unidad de Comunicación de la Universidad de la República (UCUR). Montevideo, Uruguay. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/4139>

Geissert K, D. 2006. Procesos y cambios. En Moreno-Casasola P. (ed.) 2006. Entornos veracruzanos: la costa de la Mancha. Instituto de Ecología, a. C. Xalapa Ver. México, 576 pag.

Geissert Kientz, D. 1999. Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz. *Investigaciones geográficas* (40), 23-47.

Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L.L., Zhu, Z., Singh, A., Loveland, T., Masek, T., y Duke, N., 2011. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography* 20, 154–159. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00584.x>

Giry, C., Felis, T., Kölling, M., Scholz, D., Wei, W., Lohmann, G. y Scheffers, S. 2012. Mid-to late Holocene changes in tropical Atlantic temperature seasonality and interannual to multidecadal variability documented in southern Caribbean corals. *Earth and Planetary Science Letters* 331: 187-200.

Goldhaber, M.B. 2003. Sulfur-rich sediments. In: *Treatise on Geochemistry*, Volume 7. Editor: Fred T. Mackenzie. Executive Editors: Heinrich D. Holland and Karl K. Turekian. pp. 407. ISBN 0-08-043751-6. Elsevier, 2003., p.257-288

González, A., Broce, K., Fábrega-Duque, J., Tejedor-Flores, N., y Young, K. 2019. Identification and Monitoring of Microalgal Genera Potentially Capable of Forming Harmful Algal Blooms in Punta Galeta, Panama. *Air, Soil and Water Research*. <https://doi.org/10.1177/1178622119872769>

González, C. y Dupont, L.M. 2009. Tropical salt marsh succession as sea-level indicator during Heinrich events. *Quaternary Science Reviews* 28: 939-946.

González-García, S., Areli, Bojórquez-Serrano, J.I., Nájera-González, O., García Paredes, J.D., Madueño-Molina, A., y Flores-Vilchez, F., 2009. Regionalización ecológica de la llanura costera norte de Nayarit, México. *Investigaciones Geográficas*. 69, 21-32.

Graham, A. 1976. Studies in Neotropical Paleobotany. II. The Miocene Communities of Veracruz, Mexico, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63 (4), 787-842

Graham, A. 1991. Studies in neotropical paleobotany. X. The Pliocene Communities of Panama-Composition, numerical representations, and paleocommunity paleoenvironmental reconstructions. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78(2), 465-475

Graham, A. 1995., Diversification of Gulf/Caribbean Mangroves Communities through Cenozoic Time. *Biotropica* 27(1), 20-27. DOI: 10.2307/2388899

Gutiérrez-Ayala, L.V., Torrescano-Valle, N., E Islebe, G.A. 2012. Reconstrucción paleoambiental del Holoceno tardío de la reserva Los Petenes, Península de Yucatán, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas.* 29(3), 749-763.

Guzman, H. M., Cipriani, R., y Jackson, J. B. C. 2008. Historical Decline in Coral Reef Growth after the Panama Canal. *Ambio*, 37(5), 342–346 www.jstor.org/stable/25547914

Harvell, C.D., Mitchell, C.E., Ward, J.R., Altizer, S., Dobson, A.P., Ostfeld, R.S., y Samuel M.D., 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296(5576), 2158-2162. DOI: 10.1126/science.1063699

Haug, G. H., Hughen, K. A., Sigman, D. M., Peterson, L. C., y Röhl, U. 2001. Southward migration of the intertropical convergence zone through the Holocene. *Science*, 293(5533), 1304-1308.

Hays, P.D., y Grossman, E.L. 1991. Oxygen isotopes in meteoric calcite cements as indicators of continental paleoclimate. *Geology*; 19 (5): 441–444. doi: [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1991\)019<0441:OIMCC>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1991)019<0441:OIMCC>2.3.CO;2)

Hendy, A.J., 2013. Spatial and stratigraphic variation of marine paleoenvironments in the middle-upper Miocene Gatun Formation, Isthmus of Panama. *Palaios* 28, 210-227.

Hernández-Trejo, H. 2009. Efecto de las perturbaciones naturales y antropógenas en la estructura del manglar de La Mancha, Veracruz. Instituto de Ecología, AC (PhD thesis), Xalapa, Ver. Mexico (in Spanish).

Hernández-Trejo, H., Priego-Santander, A., López-Portillo, J., y Isunza-Vera, E., 2006. Los paisajes físico-geográficos de los manglares de la laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Interciencia*, 31(003): 211-219.

Hesse M., Halbritter H., Zetter R., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., y Ulrich S. 2009. *Pollen Terminology: An illustrated handbook*. SpringerWienNewYork. 266 pp.

Hodell, D.A. y Schelske, C.L. 1998. Production, sedimentation, and isotopic composition of organic matter in Lake Ontario. *Limnology and Oceanography* 43: 200-214.

Hoefs, J. 1997. *Stable Isotope Geochemistry*. 3rd Edition. Springer-Verlag, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-03377-7>

INEGI (Cartographer). (2015). Tinajitas [Carta topográfica].

INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Actopan, Veracruz de Ignacio de la Llave.

Infante-Mata, D., Moreno-Casasola, P., y Madero-Vega, C. 2014. ¿Pachira aquatica, un indicador del límite del manglar? *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(1), 143-160.

Islebe, G.A., Sánchez, O., 2002. History of Late Holocene vegetation at Quintana Roo, Caribbean coast of Mexico. *Plant Ecology*. 160, 187–192. DOI: 10.1023/A:1015865932012

Jaramillo, C., Bayona, G., 2000. Mangrove distribution during the Holocene in Tribugá Gulf, Colombia. *Biotropica*. 32 (2), 14-22. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00443.x>

Jennerjahn, T.C., Gilma, E., Krauss, K.W., Lacerda, L.D. Nordhaus, I., Wolanski, E., 2017. Mangrove Ecosystems under climate Change. In: *Mangrove Ecosystems: A global Biogeographic perspective*. V.H. Rivera-Monroy et al., (ed). Springer International Publishing AG. 211-244. https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4_7

Jolliffe, I.T. 1986. *Principal Component Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.

Jones, P. D., Briffa, K.R., Osborn, T.J., Lough, J.M., van Ommen, T.D., Vinther, B.M., Luterbacher, J., Wahl, E.R., Zwiers, F.W., Mann, M.E., Schmidt, G.A., Ammann, C.M., Buckley, B.M., Cobb, K.M., Esper, J., Goosse, H., Graham, N., Jansen, E., Kiefer, T., Kull, C., Küttel, M., Mosley-Thompson, E., Overpeck, J.T., Riedwyl, N., Schulz, M., Tudhope, A.W., Villalba, R., Wanner, H., Wolff, E., y Xoplaki, E., 2009. High-resolution palaeoclimatology of the last millennium: A review of current status and future prospects. *The Holocene*, 19: 3-49. doi:10.1177/0959683608098952.

Joo-Chang, J.C., Islebe, G.A., y Torrescano-Valle, N., 2015. Mangrove history during middle- and late-Holocene in Pacific south-eastern Mexico. *Holocene* 25, 651–662. <https://doi.org/10.1177/0959683614566217>

Jung, H., Koh, D., Kim, Y.S., Jeon, S., y Lee, J. 2020. Stable Isotopes of Water and Nitrate for the Identification of Groundwater Flowpaths: A Review. *Water* 2020, 12, 138.

Khan, N. S., Ashe, E., Horton, B. P., Dutton, A., Kopp, R. E., Brocard, G., Engelhart, S.E., Hil, 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

Kelts K., Hsü K.J., 1978. Freshwater carbonate sedimentation. In: Lerman A. (eds) *Lakes*. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-1152-3_9

Kilar, J.A. y Norris, J.N. 1988. Composition, export, and import of drift vegetation on a tropical, plant-dominated, fringing-reef platform (Caribbean Panama). *Coral Reefs* 7: 93-103.

Krauss, K., McKee, K. L., Lovelock, C.E., Cahoon, D.R., Saintilan, N., Reef, R., y Chen, Luzhen. 2013. *New phytologist*. 202 (1): 19-34

- Krukowski, S.T. 1988. Sodium metatungstate; a new heavy-mineral separation medium for the extraction of conodonts from insoluble residues. *Journal of Paleontology* 62: 314-316.
- Kylander, M.E., Ampel, L., Wohlfarth, B. y Veres, D. 2011. High-resolution X-ray fluorescence core scanning analysis of Les Echets (France) sedimentary sequence: new insights from chemical proxies. *Journal of Quaternary Science* 26: 109-117.
- Lambeck, K., Rouby, H., Purcell, A., Sun, Y., y Sambridge, M., 2014. Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111(43), 15296-15303. <https://doi.org/10.1073/pnas.1411762111>
- Lankford, R.R. 1976. Coastal lagoons of México: their origin and classification, In: *Estuarine Processes*. Academic Press.182-215. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751802-2.50022-9>
- Lara-Domínguez, A. L., Day, J. W., Yáñez-Arancibia, A., y Sáinz-Hernández, E. 2006. A dynamic characterization of water flux through a tropical ephemeral inlet, La Mancha Lagoon, Gulf of Mexico. Paper presented at the Coastal Hydrology and Processes: Proceedings of the AIH 25th Anniversary Meeting & International Conference "Challenges in Coastal Hydrology and Water Quality".
- Laskar, J., Robutel, P., Joutel, F., Gastineau, M., Correia, A. y Levrard, B. 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astronomy & Astrophysics* 428: 261-285.
- Lee, S., Jones, E., Diele, K., Castellanos-Galindo, G. y Nordhaus, I. 2017. Biodiversity. In: Rivera-Monroy, V.H., Lee, S., Kristensen, Y.E. & Twilley, R.R. (eds.) *Mangrove Ecosystems: a Global Biogeographic Perspective*, pp. pp. 55–86. Springer, New York, NY, USA.
- Leng, M.J., 2002. *Isotopes in palaeoenvironmental research*. Springer.
- Limón, B., y Ammie, E., 1982. *Anales de antropología: 2. Laboratorio de palinología*. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Universidad Autónoma de México. 19:143 p.
- Llanos López, R. 2021. Estudio paleoambiental de turneras tropicales altoandinas en la cabecera de Cuenca Cachi, Ayacucho, y su importancia como sumideros e carbono. [Tesis de Maestría. Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima-Perú].
- López-Portillo, J., y Ezcurra, E., 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques*. Número especial. 27-51. <https://doi.org/10.21829/myb.2002.801290>.
- Löwemark, L., Chen, H.-F., Yang, T.-N., Kylander, M., Yu, E.-F., Hsu, Y.-W., Lee, T.-Q., Song, S.-R., Jarvis, S., 2011. Normalizing XRF-scanner data: a cautionary note on the interpretation of high-resolution records from organic-rich lakes. *Journal of Asian Earth Sciences* 40, 1250-1256.

- Lozano-García, S., Correa-Metrio, A. y Luna, L., 2014. Análisis de la lluvia de polen moderna de la cuenca de México: una herramienta para la interpretación del registro fósil. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66:1-10.
- Lozano-García, S., Ortega, B., Roy, P.D., Beramendi-Orosco, L. y Caballero, M., 2015. Climatic variability in the northern sector of the American tropics since the latest MIS 3. *Quaternary Research*, 84:262-271. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2015.07.002>
- Lucas, S.G., 2007. Proxies and Triassic GSSPs. *Albertiana*, 36:174-175.
- Lugo, A. E., y Snedaker, S. C. 1974. The ecology of mangroves. *Annual review of ecology and systematics*, 39-64.
- Macintyre, I.G., y Glynn, P.W., 1976. Evolution of modern Caribbean Fringing Reef, Galeta point, Panama. *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.* 60 (7), 1054-1072. <https://doi.org/10.1306/C1EA3618-16C9-11D7-8645000102C1865D>
- Mackay, A., Battarbee, R., Birks, J., y Oldfield, F., 2004. *Global Change in the Holocene*. Oxford University Press Inc. New York. 528 p.
- Maher, B.A., y Thompson, R., 2001. *Quaternary climates, environments and magnetism*. Editorial Cambridge University Press. Reino Unido.
- Malcolm, J.R., Liu, C., Neilson, R.P., Hansen, L., y Hannah, L., 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conserv. Biol.* 20(2), 538-548. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x
- Mann, M.E., Zhang, Z., Rutherford, S., Bradley, R.S., Hughes, M.K., Shindell, D., Ammann, C., Faluvegi, G. y Ni, F. 2009. Global signatures and dynamical origins of the Little Ice Age and Medieval Climate Anomaly. *Science* 326: 1256-1260.
- Mantilla, F.L., Tassinari, C.C., y Mancini, L.H., 2006. Estudio de isótopos de C, O, Sr y de elementos de tierras raras (REE) en rocas sedimentarias Cretácicas de la Cordillera Oriental (Dpto. de Santander, Colombia): implicaciones paleohidrogeológicas. *Boletín de Geología*, 28 (1): 61-80.
- 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. y 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.
- Marcos M. A., Espinosa, M.A., Mancino, M V., y Favier Dunois, C.M., 2014. Múltiples indicadores de los cambios ambientales desde el Holoceno medio en el noroeste de Patagonia (Bajo la Quinta), Argentina. *Ameghiniana* 51 (4): 344-360.
- Marcott, S. A., Shakun, J.D., Clark, P.U., y Mix, A.C., 2013. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years, *Science*, 339: 1198–1201

Martínez-Hernández, E., 1980. Catálogo Palinológico de la Cuenca Fuentes-Río Escondido, Series técnicas de la CFE, México.

