



<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v73i51.64042>

Cobertura, estructura vegetal y almacenamiento de carbono del manglar de Morales, Puntarenas, Costa Rica

Rebeca Cambronero-Bolaños^{1*};  <https://orcid.org/0009-0000-1342-3326>

Margarita Silva-Benavides^{1,2};  <https://orcid.org/0000-0001-9006-9391>

Jimena Samper-Villarreal²;  <https://orcid.org/0000-0002-7513-7293>

Catalina Benavides-Varela²;  <https://orcid.org/0009-0001-5743-1093>

1. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; recabo82@yahoo.com (*Correspondencia), ana.silva@ucr.ac.cr
2. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 11501-2060, San José, Costa Rica; jimena.sampervillarreal@ucr.ac.cr, tabebuiaguayacan@gmail.com

Recibido 14-V-2024. Corregido 20-XI-2024. Aceptado 17-II-2025.

ABSTRACT

Coverage, vegetation structure and carbon storage of the mangrove forest of Morales, Puntarenas, Costa Rica

Introduction: Mangrove forests provide diverse ecosystem services. However, mangroves are one of the most impacted tropical ecosystems, mainly due to land use change, as has occurred in the Gulf of Nicoya in Costa Rica.

Objective: Analyze mangrove spatial cover over time, forest structure, and the carbon storage of the mangrove forest of Morales, to generate a current base line of the state of the mangrove forest.

Methods: The study was carried out in the mangrove forest of Morales, Puntarenas, Costa Rica. Total mangrove forest area was calculated from aerial photographs between 1944 and 2020. In 2021, 5 × 5 m plots were sampled in the field. In each plot, trees were counted, they were identified to the lowest possible taxon, their height and circumference were measured, and soil samples of 4.5 cm depth and interstitial water were collected. The complexity index (CI) of the mangrove stand and the importance value (IV) were calculated for each mangrove genus. Organic carbon content (C_{org}) was calculated from allometric equations for trees and with loss on ignition for soil.

Results: The mangrove forest area decreased by 24 ha between 1944 and 2020, mainly because of the development of shrimp and salt ponds. The forest CI in 2021 was 18.3 and the genus of greatest importance was *Rhizophora*. The mangrove forest stores 48 Mg C_{org} /ha in living vegetation and 11 Mg C