Masson-Delmotte, V., Hou, S., Ekayki, A., Jouzel, J., Aristarain, A., Bernando, R. T., y Frezzotti, M., 2008. A review of Antarctic surface snow isotopic composition: Observations atmospheric circulation, and isotopic modelling. *Journal of climate*. 21 (13): 3359-3387.

Matus, P. J., Contreras, B. G., Morales, S. C., y Castro, C. 1994. Dinámica sedimentológica en secas, lluvias y nortes en la laguna de La Mancha, Veracruz, México. Paper presented at the III Congreso de Ciencias del Mar, La Habana, Cuba.

Mayewski, P.A., Rohling, E.E., Stager, J.C., Karlén, W., Maash, K.A., Meeker, L.D., Meyerson, E.A., Gasse, F., van Kreveld, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R.R. y Steig, E.J. 2004. Holocene climate variability. *Quat. Res.* 62(3): 243-255.

McCloskey, T.A., y Liu, K.B., 2012. A sedimentary-based history of hurricane strikes on the southern Caribbean coast of Nicaragua. *Quat. Res.* 78, 454–464. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2012.07.003>

McGuire, K., y McDonnell, J.J. (2007). Stable isotope tracers in watershed hydrology. En R. Michener, & K. Lajtha, (Eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Second edition, (pp. 334-374). Wiley/ Blackwell: Malden, MA, USA.

McKee KL, y Faulkner PL .2000. Mangrove peat analysis and reconstruction of vegetation history at the Pelican Cays, Belize. *Atoll Res Bull* 468:46–58

McKee KL. 2011. Biophysical controls on accretion and elevation change in Caribbean mangrove ecosystems. *Estuar Coast. Shelf. Sci.* 91(4):475–483.

McKee, K.L., Cahoon, D.R. y 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.

Medina, E., Cuevas, E., Popp, M. y Lugo, A.E. 1990. Soil salinity, sun exposure, and growth of *Acrostichum aureum*, the mangrove fern. *Botanical Gazette* 151: 41-49.

Méndez, A. P., López-Portillo, J., Hernández-Santana, J. R., Ortiz Pérez, M. A., y Orozco, O. 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.

Metcalfe, S.E., Barron, J.A. y Davies, S.J., 2015. The Holocene history of the North American monsoon: “known knowns” and “known unknowns” in understanding its spatial and temporal complexity. *Quaternary Science Reviews*, 120:1-27. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.04.004>

Metcalfe, S.E., O’Hara, S.L., Caballero, M. Davies, S.J., 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico: a review. *Quaternary Science Reviews*, 19:699-721. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00022-0](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00022-0)

- Meyers, P.A., 1997. Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic geochemistry* 27, 213-250.
- Meyers, P., Lallier-vergès, E., 1999. Lacustrine Sedimentary Organic Matter Records of Late Quaternary Paleoclimates. *Journal of Paleolimnology* 21, 345-372.
- Meyers, P.A. 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic geochemistry* 34: 261-289.
- Meyers, P.A., y Teranes, J.L., 2001. Sediment organic matter. In: Last W.M Smol, J.P. (Eds) *Tracking environmental change using lake sediments, vol. 2: Physical and geochemical Techniques*. Dordrecht, Kluwer Academic Publisher, pp 239-269.
- Mira, J.D. Urrego, L.E., Monsalve, K. 2019. Determinantes naturales y antrópicos de la distribución estructura y composición florística de los manglares de la Reserva Natural Sangaré, Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 67(4), 810-824.
- Monacci, N.M., Meier-Grünhagen, U., Finney, B.P., Behling, H. y Wooller, M.J. 2009. Mangrove ecosystem changes during the Holocene at Spanish lookout Cay, Belize. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 37-46.
- Moreno-Casasola, P. 2003. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR).
- Moreno-Casasola, P. 2006. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Xalapa, Veracruz, México: Instituto de Ecología, A. C.
- Moreno-Casasola, P., y Infante-Mata, D., 2009. Manglares y selvas inundables. Instituto de Ecología, Xalapa.
- Moy, C.M., Seltzer, G.O., Rodbell, D.T. & Anderson, D.M. 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* 420: 162-165.
- Negendak, J., Emmermann, R., Krawczyk, R., Mooser, F., Tobschall, H., y Werle, D. 1985. Geological and geochemical investigations on the eastern Trans Mexican Volcanic Belt. *Geofísica Internacional*, 24(4).
- Nesbitt, H. W., Young, G. M., 1982 Early proterozoic climates and plate motions inferred from major element chemistry of lutites. *Nature* 299: 715-717.
- Novelo-Retana, A. 1978. La vegetación de la estación biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica*, 3(1), 9-23.
- Osland, M.J., Day, R.H., Hall, C.T., Brumfield, M.D., Dugas, J.L., Jones, W.R., 2017. Mangrove expansion and contraction at a poleward range limit: climate extremes and land-ocean temperature gradients. *Ecology*. 98(1), 125-137. <https://doi.org/10.1002/ecy.1625>

Palacios-Chávez, R. y Rzedowski, J. (1993) Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principios del Mioceno medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Act. Bot. Mex.* 24, 1-96

Paton, S. 2019. Monthly summary Galeta Station. In. The Smithsonian Institution.

Peltier, W.R., Fairbanks, R.G., 2006. Global glacial ice volume and Last Glacial Maximum duration from an extended Barbados sea level record. *Quat. Sci. Rev.* 25(23-24), 3322-3337. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.04.010>

Piperno, D.R. 2006. Quaternary environmental history and agricultural impact on vegetation in central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 274-296.

Piperno, D.R., Bush, M.B. y Colinvaux, P.A. 1991. Paleoecological perspectives on human adaptation in Panama. II: The Holocene. *Geoarchaeology*: 227-250.

Pirazzoli, P. A., 1990. Present and near future global sea-level changes. *Bulletin of the INQUA*, 13. 14

Ramcharan, E.K. 2004. Mid-to-late Holocene Sea level influence on coastal wetland development in Trinidad. *Quat. Int.* 120, 145-151.

Ramcharan, E.K. y McAndrews, J.H. 2006. Holocene development of coastal wetland at Maracas bay, Trinidad, West Indies. *Journal of Coastal Research* 22: 581-586.

Ramírez-Herrera, M.T., Cundy, A.B., Kostoglodov, V., y Ortiz, M., 2009. Late Holocene tectonic land-level changes and tsunamis at Mitla lagoon, Guerrero, Mexico. *Geofísica Internacional* 48(2), 195-209.

Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Buck, C. E. Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Hafliðason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T. H. Hoffmann, D. L. Hogg, A. G., Hughen K. A., Kaiser K. F., Kromer, B., Manning, S. W., Niu, M., Reimer, R. W. Richards, D. A. Scott E. M., Southon, J. R., Staff, R. A., Turney, C. S. M., y van der Plich, J., 2013. INTCAL13 and marine 13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55 (4): 1869-1887

Reimer, P.J., Austin, W.E., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R.L. y Friedrich, M. 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*: 1-33.

Rico-Gray, V. 1979. El manglar de la laguna de La Mancha, Ver., México. Estructura y productividad neta. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM.

Riding, J.B. y Kyffin-Hughes, 2004. A review of the laboratory preparation of palynomorphs with a description of an effective on-acid technique. *Revista Brasileira de Paleontología* 7(1): 13-44.

Robin, C. 1982. Relations volcanologie, magmatologie, géodynamique: application au passage entre volcanismes alcalin et andésitique dans le sud Mexicain,(Axe Trans-Mexicain et Province Alcaline Orientale: UER de recherche scientifique et technique, Université de Clermont-Ferrand.

Ropelewski, C.F., Jones, P.D., 1987. An extension of the Tahiti-Darwin southern oscillation index. *Monthly weather review* 115, 2161-2165.

Rothwell, R.G. y 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*, pp. 25-102. Springer Netherlands, Dordrecht.

Roubik, D.W. y Moreno, P.J.E. 1991. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. *Monographs in Systematic Botany* 36, Missouri Botanical Garden.

Rovai, A.S., Twilley, R.R., Castañeda-Moya, E., Riul, P., Cifuentes-Jara, M., Manrow-Villalobos, M., Horta, P.A., Simonassi, J.C., Fonseca, A.L. & Pagliosa, P.R. 2018. Global controls on carbon storage in mangrove soils. *Nature Climate Change* 8: 534-538.

Roy P.D., Jonathan, M.P., Pérez-Cruz, L.L., Sánchez-Cordoba, M.M., Quiroz-Jiménez, J.D., Romero Martin, F., 2012. A millennial scale Late Pleistocene-Holocene paleoclimatic register from western Chihuahua Desert, Mexico. *Boreas*. 10.1111/j.1502-3885.2012.00266.x.

Roy, P.D., Smykatz-Kloss, W., Sinha, R., 2006 Late Holocene geochemical history inferred from Sambhar and Didwana playa sediments, Thar Desert: comparison and synthesis. *Quaternary international*. 144(1): 84-98.

Roy, PD., Smykatz-Kloss, W., 2007. REE geochemistry of the recent playa sediments from the Thar desert, India: an implication to playa sediments provenance. *Chemie der Erde Geochemistry* 67: 55-68.

Ruddiman, W.F., 2008. *Earth's Climate: Past and future*. 2da Ed. W. H. Freeman. 465 p.

Ruiz-Fernández, A.C., Agraz-Hernández, C.M., Sánchez-Cabeza, J.A., Díaz-Asencio, M., Pérez-Bernal, L.H., Chan Keb, C.A., López-Mendoza, P.G., Blanco y Correa, J.M., Ontiveros-Cuadras, J.F., Osti Sáenz, J., y Reyes-Castellanos, J.E., 2018. Sediment geochemistry, accumulation rates and forest structure in the large tropical mangrove ecosystem. *Wetlands* (38), 307-325. <https://doi.org/10.1007/s13157-017-0969-2>

Ruiz-Luna, A., Cervantes Escobar, A. y Berlanga-Robles, C. Assessing Distribution Patterns, Extent, and Current Condition of Northwest Mexico Mangroves. *Wetlands* 30, 717–723 (2010). <https://doi.org/10.1007/s13157-010-0082-2>

Rull, V. 1998. Evolución de los manglares neotropicales: La crisis del Eoceno. *Interciencia*. 23(6): 355-362

Rull, V., Vegas -Vilarrúbia, T., y De Pernía, N.E., 1999. Palynological record of an Early Mid Holocene Mangrove in Eastern Venezuela. Implications for sea-level rise and disturbance history. *J. Coast. Res.* 15(2), 496-504.

Saintilan, N., Khan, N.S., Ashe, E., Kelleway, J.J., Rogers, K. Woodroffe, C.D., Horton, B.P., 2020. Thresholds of mangrove survival under rapid sea level rise. *Science*. Vol 368 (6495): 1118-1121. DOI: 10.1126/science.aba2656

Saintilan, N., Wilson, N.C., Rogers, K., Rajkaran, A., y Krauss, K.W., 2014 Mangrove expansion and salt marsh decline at mangrove poleward limits. *Glob Chang Biol.* 20, 147–157. <https://doi.org/10.1111/gcb.12341>

Schmidt, D.P. 2008. A palynological and stratigraphic analysis of mangrove sediments at Punta Galeta, Panama. Doctor of Philosophy, University of California, Berkeley.

Schneider, R.R., Schulz, H.D., Hensen, C., 2006. Marine carbonates: their formation and destruction, in: Schulz, H.D., Zabel, M. (Eds.), *Marine geochemistry*. Springer, New York, pp. 311-337.

Segura, R. 2003. Dinámica espacio-temporal de nutrientes en la laguna de La Mancha, Veracruz, México. Universidad Autónoma Metropolitana.

Smedley, P.L., Kinniburgh, D.G., 2017. Molybdenum in natural waters: A review of occurrence, distributions and controls. *Applied Geochemistry* 84, 387-432.

Shaohua X., He,Z., Zhang, Z., Guo, Z., Guo, W., Lyu, H., Li, J., Yang, M., Du, Z., Huang, Y., Zhou, R., Zhong, C., Boufford, D.E., Lerdau, M., y Wu, C., Duke,N.C., 2017 The origin, diversification and adaptation of a major mangrove clade (Rhizophoreae) revealed by whole-genome sequencing, *Natl Sci Rev*, 4(5): 721–734. doi:10.1093/nsr/nwx065.

Silva-Barroso, P.G., Bardají, T., Roquero, E., Baena-Preysler, J., Cearreta, A., Rodríguez-Pascua, M.A., Rosas, A., Zazo, C., Goy, J.L., 2017. El periodo Cuaternario: La historia Geológica de la Prehistoria. *Cuaternario y Geomorfología*. 31(3-4), 12-21. DOI: <https://doi.org/10.17735/cyg.v31i3-4.55588>

Sirkin, L., 1985. Late Quaternary stratigraphy and environments of the West Mexican coastal plain. *Palynology*. 9, 3-25. DOI: 10.2307/3687545

Sklar, F. H., Carlson, C, Coronado-Molina, c y Maran, A. C. 2021. Coastal Ecosystem Vulnerability and Sea Level Rise (SLR) in south Florida: a mangrove transition projection. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 9: 1:17

Smedley, P.L. y Kinniburgh, D.G. 2017. Molybdenum in natural waters: A review of occurrence, distributions and controls. *Applied Geochemistry* 84: 387-432.

Soares, M. 2009. A conceptual model for the responses of mangrove forests to sea level rise. *J. Coast. Res.*, 267-271.

Sosa-Nájera, S., Lozano-García, S., Roy, P.D., Caballero, M., 2010. Registro de sequías históricas en el occidente de México con base en el análisis elemental de sedimentos lacustres: El caso del lago de Santa María del Oro. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 62(3): 437-451 <http://dx.doi.org/10.18268/BSGM2010v62n3a8>

Souchez, R. Lorrain, R., y Tison J-L., 2002. Stable isotopes and the physical environment. *Belgian Journal of Geography*. 2: 133-144.

Sousa, W.P. y Mitchell, B.J. 1999. The effect of seed predators on plant distributions: is there a general pattern in mangroves? *Oikos*: 55-66.

Sousa, W.P., Kennedy, P.G., Mitchell, B.J. y Ordóñez L, B.M. 2007. Supply-side ecology in mangroves: do propagule dispersal and seedling establishment explain forest structure? *Ecological Monographs* 77: 53-76.

Spalding M. D. Blasco F. Field C. D. . 1997. *World Mangrove Atlas*. Okinawa (Japan): International Society for Mangrove Ecosystems.

Tomlinson, P., 2016. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139946575>

Torrescano, N., e Islebe, G., 2006. Tropical forest and mangrove history from southeastern México: a 5000 yr pollen record and implications for sea level rise. *Veget Hist Archaeobot*. 15, 191-195. <https://doi.org/10.1007/s00334-005-0007-9>

Toscano, M.A. y Macintyre, I.G. 2003. Corrected western Atlantic sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated 14 C dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat. *Coral reefs* 22: 257-270. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0315-4>

Toth, L.T. y Aronson, R.B., 2019. The 4.2 ka event, ENSO, and coral reef development. *Clim. Past*, 15, 105–119, <https://doi.org/10.5194/cp-15:105-2019>.

Toth, L.T., Aronson, R.B., Cobb, K.M., Cheng, H., Edwards, R.L., Grothe, P.R. y Sayani, H.R. 2015. Climatic and biotic thresholds of coral-reef shutdown. *Nature Climate Change* 5: 369-374.

Tovar, R.E., Sedov, S., Montellano-Ballesteros, M., Solleiro, E., Benammi, M., 2014. Paleosols, bones, phytoliths, and $\delta^{13}\text{C}$ signatures of humus and teeth in the sequence of Axamilpa, Puebla: Inferences for landscape evolution and megafauna paleoecology during MIS 3-2 in Southern Mexico. *Catena*, 112:25-37. doi.org/10.1016/j.catena.2013.03.015

Traverse, A. (2007) *Paleopalynology*, The Netherlands, Springer.

Travieso-Bello, A. 2000. Biodiversidad del paisaje costero de La Mancha, Actopan, Veracruz. tesis de Maestría, Instituto de Ecología, A. C, Xalapa, Veracruz, México.

Tribovillard, N., Algeo, T.J., Lyons, T. y Riboulleau, A. 2006. Trace metals as paleoredox and paleoproductivity proxies: an update. *Chemical Geology* 232: 12-32.

URBIO. 1999. Plan de Desarrollo para el Área de Sherman-San Lorenzo, Sector Atlántico Oeste (ARI).

Urrego, L.E. 2018. Cananguchales y manglares: humedales forestales de las zonas bajas tropicales, tan semejantes como contrastantes. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ext. Fis. Nat.* 42 (162): 80-95.

Urrego, L.E., Bernal, G. y 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. y González-Arango, C. 2018. Colombian Caribbean mangrove dynamics: anthropogenic and environmental drivers. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 70: 133-145.

Urrego, L.E., Correa-Metrio, A., Gonzáles, C., Castaño, A.R., y Yokoyama. Y., 2013. Contrasting responses of two Caribbean mangroves to sea-level rise in the Guajira Peninsula (Colombian Caribbean). *Paleogeogra. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 370, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.11.023>

Valdés, J. López, L., LoMónaco, S y Ortlieb, L. 2000. Condiciones paleoambientales de sedimentación y preservación de materia orgánica en bahía Mejillones del sur (23°S), Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía.* 35 (2): 169-180.

Vázquez-Selem, L., Lachniet, M.S., 2017. The deglaciation of the mountains of Mexico and Central America. *Cuadernos de Investigación Geográfica,* 43:553-570. <http://dx.doi.org/10.18172/cig.3238>.

Vedel, V., Behling, H., Cohen, M. Lara, R., 2006. Holocene mangrove dynamics and sea-level changes in northern Brazil, inferences from the Taperebal core in northeastern Pará State. *Veget. Hist. Archaeobot.* 15(2), 115-12. DOI: 10.1007/s00334-005-0023-9

Velez, M.I., Escobar, J., Brenner, M., Rangel, O., Betancourt, A., Jaramillo, A.J., Curtis, J.H. y Moreno, J.L. 2014. Middle to late Holocene relative sea level rise, climate variability and environmental change along the Colombian Caribbean coast. *The Holocene* 24: 898-907.

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 and Sustainability* 2, e01211.

White, W.M. 2013. *Geochemistry.* John Wiley & Sons.

Willard, D.A., Weimer, L.M. y Riegel, W.L. 2001. Pollen assemblages as paleoenvironmental proxies in the Florida Everglades. *Review of Palaeobotany & Palynology* 113: 213-235.

Williams, G., Fensome, R., Miller, M., y Bujak J., 2018. Microfossils: Palynology. In: Sorkhabi R. (eds) Encyclopedia of Petroleum Geoscience. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Cham.

Winter A., Zanchettin, D., Lachniet, M., Vieten, R., Pausala, F.S.R., Charpentier-Ljungqvist, F., Cheng, H., Edwards, R.L., Miller, T., Rubinetti, S., Rubiño, A., and Taricco, C. 2020. Initiation of a stable convective hydroclimatic regime in Central America circa 9000 years BP. Nature Communications. 11, 716 <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14490-y>

Woodring, W.P. 1957. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. US Government Printing Office, Washington.

Woodroffe, C., 1993. Mangrove sediments and geomorphology, in: Robertson, A.I., Alongi, D.M. (Eds.), Coastal and estuarine studies. American Geophysical Union, Washington DC, pp. 7-43.

Xu, S., He, Z., Zhang, Z., Gou, Z., Gou, W., Lyu, H. Li, J., Yang, M., Du, Z., Huang, Y., Zhou, R., Zhong, Cboufford, D. E., Lerdau, M., Wu, C., Duke, N., The International Mangrove Consortium, Shi, S., 2017. The origin, diversification and adaptation of a major mangrove clade (Rhizophoreae) revealed by whole-genome sequencing. National Science Review 4, 721-734. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwx065>

Yao, Q., Liu, K., Platt, W. y Rivera-Monroy, V., 2015. Palynological reconstruction of environmental changes in coastal wetlands of the Florida Everglades since the mid-Holocene. Quat. Res. 83(3), 449-458. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2015.03.005>

APENDICE

Articulo anexo



Mid to late Holocene sea-level rise and precipitation variability recorded in the fringe mangroves of the Caribbean coast of Panama

Carlos Castañeda-Posadas^{a,b}, Alex Correa-Metrio^{b,c,*}, Jaime Escobar^{d,e}, J. Enrique Moreno^e, Jason H. Curtis^f, Maarten Blaauw^g, Carlos Jaramillo^e

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México 04510, Mexico

^b Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México 04510, Mexico

^c Centro de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Juriquilla, Querétaro 76230, Mexico

^d Departamento de Ingeniería Civil y Ambiental, Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia

^e Center for Tropical Paleocology and Archaeology, Smithsonian Tropical Research Institute, Box 0843-03092, Balboa, Panama

^f Department of Geological Sciences, University of Florida, Gainesville, FL 32611, United States of America

^g School of Natural and Built Environment, Queen's University Belfast, Belfast BT7 1NN, United Kingdom

ARTICLE INFO

Editor: Howard Falcon-Lang

Keywords:

Mangroves
Sea level rise
Precipitation variability
Caribbean
Pollen analysis
Geochemical analysis
Holocene

ABSTRACT

Throughout the Holocene, two of the most important factors involved in the evolution of tropical coastlines have been fluctuations in sea level and regional climates. The geological record provides insightful realizations of the complex interaction between these two factors, improving our understanding of the evolution of littoral zones. Here we present the sedimentary record of a mangrove swamp located in Punta Galeta, Caribbean coast of Panama. Through the conjunction of geochemical and biological sedimentary indicators, we reconstruct environmental dynamics of the area for the last ~5200 years. Between ~5200 and ~1800 cal yr B.P., the progressive dominance of carbonates and a decrease of mangrove pollen indicate increasing marine influence in the area, probably facilitated by a progressively drier climate. Between 3100 and 1800 cal yr B.P., the embayment was flooded by marine water resulting in a landward migration of mangroves. From ~1800 cal yr B.P. to present, the pollen and organic matter records indicate that mangrove vegetation belt recovered, contributing a large proportion of organic matter to the sediment and advancing the shoreline seaward. The maturation of the mangrove forest has resulted in a progradation process that offsets between 4 and 5 m of sea level rise occurred through the last ~5000 years. This process was facilitated by the progressive decrease in rates of sea level rise and by increasing sedimentation rates resulting from a higher accumulation of organic matter from the more vigorous vegetation and more terrigenous input associated with higher regional precipitation. The record of Punta Galeta demonstrates that the evolution of fringe mangroves throughout the Holocene has been mostly driven by sea level rise, which effects are potentially offset by erosion during times of high precipitation. Thus, across the Caribbean coast, precipitation regimes have played a pivotal role at defining the structure and function of mangrove communities.

1. Introduction

Regional coastal dynamics are defined by the differential strength of continental and marine influences that act upon a specific area (Bird, 2011). The local geomorphology and the balance between continental and marine influences define the physiognomy and complexity of the resulting ecosystems, which range from coastal dune fields to exuberant mangrove forests (Alongi, 2020; Ellison, 2004). These ecosystems intermediate the interchange of matter and energy between continental

and marine areas and largely define the physiognomy of the coastlines (Alongi, 2020). Continental influences are mostly represented by the input of a mixture of materials of minerogenic and organic origin, transported mostly by rain and wind or produced in situ. Thus, these influences are mainly dominated by regional climates and the nature of the depositional environments. Marine influences, on the other hand, manifest through the erosive action of the waves and tides, and the control that sea level exerts on the hydraulic and compositional properties of the coastal soils. Through the Holocene, regional climates of

* Corresponding author at: Centro de Geociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Juriquilla, Querétaro 76230, Mexico.

E-mail address: acorrea@geociencias.unam.mx (A. Correa-Metrio).

<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.110918>

Received 9 November 2021; Received in revised form 1 March 2022; Accepted 3 March 2022

Available online 7 March 2022

0031-0182/© 2022 Elsevier B.V. All rights reserved.

Central America and sea level in the Caribbean have been variable (e.g. Khan et al., 2017; Stansell et al., 2020; Toscano and Macintyre, 2003; Winter et al., 2020), resulting a dynamic coastal landscape where ecosystems have been in a constant process of reconfiguration. Regional precipitation regimes, and thus sediment transport, have varied at time-scales from annual (e.g. interannual variability of the Pacific system, Conroy et al., 2008) to millennial (e.g. the progressive southern displacement of the intertropical convergence zone, ITCZ, Haug et al., 2001). Sea level, on the other hand, has been rising at a progressively lower rate through time, reaching relatively stable levels between ~6000 and 5000 cal yr B.P. (Khan et al., 2017; Lambeck et al., 2014; Toscano and Macintyre, 2003). Thus, the modern landforms and ecosystems are the result of a dynamic evolutive history highly dependent on local and regional conditions.

Mangrove forests are probably the most exuberant ecosystem established in the intertidal zone of tropical and subtropical regions, in settings usually protected from the direct action of the waves (Lugo and Snedaker, 1974). Classified among the most productive ecosystems in the world, mangrove forests offer goods and services such as protection of the coastline from extreme weather events, storage of carbon, shelter for marine and terrestrial fauna, among others (Ward et al., 2016). During times of marine transgressive events such as the Holocene, their persistence over a given location largely depends on the input of lithogenic and organic materials offsetting sea level rise (Jaramillo and Bayona, 2000; Soares, 2009), a process facilitated by high precipitation regimes that associate with high erosion rates. Whereas sea level rises, mangroves facilitate terrain accretion and promote progradation processes, which are only possible given a reasonable input of sediments (Woodroffe, 1993). Thus, Holocene dynamics of mangroves provide hints into their response to rising sea level, although the variability of the input of continental can be an important source of variability. In this sense, the development of mangroves along coastal settings characterized by the absence of major tributaries (fringe mangroves, Lugo and Snedaker, 1974) offers a natural laboratory to identify vegetation responses to rising sea level.

Fringe mangrove communities have long thrived behind beach

ridges and in embayments of the Caribbean (Ellison, 2004). In Panama, Punta Galeta is a good example of a setting protected from the direct effect of the waves inhabited by mangroves since at least 7000 cal yr B.P. (Macintyre and Glynn, 1976). The communities is composed of four mangrove species (*Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa*, and *Rhizophora mangle*), each one adapted to specific conditions of salinity and soil hydric regime, in turn defined by local geomorphology and the spatial structure of the intertidal zone (Ellison, 2004; Lugo and Snedaker, 1974; Sousa et al., 2007). Given the absence of major fluvial discharge into the area, mangrove dynamics through the Holocene have probably been largely dominated by sea level rise. We reconstruct the local and regional environmental history by analyzing geochemical and biological indicators in a sediment core from an embayment. Our main goal is to identify the effects of progressive sea level rise on the composition and structure of local mangrove communities, and the possible modulating role of regional climate. Whereas geochemical indicators provide insights on the environmental setting at local and regional spatial scales, palynological indicators provide independent evidence on local vegetation dynamics.

2. Study area

Punta Galeta is located on the Caribbean coast of central Panama, on the eastern side of the Panama Canal. It consists of a small peninsula surrounded by small islands (Fig. 1). The regional basement rock is part of the Gatun Formation, a middle and upper Miocene geological unit composed of massive siltstone to fine sandstone, and tuff, rich in molluscan fauna (Hendy, 2013; Woodring, 1957). The regional coastline is covered by deposits of marine carbonates that, in the Galeta coral reef, reach depths of at least 14 m (Macintyre and Glynn, 1976) (Fig. 1). Towards the embayments and behind the beach ridges, mangrove forests and swamps have developed, producing deposits rich in organic matter. The swamps are protected from direct wave action by a fringing reef flat that extends seaward, with its highest elevation in the fore reef and decreasing height landward (Kilar and Norris, 1988). The tidal regime is semidiurnal, with a mean diurnal range of 33.5 cm and a mean

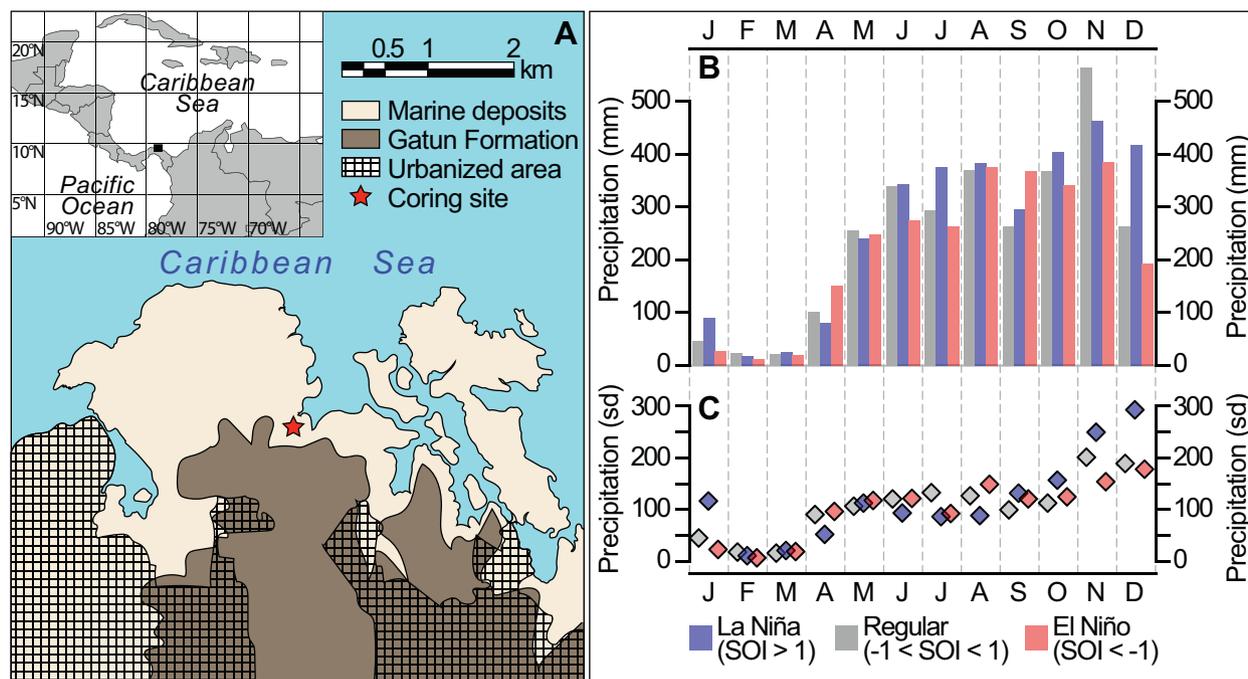


Fig. 1. Study area. A. Core site location (red star) and geology of Punta Galeta, Caribbean coast of Panama. B and C. Mean monthly precipitation and standard deviation of monthly precipitation (Data from Galeta Meteorological Station from 1974 to 2020; Paton, 2019); months were classified into El Niño, La Niña, and regular conditions, according to the Southern Oscillation Index (SOI) (Ropelewski and Jones, 1987). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article).

annual range of 21.3 cm (Cubit et al., 1986). Mean monthly temperature is relatively constant throughout the year, with an annual mean of 27.2 °C, and a daily temperature range of approximately 5 °C. Mean annual precipitation is ~2920 mm, with the dry season extending from January to mid-April (Fig. 1). The landward limit of the mangrove forests and swamps is determined by higher-elevation terrains occupied by tropical forest (Schmidt, 2008). The canopy of the mangrove forests of Punta Galeta is dominated by *A. germinans* (hereafter *Avicennia*), *Laguncularia racemosa* (hereafter *Laguncularia*), and *R. mangle* (hereafter *Rhizophora*) (Sousa et al., 2007; Sousa and Mitchell, 1999). These species are distributed according to the tidal influence, forming zones of different canopy composition (Sousa et al., 2007). *Rhizophora* dominates the low intertidal areas, mixing with *Laguncularia* at distances of 10–20 m from the water's edge. *Avicennia* is present in the mid-intertidal areas, creating a canopy that has representatives of all three species. Additionally, there is sparse presence of *C. erectus* (hereafter *Conocarpus*), mostly found around the beach ridges and the transition zone from mangrove to tropical forest.

3. Methods

In October 2018, a 452-cm-long sediment core (GAL18) was retrieved from a mangrove forest in Punta Galeta, Caribbean coast of Panama (9.39°N 79.86°W, Fig. 1). The core was recovered in 1-m-long increments, using a modified Livingstone piston corer (Colinvaux et al., 1999), under a stand of *A. germinans*. After retrieval, the core was sealed and has been stored at ~4 °C for preserving sedimentary evidence. Core sections were longitudinally open, and the material was photographed and described in terms of colour, texture, and content of macro rests. Six depths along the core were sampled for radiocarbon dating on organic matter at the ¹⁴CHRONO Centre for Climate, the Environment and Chronology of Queen's University Belfast. Radiocarbon dates were calibrated using IntCal20 (Reimer et al., 2020), expressed in calibrated years before present (cal yr B.P. hereafter), and interpolated using clam to construct an age-depth model (Blaauw, 2010).

The core was sampled at 5-cm intervals for geochemical analyses, for a total of 88 samples. For this purpose, 3-cm³ subsamples were oven-dried and ground using a mortar and a pestle. Concentrations of major and trace elements were determined using a handheld XRF analyzer, with three repeated measurements per sample, and expressed in ppm. Confidence intervals for each element in each sample were calculated using the mean and standard deviation of the triplicate measurements. Only elements that showed concentrations statistically different from zero and that showed significant variability throughout the record were included in further analyses. Samples were also analyzed for total carbon (TC), total inorganic carbon (TIC), total nitrogen (TN), and carbon and nitrogen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in bulk organic matter. Total carbon and total nitrogen were measured using a Carlo Erba NA 1500 CNS elemental analyzer. Total inorganic carbon was determined by acidification followed by coulometric titration using an AutoMate Prep Device coupled with a UIC 5014 CO₂ coulometer. Percent total organic carbon was calculated by subtraction of TIC from TC. Subsamples for carbon isotope analysis on bulk organic matter were pretreated with 2 N HCl to remove carbonate and later washed with distilled water to remove chloride, prior to isotope measurement. Around 50 mg of carbonate-free sediment was loaded into tin sample capsules for stable carbon isotope measurement. Nonacidified samples were used for nitrogen isotopes. Combustion gases were carried in a helium stream through a ConFlo II interface to a Thermo Electron DeltaV Advantage isotope ratio mass spectrometer. Carbon and nitrogen isotope data are reported in per mil (‰) and expressed in standard delta notation. Carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) are reported relative to VPDB and nitrogen isotopes are reported relative to AIR. A principal component analysis (Jolliffe, 1986) was used to evaluate relationships among elements through a correlation biplot. Sample scores across the principal

components (PC) were used to summarize the total variability of the geochemical record through time. TOC/TN ratios were calculated for each sample aiming to assess relative contributions of terrestrial and aquatic organic matter to the sediment (Meyers, 2003).

The core was subsampled every ~8 cm for pollen analysis for a total of 54 samples. Samples were prepared using standard techniques (Faegri and Iversen, 1989) and gravimetrically separated for concentrating palynomorphs (Krukowski, 1988). Samples were analyzed under a transmitted light microscope at magnifications of 400× and 1000×. Because of very low pollen concentrations, palynomorphs were counted aiming to a pollen sum of 200 grains, which included pollen of terrestrial plants and spores of *Acrostichum*, as this taxon is considered a component of the vegetation in mangrove communities (Lee et al., 2017). Pollen from aquatic plants was excluded from the pollen sum because they are probably transported from freshwater streams that descend from the area occupied by the tropical forest. Pollen types were identified to the finest possible taxonomic level using available reference pollen collections and specialized literature (Bush and Weng, 2007; Roubik and Moreno, 1991; Willard et al., 2001). All palynomorph abundances were transformed to percentages of the pollen sum.

4. Results

4.1. Core stratigraphy and chronology

The core was characterized by two main sections differentiated by their texture and the presence of macrorests (Fig. 2). The lower section, from 452 to 250 cm below lagoon floor (blf hereafter), was characterized by abundant bivalve and gastropod shells, low content of organic matter, and a relatively coarse sediment texture dominated by lime and sand. The upper section, from 250 cm blf to the top of the core, was characterized by abundant vegetal macrorests, high content of organic matter, and a finer sediment texture dominated by lime and clay (Fig. 2). Radiocarbon dates resulted in stratigraphic order, except the sample taken at 331 cm blf that showed an age reversal and was, therefore, excluded from the age-depth model (Table 1 and Fig. 2). According to the age-depth model, the sediment sequence GAL18 spans the last ~5200 years (Fig. 2). Sedimentation rate showed a general increase towards present, going from ~0.05 cm/yr from ~452 to 320 cm blf, to 0.2 cm/year in the uppermost ~100 cm of the record (Fig. 2).

4.2. Geochemical analyses

Concentrations of Ca, Cu, Fe, K, Mo, Mn, Rb, S, Sr, Ti, Zn, and Zr, determined by XRF analysis, were significantly different from zero and displayed significant variability through the record (Fig. 3). Mo, Cu, and Rb were characterized by stable concentrations from the bottom of the record to ~500 years cal yr B.P. Thereafter, concentrations increased, reaching a peak around 200 cal yr B.P. (Fig. 3). Fe, S, Ti, Zn, and Zr were characterized by relatively low and stable concentrations from the bottom of the record to ~2000 cal yr B.P. These elements showed higher and more variable values from ~2000 cal yr B.P. to the top of the core. K showed a long-term decreasing trend throughout the record, whereas Mn remained stable from the bottom of the record to ~2000 cal yr B.P., when it began to decrease towards present (Fig. 3). Ca and Sr increased from the bottom of the record to ~3100 cal yr B.P., reaching a plateau of maximum concentrations that lasted until ~2000 cal yr B.P. and subsequently decreasing towards present.

TC and TN were characterized by low and stable concentrations from the bottom of the sediment core to ~2000 cal yr B.P. (Fig. 3). $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ values were relatively stable (−24.0‰) and less negative from the bottom of the record to ~2000 cal yr B.P., when they started to decrease, reaching their most negative values in the topmost sample (−29.0‰) (Fig. 3). $\delta^{15}\text{N}$ was characterized by values around 2.0‰ between the bottom of the record and ~4000 cal yr B.P. Values increased to ~2.5‰ between 4000 and 1500 cal yr B.P., and thereafter decreased towards

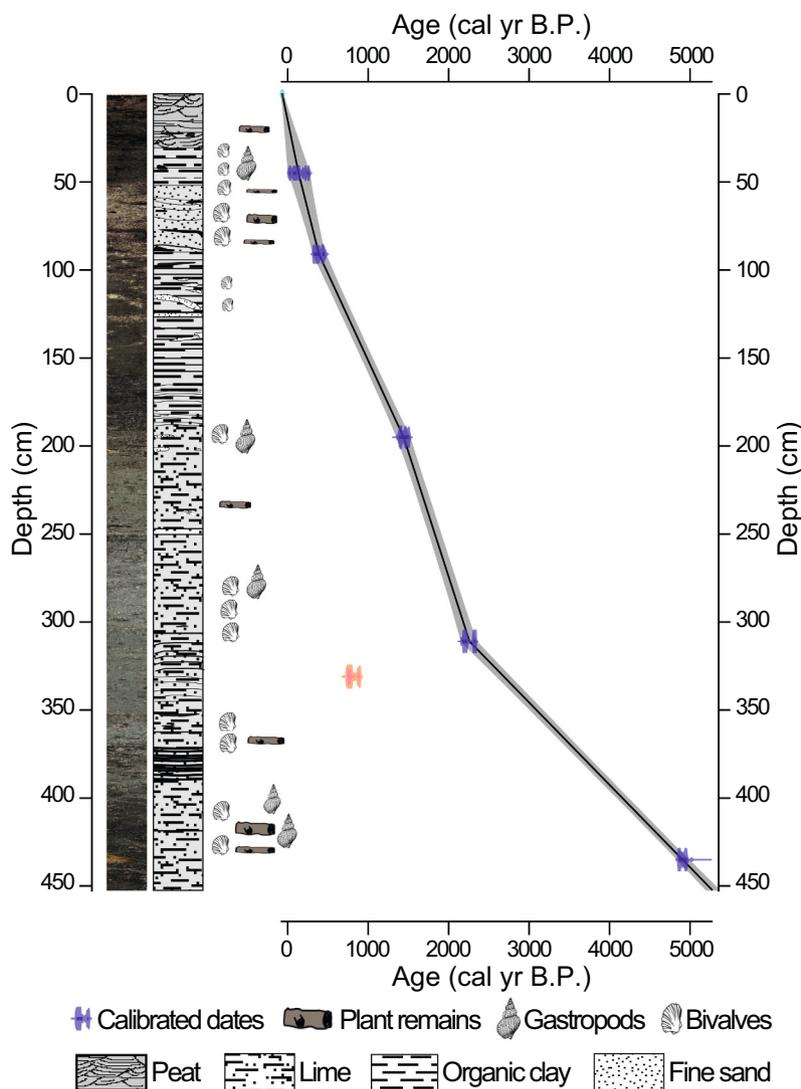


Fig. 2. Core GAL18 from the mangroves of Punta Galeta, Caribbean coast of Panama. From left to right, photographs of the core, schematization of sediment texture, content of macro rests, and depth-age model. The radiocarbon date in red was excluded from the age-depth model. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Table 1

Radiocarbon and calibrated dates of core GAL18. 95% confidence intervals for calibrated ages are shown in parenthesis.

Laboratory ID	Depth (cm)	^{14}C Age	Error	Calibrated age (cal yr BP)
UBA-40771	45	138	23	136 (12–269)
UBA-40772	91	338	22	389 (317–469)
UBA-40773	195	1553	28	1441 (1363–1515)
UBA-40774	311	2269	25	2259 (2162–2340)
UBA-40935	330	892	20	2665 (2583–2737)
UBA-40776	435	4340	28	4908 (4850–4975)

present.

In the PCA, more than half of the total variance of the dataset was associated with PC1 (Fig. 4). The broken-stick model indicates that only the two first principal components were statistically significant, representing 51.1% and 14.9% of the total variance, respectively (Fig. 4). The positive end of PC1 is associated with Ca, Mn, Sr, TIC, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, whereas the negative end was associated with Cu, Mo, Rb, S, Ti, TN, TOC, and Zr (Fig. 4). PC2 was mostly defined by K and Zr towards the positive end, and Fe and Zn towards the negative end.

4.3. Palynological analysis

Pollen sums varied between 92 and 781 grains per sample (mean = 260, Q1 = 194 and Q3 = 293). Samples in which the pollen sum was below the target of 200 grains were mostly from below 330 cm blf. Pollen spectra were characterized by 57 morphotypes, 28 and 29 classified to genus and family levels, respectively. Counts of fern spores other than *Acrostichum* ranged from 5 to 65 spores per sample (mean = 26, Q1 = 14 and Q3 = 30), and were represented by the families Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Aspleniaceae, Cyatheaceae, Polypodiaceae, and Pteridaceae. The most abundant taxa were *Rhizophora* (mean 36.4%), *Avicennia* (17.6%), *Acrostichum* (11.7%), cf. *Laguncularia* (6.9%), *Polypodium* (4.7%), *Bombacopsis* (4.5%), *Cecropia* (4.3%), *Asplenium* (3.3%), Cyatheaceae (2.2%), Urticaceae-Moraceae (2.0%), Poaceae (1.75%), and Areaceae (1.6%) (Fig. 5). See full diagram in Appendix 1 of Supplementary Material.

In the fossil pollen spectra, mangroves were represented by *Avicennia*, cf. *Laguncularia*, and *Rhizophora*, with sporadic appearances of *Conocarpus* (Fig. 5). *Acrostichum* spores were also an important component of the palynomorph counts, with higher percentages before 2000 cal yr B.P. Herbs were mostly represented by Urticaceae-Moraceae, *Chenopodium*, and Amaranthaceae that better represented in samples

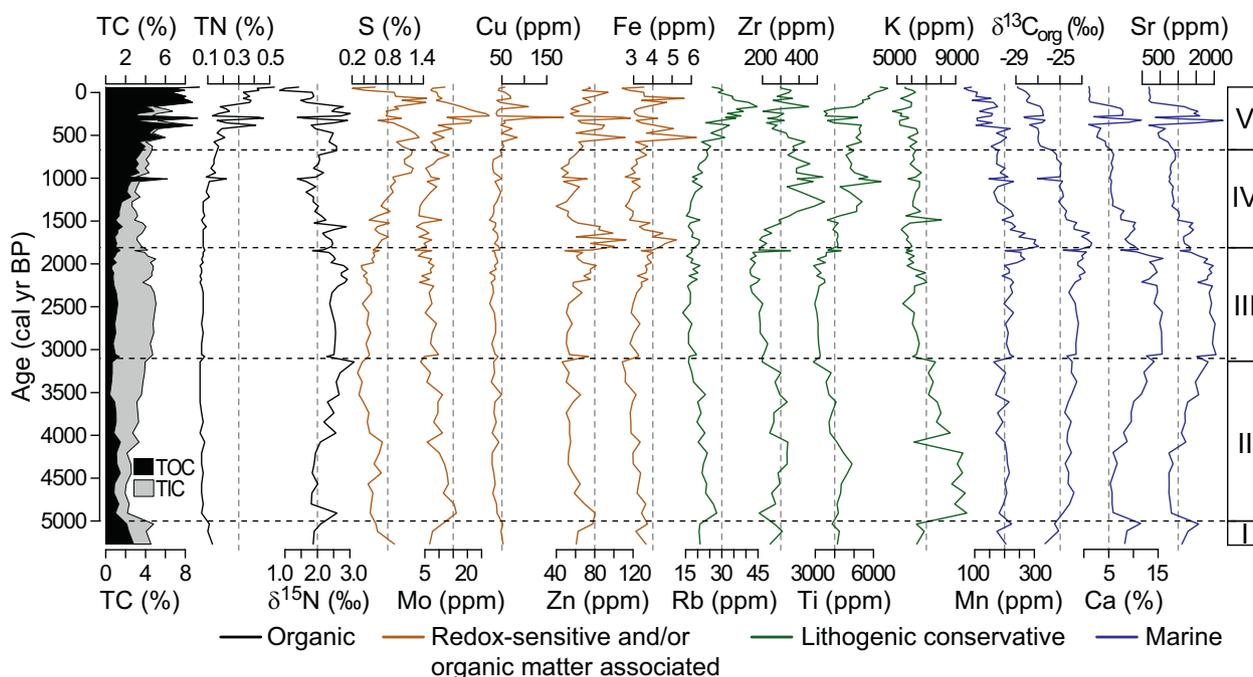


Fig. 3. The geochemical record of core GAL18 from Punta Galeta, Caribbean coast of Panama. Environmental stages I to V are shown in the column to the right. Indicators are classified and color coded according to the interpretation of the record.

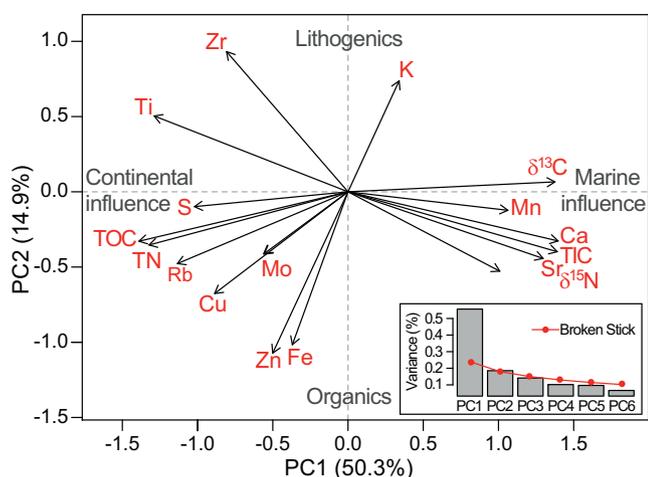


Fig. 4. Principal component analysis of element concentrations in core GAL18, Caribbean coast of Panama.

older than ~3800 cal yr B.P. (Fig. 5). Aquatics were represented by Cyperaceae, *Nymphaea*, and *Polygonum* (Fig. 5). Other herbs such as *Ambrosia* and *Polygala* were more abundant between ~3100 and 1500 cal yr B.P., whereas the last 2000 years were characterized by relatively high abundances of *Mimosa* and Asteraceae (Fig. 5). Trees and shrubs were present throughout the entire record, although their abundances were higher between 3100 and 1800 cal yr B.P. *Alnus* and *Podocarpus* were more abundant in samples older than 3000 cal yr B.P.

5. Discussion

Core GAL18 spans the last 5200 years of the environmental history of Punta Galeta, Caribbean coast of Panama (Fig. 2). Sedimentation rates resulted variable and were punctuated by radiocarbon dates, implying that our age-depth model offers a rough approximation to the temporal structure of the environmental history of the area during the last 5200

years. Further, the age-depth model must be interpreted in the light of a possible influence of old carbon, an important source of chronological overestimation under environments with high marine influence (Stuiver and Braziunas, 1993). Low sedimentation rates below 311 cm blf (before ~2200 cal yr B.P.) could be reflecting a depositional hiatus previously reported for the area (Schmidt, 2008) that roughly coincides with a drought reported for several coastal sites in the Caribbean and surrounding regions (e.g. Giry et al., 2012; Haug et al., 2001; Stansell et al., 2020; Velez et al., 2014). Differences in sediment composition and sedimentation rates between the lower and upper part of the core reflect concomitant changes of both the depositional environment and regional climatic conditions. Whereas depositional environments in coastal settings such as Punta Galeta show high spatiotemporal variability (Woodroffe, 1993), Holocene changes in precipitation regime and human activities have been documented for the region (e.g. Correa-Metrio et al., 2016; Piperno et al., 1991; Toth et al., 2015). In the following sections, we first introduce the interpretation of the proxies analyzed for core GAL18 and then, present an interpretation of the environmental history of the area.

5.1. Geochemical indicators

The composition of the sediments of core GAL18 reflects the balance between continental and marine influences that define sediment sources as well as transport and deposition patterns. The continental influence is associated with the input of detrital materials eroded from the catchment basin. Punta Galeta lies on the Gatun Formation, a shallow marine sequence rich in carbonates and in siliciclastic material of volcanic origin (Hendy, 2013; Hidalgo et al., 2011). Thus, in our geochemical dataset, the continental influence is surely represented by lithogenic elements such as Rb, Ti, and Zr, which concentrations reflect the dynamics of the erosive agents (Boës et al., 2011; Rothwell and Croudace, 2015). Carbonates eroded from the basin probably represent a substantial source of TIC and Ca, but the negative association of these elements with lithogenics (Fig. 4) points to marine carbonates as their main source at the coring location. TIC and Ca are strongly correlated with Mn and Sr, and $\delta^{13}C_{org}$ (Figs. 3 and 4), reinforcing the interpretation of their

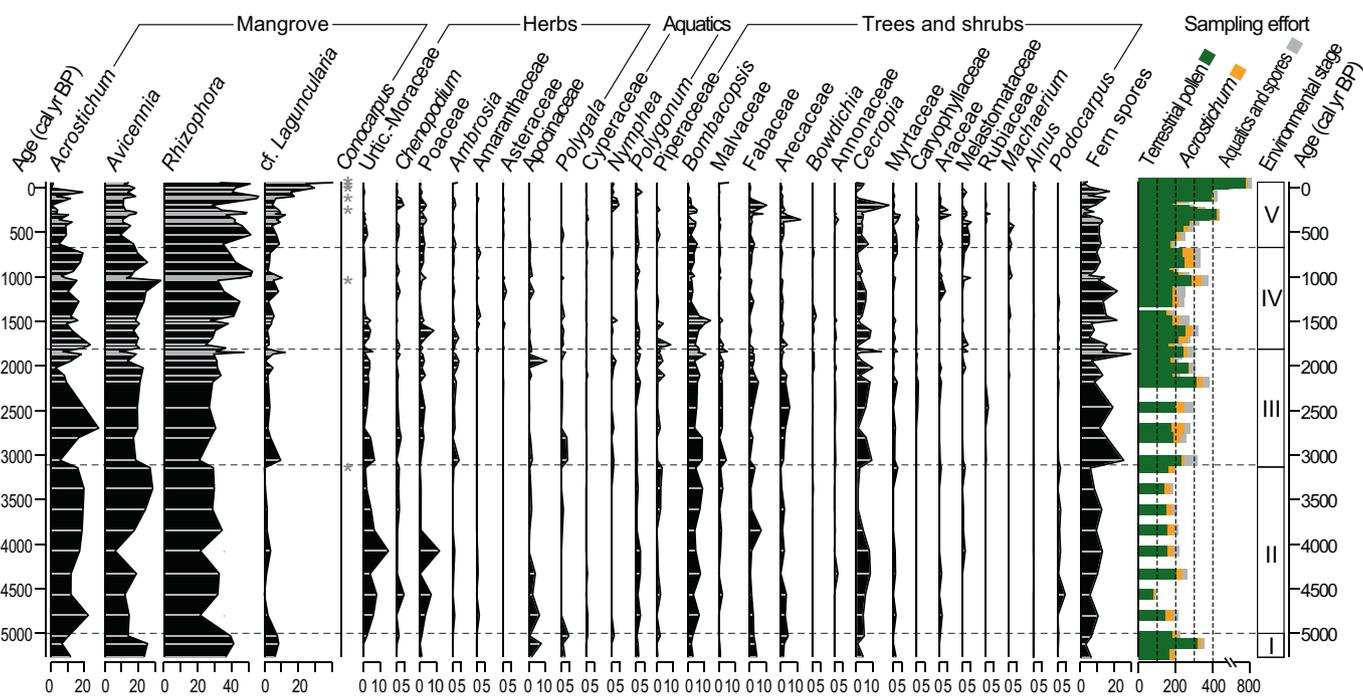


Fig. 5. The pollen record of core GAL18, Punta Galeta, Caribbean coast of Panama. Taxa are grouped by growing habits (after Marchant et al., 2002), and organized according to depths weighted by taxon abundance; only taxa present in five or more samples are shown; occurrences of *Conocarpus* with abundances below 1% are indicated by asterisks. The last column shows sampling effort, indicating number of pollen and/or spores in each category.

association with marine sources as marine organic matter carbon is isotopically heavier (Meyers, 1997; Schneider et al., 2006). High concentrations of Ca, Sr, and TIC accompanied by less negative values of $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ are probably associated with subtidal depositional environments where large amounts of marine carbonates precipitate. Overall, the main variability of the geochemical record was reflected by the trends of two groups of correlated elements: one associated with input of detrital material and the other associated with deposition of marine carbonates (Figs. 3 and 4).

Accumulation of organic matter in the sediments is directly reflected by concentrations of TOC (Meyers, 2003). In core GAL18, the positive correlation between concentrations of TOC, S and Mo (Figs. 3 and 4) indicate organic matter that has accumulated under poorly oxygenated conditions that inhibit oxidative processes. Under a reduced depositional environment, concentrations of Mo increase because of its lower mobility (Smedley and Kinniburgh, 2017), whereas bacterial activity favors the accumulation of S (Goldhaber, 2003). High concentrations of Fe and Zn usually indicate oxygen availability (Tribouillard et al., 2006), but these elements can also associate with the organic fraction of the sediment (Dean et al., 1997). Towards the upper part of our record, concentrations of Fe and Zn are in phase with those of TOC and Cu (Fig. 3), suggesting that, in our record, these elements associate with changes in organic matter productivity. The peaks of these elements that characterize the upper part of the record coincide with substantial decreases of $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 3), which were probably associated with denitrification caused by high bacterial activity under anoxic conditions (Hodell and Schelske, 1998).

PC1 indicates that the main mode of variability in core GAL18 is associated with changes in the balance between terrigenous and marine sediments, and thus with the balance between continental and marine influences in the area. While the negative end of the axis reflects substantial input of organic matter and lithogenic elements (mainly Rb, Ti, and Zr), the positive end is defined by elements associated with marine carbonates (mainly Ca, TIC, and Sr). Dominant deposition of terrigenous materials indicated by negative scores along PC1 probably took place under inter to supratidal environments. On the other hand, dominant

deposition of marine carbonates indicated by positive scores of PC1 probably took place under inter to infratidal environments. PC2, on the other hand indicates a mode of variability probably associated with the dominant sources of terrigenous material (lithogenic vs. organic) and with oxygen availability in the water column. Whereas the positive end of PC2 was mostly defined by K, Ti, and Zr (Fig. 4), all lithogenic conservative elements (Boës et al., 2011; Rothwell and Croudace, 2015), the negative end was defined by Cu, Zn, and Fe, which associate with organic matter and/or with oxygen availability in the depositional environment (Dean et al., 1997; Tribouillard et al., 2006). The association of these elements with TOC indicates that the negative end of PC2 is more related to the accumulation of organic matter.

5.2. Biological indicators

The pollen assemblages deposited in the sediments of Punta Galeta are dominated by local components with mangrove taxa representing more than 40% of the pollen sum, as commonly found in mangrove sediments (Behling et al., 2001; Urrego et al., 2009). This overrepresentation pattern obscures the signal of pollen from trees and shrubs from the surrounding tropical forests, impeding a detailed interpretation of their variability through the record. On the other hand, the geomorphology of Punta Galeta offers very limited space for the formation of back swamps and saltmarshes (Sousa et al., 2007), hindering the development of a clear salinity-driven zonation of herbaceous taxa that characterize well-developed tidal flats (Behling et al., 2001; Urrego et al., 2009). Thus, herbaceous taxa in the sedimentary record of Punta Galeta probably reflect patterns of vegetation disturbance instead of changes in soil salinity. Most of taxa represented in the palynological record are associated with herbaceous vegetation and shrubs and trees from tropical forests, except for *Alnus* and *Podocarpus* that often associate with forests from higher elevations (Marchant et al., 2002). In core GAL18, however, these taxa occurred mostly in abundances below 1.5% probably resulting from long-distance transported pollen (Fig. 5). Overall, the variability of the pollen spectra from core GAL18 mostly reflects local vegetation dynamics. The progressive increase of pollen

percentages from all mangrove taxa reflects the invigoration of this vegetation time through time. On the other hand, variability of individual mangrove taxa probably reflects changes in the spatial configuration of the community.

Through the last 5200 years, the most important pollen taxa of the mangrove of Punta Galeta have been *Avicennia*, cf. *Laguncularia*, and *Rhizophora*, coinciding with the taxa that dominate the modern canopy of the local mangrove forests (Sousa et al., 2007; Sousa and Mitchell, 1999). The sporadic appearance of pollen of *Conocarpus* coincides with the minor representation of this taxon in the modern vegetation (Schmidt, 2008). Contrastingly, whereas *Acrostichum* is a relatively minor component of the modern forests, it seems to have been better represented from the bottom of the record to ~700 cal yr B.P. (Fig. 5). Given the association of this fern with rather sparse canopies (Medina et al., 1990), it is possible that this time period were characterized by a more sparse mangrove canopy. In fact, from ~5000 to 2000 cal yr B.P., percentages of *Rhizophora* were relatively low (between ~21 and 32%, Fig. 5), considering the usual over-representation of this taxa in pollen spectra (e.g. Behling et al., 2001; Ramcharan and McAndrews, 2006;

Urrego et al., 2009). The coincidence of rising percentages of *Rhizophora* and cf. *Laguncularia* through the last 2000 years likely indicates that the mangrove vegetation that occupies Galeta today is a relatively novel community in the context of the last 5000 years. From 5200 to 5000 cal yr B.P., percentages of *Rhizophora* and cf. *Laguncularia* were relatively high, although the higher abundances of *Avicennia* suggest a mangrove community with a structure different than that of today.

5.3. Environmental turnover in Punta Galeta through the last ~ 5200 years

During the last 5200 years, the environmental variability of Punta Galeta has been largely associated with the marine transgression that has characterized coastal settings during the Holocene. Regional climatic variability at interannual to millennial scale seem to have played an important role at amplifying the effects of sea-level rise on the mangroves of Punta Galeta. Thus, our record provides insights into the response of the shoreline to the rising sea level and the progradation process mediated by the mangrove community, constituting a typical

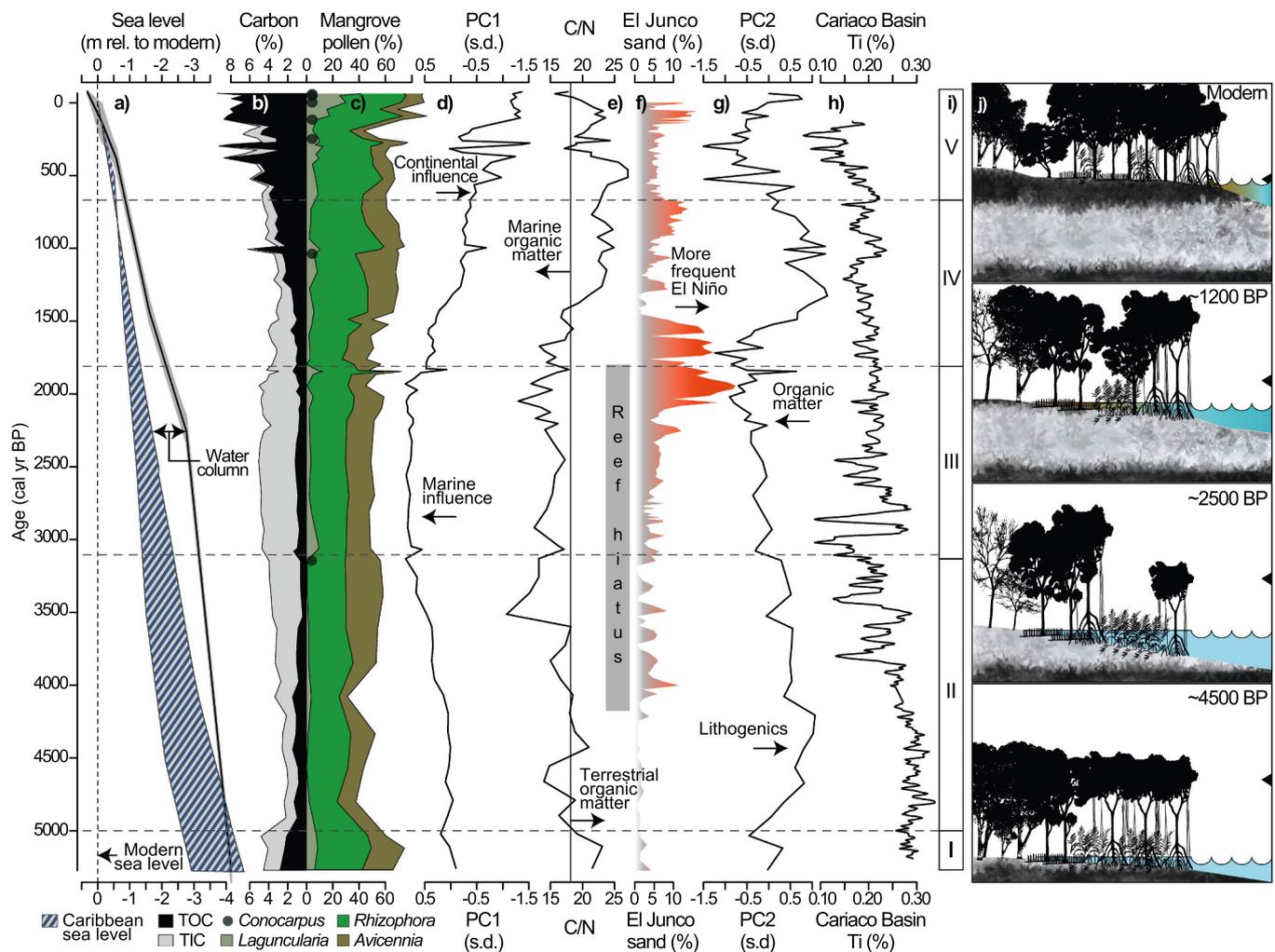


Fig. 6. The sedimentary record of Punta Galeta, Caribbean coast of Panama. a) The age-depth model of core GAL18 in the context of the reconstructed sea level for the Caribbean through the last 5200 years; the shaded area is bounded by the estimates of Khan et al. (2017) and Toscano and Macintyre (2003); a modern mean elevation of the coring site of 0.3 m asl is assumed (datum from Sousa et al., 2007). b) Stacked organic and inorganic carbon concentrations of core GAL18. c) Stacked percentages of cf. *Laguncularia*, *Rhizophora*, and *Avicennia*; *Conocarpus* appearances marked by circles. d) PC1 scores of the geochemical record of cores GAL18. e) TOC/TN ratios for core GAL18; the threshold of C/N ratios characteristic of terrestrial vs. marine organic matter is indicated by the dashed line (after Meyers, 2003); the gray band represents the coral reef growth shutdown reported for Las Perlas archipelago, Panamanian Pacific (Toth et al., 2015). f) Content of sand in El Junco record, Galapagos Islands (Conroy et al., 2008). g) PC1 scores of the geochemical record of cores GAL18. h) Ti content in the Cariaco Basin record (Haug et al., 2001). i) Environmental stages identified in the sedimentary record of Punta Galeta. j) Schematic representation of the evolution of the fringe mangrove of Punta Galeta; the black triangle to the right represents modern sea level.

sedimentary parasequence (sensu Catuneanu and Zecchin, 2020). The general variability pattern is summarized by the PCA, with PC1 representing the balance between continental and marine influences on the depositional processes, and PC2 indicating the dominating nature of the terrigenous sediments. The palynological record, on the other hand, reflects the local dynamics of the mangrove forests in response to the geomorphological dynamics associated with sea level rise and regional precipitation changes. Based on the geochemical and biological evidence, we divide the history of the area into four main environmental stages. This discretization of the record does not intend to provide a formal chronostratigraphy, but rather to facilitate the interpretation of environmental variability in the area. Stage I (from 5200 to 5000 cal yr B.P.) represents a depositional environment under supra to intertidal conditions covered by a mature mangrove forest. Stage II (from ~5000 to 3100 cal yr B.P.) represents an intertidal environment submitted to a progressively higher water column, and probably progressively drier conditions. Rapidly increasing sea level rise and likely lower precipitation led to Stage III, characterized by infratidal conditions that lasted from ~3100 to 1800 cal yr B.P. From 1800 cal yr B.P. to present, the coring site was characterized by a rapid infilling, first with terrigenous materials that probably reflect a precipitation rebound (Stage IV, from ~1800 to 700 cal yr B.P.) followed by organic matter (Stage V, 700 cal yr B.P. to modern).

Stage I (~5200 to 5000 cal yr B.P.). The lowermost 200 years of the record were characterized by mangrove pollen percentages above 70%, with equitable representation of *Rhizophora*, *Avicennia*, and cf. *Laguncularia* (Fig. 6), suggesting a well-established mangrove community. The coring site was probably on the distal part of the coastline, which was migrating landward given the progressive sea level rise that has characterized the Caribbean throughout the Holocene (Toscano and Macintyre, 2003). High concentrations of TOC through these 200 years (Fig. 6) indicate a relatively stable substratum with accumulation of organic matter. Percentages of mangrove taxa above 60% (Fig. 6) suggest that the coring site was occupied by a mangrove forest located towards the upper limit of the tidal range. PC1 sample scores indicate an intertidal depositional environment, whereas PC2 indicates high deposition of organic matter that, according to C/N ratios above 20, was mostly derived from terrestrial vegetation (Meyers, 2003; Rovai et al., 2018). Relatively high precipitation that coincides with a more northerly position of the Intertropical Convergence Zone (Haug et al., 2001) probably played a significant role at maintaining a vigorous vegetation. Low concentrations of lithogenics probably result from the high concentration of organic matter in the sediment.

Stage II (~5000 to 3100 cal yr B.P.). A substantial decrease of mangrove pollen at ~5000 cal yr B.P. indicates a sparser mangrove stand. Increasing PC1 scores indicate a progressive increase of marine influence in the area (Fig. 6), whereas decreasing concentrations of lithogenics (Fig. 3) indicate a long-term trend towards drier conditions. Sedimentation rates were exceeded by rates of sea level rise (Fig. 6), resulting in a progressive flooding of the coring site and thus a higher precipitation of marine carbonates. Decreasing concentrations of lithogenics indicate a trend towards drier conditions that coincides with an invigoration of the drying trend reported for the Northern Hemisphere through the Holocene based on the record of Cariaco Basin (Haug et al., 2001; Winter et al., 2020). Mangrove forests responded to this sea level rise process by migrating landward, thus becoming sparser at the coring site. Higher abundances of *Acrostichum* indicate a sparser canopy as this fern usually associates with disturbed mangrove forests (Medina et al., 1990). PC2 indicates that terrigenous sediments were mostly lithogenic, which reflects on the decreasing concentrations of TOC. Less negative $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ and C/N ratios between 16 and 18 indicate a higher contribution of marine phytoplankton to the organic matter (Meyers and Lallier-vergès, 1999; Meyers, 2003). TOC values are, indeed, similar to those reported for river deltas (Rovai et al., 2018) where substrate is relatively unstable. The deepening of the lagoon together with the more open vegetation probably increased the energetic impact of the tides around

the coring location.

Stage III (~3100 to 1800 cal yr B.P.). Percentages of mangrove pollen ~40% indicate that the forest around the coring site was still sparse (Figs. 5 and 6). This period was characterized by less negative $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ values that indicate organic matter production was dominated by marine phytoplankton (Meyers and Lallier-vergès, 1999), and C/N ratios below 15 that are characteristic of estuarine systems of brackish water (Rovai et al., 2018). High and stable values of PC1 indicate strong marine influence characterized by high concentration of carbonates, most likely deposited under an infratidal environment. According to PC2, the terrigenous fraction became progressively more organic, although high concentrations of Mn and increasing concentrations of Fe and Zn indicate a well oxygenated water column (Tribouillard et al., 2006). These negative PC2 scores are also related to the lowest concentrations of lithogenics throughout the record, which could be indicating a relatively dry regional climate. Dry conditions have been reported for other location in Central America and the western Atlantic during this time (Giry et al., 2012; Stansell et al., 2020; Velez et al., 2014), suggesting a regional driver of precipitation variability. According to evidence from the Galapagos Islands, El Niño events were frequent between ~4000 and 1500 cal yr B.P. (Conroy et al., 2008), which probably increased precipitation seasonality in Punta Galeta. This time interval was also reportedly characterized by La Niña-like conditions (Toth et al., 2015), which in Panama result in a higher precipitation variability (Fig. 1C). The conjunction of El Niño and La Niña were likely associated with a higher both seasonality interannual variability of precipitation, offering a plausible scenario for the low deposition of lithogenic elements. Nevertheless, the high uncertainty of our age-depth model precludes definite conclusions on the effect of the ENSO system on the climate and vegetation of Punta Galeta. Additionally, decreasing PC2 scores coincide with a gradual southern displacement of the ITCZ (Haug et al., 2001), which would associate with lower mean annual precipitation (Fig. 6). Higher percentages of *Arecaceae*, *Fabaceae*, and *Malvaceae* (Fig. 5) offer further evidence of a relatively high precipitation seasonality. Increasing percentages of *Ambrosia* suggest anthropogenic influence, widely documented for Central Panama through this time interval (Cooke and Ranere, 1992; Piperno, 2006; Piperno et al., 1991), could have acted as an additional source of pressure on vegetation. The evidence suggests that, during this stage, the water column in Punta Galeta reached its maximum levels through the last ~5200 years, leaving the coring site in the subtidal zone. These conditions indicate that rising sea level rates exceeded the accretion rates that were diminished because of the low sediment input from pluvial erosion.

Stage IV (~1800 to 700 cal yr B.P.). Increasing percentages of mangrove taxa and TOC concentrations indicate a recovery of mangrove vegetation accompanied by a monotonic trend of organic carbon accumulation in the soil (Figs. 5 and 6). The increasing trend of PC1 scores suggest a progressive increase of terrestrial influence (Fig. 6). Higher concentrations of lithogenic elements summarized by the increasing scores of PC2 indicate a rebound of moisture availability, which could be associated with higher sedimentation rates. Even though El Niño events were still frequent (Conroy et al., 2008; Moy et al., 2002), the change in the hydroclimate probably resulted from two main factors, both of them associated with lower seasonality: i) the termination of the La Niña-like conditions (Fig. 6) (Toth et al., 2015), and ii) a decrease of insolation seasonality driven by increasing insolation through the months of higher moisture deficit (January to April, Figs. 1 and 6). This trend towards wetter conditions has also been reported for the Galapagos Islands (Conroy et al., 2008), highlighting the importance of the Pacific system at modulating moisture availability patterns of Central Panama (Correa-Metrio et al., 2016). Sedimentation rates increased over the rate of sea level rise, diminishing the depth of the water column, leaving the coring site in the intertidal zone. The stage represents a seaward progradation the terrain facilitated by increasing sedimentation rates, in turn associated with a higher terrigenous input of sediments and a more vigorous mangrove.

Stage V (~700 cal yr B.P. to Present). The mangrove vegetation through this stage was characterized by increasing percentages of *cf. Laguncularia* (Fig. 6). This taxon in Galeta represents the transition between the waterfront dominated by *Rhizophora* and the stands of *Avicennia* that dominate the upper inter-tidal areas (Sousa et al., 2007). This stage probably corresponds to the establishment of the modern mangrove forest with a well-developed zonation of taxa. Whereas $\delta^{13}\text{C}$ and C/N values suggest that organic matter is mostly contributed by terrestrial plants (Meyers, 2003), the latter values are characteristic of mangrove forests located on carbonate settings (Rovai et al., 2018). The regional vegetation resulted enriched with Annonaceae, Araceae, *Cecropia*, *Machaerium*, and Rubiaceae, suggesting a more diverse forest. Although highly variable, PC1 scores reach their lowest values indicating high terrestrial influence, which, according to PC2 consists mostly of organic matter (Fig. 6). Towards the upper part of the stage, sea level rise rates for the Caribbean and sedimentation rates at Punta Galeta equilibrate, coinciding with the highest accumulation of organic carbon in the soil (Fig. 6).

6. Conclusions

The development of mangrove communities is the result of an intricate network of interactions between local and regional factors. In the Caribbean coast of Panama, sea level has defined the baselines for erosion and deposition, whereas regional precipitation has been linked to sedimentary input and vegetation vigor. The interaction between these two main factors defines sediment accumulation and soil accretion, as well as substrate salinity, all of them in turn associated with vegetation composition and structure. The sedimentary record of Punta Galeta demonstrates that the monotonically increasing sea level of the Caribbean has played a major role at defining the establishment of fringe mangroves in the area. According to the geochemical evidence, more than half of the local environmental variability (50.3% of the variance reflected in PC1) has been directly linked to the depositional processes, which reflects the balance between marine and terrestrial influences. The balance between these two sources of variability defined the spatiotemporal distribution of the mangrove community, which from ~5200 to 1800 cal yr B.P. migrated landward, and from 1800 cal yr B.P. to present have led a seaward progradation of the terrain. PC2 reflects a secondary mode of environmental variability reflected in the main composition of the terrigenous fraction of the sediments probably associated with precipitation variability. Through the last 5200 years, there has been a trend towards lower concentrations of lithogenic conservative elements, indicating a trend towards drier conditions and coinciding with the southward displacement of the intertropical convergence zone (Haug et al., 2001). More important, however, has been the variability related to the ENSO system, with high El Niño frequency associated with high precipitation variability. Overall, the establishment and thriving of mangrove forests has been a result of the equilibrium between rates of sea level rise and rates of soil accretion. Well-established mangroves coincided with the highest accumulation of TOC, highlighting the importance of mangrove vegetation for maintaining soil carbon stocks.

Declaration of Competing Interest

We declare that we do not have any commercial or associative interest that represents a conflict of interest in connection with the work submitted.

Acknowledgments

This study has been performed in partial fulfillment of the requisites of the *Posgrado en Ciencias Biológicas*, UNAM, for the Ph.D. degree of C. C.-P. Financial support from UNAM-DGAPA grant IN208819. We are grateful to Luis Gerardo Martínez and Astrid Salgado for their assistance with the XRF analysis, and to Sara Solís for her support with the lab

work.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.110918>.

References

- Alongi, D.M., 2020. Coastal Ecosystem Processes. CRC Press.
- Behling, H., Cohen, M.C.L., Lara, R.J., 2001. Studies on Holocene mangrove ecosystems dynamics of the Braganca Peninsula in North-Eastern Para, Brazil. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 167, 225–242.
- Bird, E.C., 2011. Coastal Geomorphology: An Introduction. John Wiley & Sons.
- Blaauw, M., 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quat. Geochronol.* 5, 512–518.
- Boës, X., Rydberg, J., Martínez-Cortizas, A., Bindler, R., Renberg, I., 2011. Evaluation of conservative lithogenic elements (Ti, Zr, Al, and Rb) to study anthropogenic element enrichments in lake sediments. *J. Paleolimnol.* 46, 75–87.
- Bush, M.B., Weng, C., 2007. Introducing a new (freeware) tool for palynology. *J. Biogeogr.* 34, 377–380.
- Catuneanu, O., Zecchin, M., 2020. Parasequences: Allostratigraphic misfits in sequence stratigraphy. *Earth Sci. Rev.* 103289.
- Colinvaux, P., de Oliveira, P.E., Moreno, P.J.E., 1999. Amazon Pollen Manual and Atlas. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.
- Conroy, J.L., Overpeck, J.T., Cole, J.E., Shanahan, T.M., Steinitz-Kannan, M., 2008. Holocene changes in eastern tropical Pacific climate inferred from a Galápagos lake sediment record. *Quat. Sci. Rev.* 27, 1166–1180.
- Cooke, R., Ranere, A.J., 1992. Prehistoric human adaptations to the seasonally dry forests of Panama. *World Archaeol.* 24, 114–133.
- Correa-Metrio, A., Vélez, M.I., Escobar, J., St-Jacques, J.-M., López-Pérez, M., Curtis, J., Cosford, J., 2016. Mid-elevation ecosystems of Panama: future uncertainties in light of past global climatic variability. *J. Quat. Sci.* 31, 731–740.
- Cubit, J.D., Windsor, D.M., Thompson, R.C., Burgett, J.M., 1986. Water-level fluctuations, emersion regimes, and variations of echinoid populations on a Caribbean reef flat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 22, 719–737.
- Dean, W.E., Gardner, J.V., Piper, D.Z., 1997. Inorganic geochemical indicators of glacial-interglacial changes in productivity and anoxia on the California continental margin. *Geochim. Cosmochim. Acta* 61, 4507–4518.
- Ellison, A.M., 2004. Wetlands of Central America. *Wetl. Ecol. Manag.* 12, 3–55.
- Faegri, K., Iversen, J., 1989. Textbook of Pollen Analysis, 4th ed. Wiley, Chichester.
- Giry, C., Felis, T., Kölling, M., Scholz, D., Wei, W., Lohmann, G., Scheffers, S., 2012. Mid-to late Holocene changes in tropical Atlantic temperature seasonality and interannual to multidecadal variability documented in southern Caribbean corals. *Earth Planet. Sci. Lett.* 331, 187–200.
- Goldhaber, M.B., 2003. Sulfur-rich sediments. In: Holland, H.D., Turekian, K.K. (Eds.), *Treatise of Geochemistry*. Elsevier, pp. 257–288.
- 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.
- Hendy, A.J., 2013. Spatial and stratigraphic variation of marine paleoenvironments in the middle-upper Miocene Gatun Formation, Isthmus of Panama. *Palaio* 28, 210–227.
- Hidalgo, P.J., Vogel, T.A., Rooney, T.O., Currier, R.M., Layer, P.W., 2011. Origin of silicic volcanism in the Panamanian arc: evidence for a two-stage fractionation process at El Valle volcano. *Contrib. Mineral. Petrol.* 162, 1115–1138.
- Hodell, D.A., Schelske, C.L., 1998. Production, sedimentation, and isotopic composition of organic matter in Lake Ontario. *Limnol. Oceanogr.* 43, 200–214.
- Jaramillo, C., Bayona, G., 2000. Mangrove distribution during the Holocene in Tribugá Gulf, Colombia 1. *Biotropica* 32, 14–22.
- Jolliffe, I.T., 1986. *Principal Component Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Khan, N.S., Ashe, E., Horton, B.P., Dutton, A., Kopp, R.E., Brocard, G., Engelhart, S.E., Hill, D.F., Peltier, W., Vane, C.H., 2017. Drivers of Holocene Sea-level change in the Caribbean. *Quat. Sci. Rev.* 155, 13–36.
- Kilar, J.A., Norris, J.N., 1988. Composition, export, and import of drift vegetation on a tropical, plant-dominated, fringing-reef platform (Caribbean Panama). *Coral Reefs* 7, 93–103.
- Krukowski, S.T., 1988. Sodium metatungstate; a new heavy-mineral separation medium for the extraction of conodonts from insoluble residues. *J. Paleontol.* 62, 314–316.
- Lambeck, K., Rouby, H., Purcell, A., Sun, Y., Sambridge, M., 2014. Sea level and global ice volumes from the last Glacial Maximum to the Holocene. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 15296–15303.
- Lee, S., Jones, E., Diele, K., Castellanos-Galindo, G., Nordhaus, I., 2017. Biodiversity. In: Rivera-Monroy, V.H., Lee, S., Kristensen, Y.E., Twilley, R.R. (Eds.), *Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective*. Springer, New York, NY, USA, pp. 55–86.
- Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1974. The Ecology of Mangroves. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 39–64.
- Macintyre, I., Glynn, P., 1976. Evolution of modern Caribbean fringing reef, Galeta point, Panama. *AAPG Bull.* 60, 1054–1072.
- 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-García, 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. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 121, 1–75.
- Medina, E., Cuevas, E., Popp, M., Lugo, A.E., 1990. Soil salinity, sun exposure, and growth of *Acrostichum aureum*, the mangrove fern. *Bot. Gaz.* 151, 41–49.
- Meyers, P.A., 1997. Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Org. Geochem.* 27, 213–250.
- Meyers, P.A., 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Org. Geochem.* 34, 261–289.
- Meyers, P., Lallier-vergès, E., 1999. Lacustrine Sedimentary Organic Matter Records of Late Quaternary Paleoclimates. *J. Paleolimnol.* 21, 345–372.
- Moy, C.M., Seltzer, G.O., Rodbell, D.T., Anderson, D.M., 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* 420, 162–165.
- Paton, S., 2019. Monthly summary Galeta Station. The Smithsonian Institution.
- Piperno, D.R., 2006. Quaternary environmental history and agricultural impact on vegetation in Central America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 93, 274–296.
- Piperno, D.R., Bush, M.B., Colinvaux, P.A., 1991. Paleoeological Perspectives on Human Adaptation in Panama. II: The Holocene. *Geochronology*, pp. 227–250.
- Ramcharan, E.K., McAndrews, J.H., 2006. Holocene development of coastal wetland at Maracas bay, Trinidad, West Indies. *J. Coast. Res.* 22, 581–586.
- Reimer, P.J., Austin, W.E., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon* 62, 725–757.
- Ropelewski, C.F., Jones, P.D., 1987. An extension of the Tahiti-Darwin southern oscillation index. *Mon. Weather Rev.* 115, 2161–2165.
- 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*. Springer, Netherlands, Dordrecht, pp. 25–102.
- Roubik, D.W., Moreno, P.J.E., 1991. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. In: *Monographs in Systematic Botany*, 36. Missouri Botanical Garden.
- Rovai, A.S., Twilley, R.R., Castañeda-Moya, E., Riul, P., Cifuentes-Jara, M., Manrow-Villalobos, M., Horta, P.A., Simonassi, J.C., Fonseca, A.L., Pagliosa, P.R., 2018. Global controls on carbon storage in mangrove soils. *Nat. Clim. Chang.* 8, 534–538.
- Schmidt, D.P., 2008. A Palynological and Stratigraphic Analysis of Mangrove Sediments at Punta Galeta, Panama. University of California, Berkeley, Berkeley.
- Schneider, R.R., Schulz, H.D., Hensen, C., 2006. Marine carbonates: Their formation and destruction. In: Schulz, H.D., Zabel, M. (Eds.), *Marine Geochemistry*. Springer, New York, pp. 311–337.
- Smedley, P.L., Kinniburgh, D.G., 2017. Molybdenum in natural waters: a review of occurrence, distributions and controls. *Appl. Geochem.* 84, 387–432.
- Soares, M., 2009. A conceptual model for the responses of mangrove forests to sea level rise. *J. Coast. Res.* 267–271.
- Sousa, W.P., Mitchell, B.J., 1999. The effect of seed predators on plant distributions: is there a general pattern in mangroves? *Oikos* 86, 55–66.
- Sousa, W.P., Kennedy, P.G., Mitchell, B.J., Ordóñez, L., 2007. Supply-side ecology in mangroves: do propagule dispersal and seedling establishment explain forest structure? *Ecol. Monogr.* 77, 53–76.
- Stansell, N.D., Steinman, B.A., Lachniet, M.S., Feller, J., Harvey, W., Fernandez, A., Shea, C.J., Price, B., Coenen, J., Boes, M., 2020. A lake sediment stable isotope record of late-middle to late Holocene hydroclimate variability in the western Guatemala highlands. *Earth Planet. Sci. Lett.* 542, 116327.
- Stuiver, M., Braziunas, T.F., 1993. Modeling atmospheric 14C influences and 14C ages of marine samples to 10,000 BC. *Radiocarbon* 35, 137–189.
- Toscano, M.A., Macintyre, I.G., 2003. Corrected western Atlantic Sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated 14 C dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat. *Coral Reefs* 22, 257–270.
- Toth, L.T., Aronson, R.B., Cobb, K.M., Cheng, H., Edwards, R.L., Grothe, P.R., Sayani, H. R., 2015. Climatic and biotic thresholds of coral-reef shutdown. *Nat. Clim. Chang.* 5, 369–374.
- Tribouillard, N., Algeo, T.J., Lyons, T., Riboulleau, A., 2006. Trace metals as paleoredox and paleoproductivity proxies: an update. *Chem. Geol.* 232, 12–32.
- 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. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156, 358–375.
- Velez, M.I., Escobar, J., Brenner, M., Rangel, O., Betancourt, A., Jaramillo, A.J., Curtis, J. H., Moreno, J.L., 2014. Middle to late Holocene relative sea level rise, climate variability and environmental change along the Colombian Caribbean coast. *The Holocene* 24, 898–907.
- 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 and Sustainability* 2, e01211.
- Willard, D.A., Weimer, L.M., Riegel, W.L., 2001. Pollen assemblages as paleoenvironmental proxies in the Florida Everglades. *Review of Palaeobotany & Palynology* 113, 213–235.
- Winter, A., Zanchettin, D., Lachniet, M., Vieten, R., Pausata, F.S., Ljungqvist, F.C., Cheng, H., Edwards, R.L., Miller, T., Rubineti, S., 2020. Initiation of a stable convective hydroclimatic regime in Central America circa 9000 years BP. *Nat. Commun.* 11, 1–8.
- Woodring, W.P., 1957. *Geology and Paleontology of Canal Zone and Adjoining Parts of Panama*. US Government Printing Office, Washington.
- Woodroffe, C., 1993. Mangrove sediments and geomorphology. In: Robertson, A.I., Alongi, D.M. (Eds.), *Coastal and estuarine studies*. American Geophysical Union, Washington DC, pp. 7–43.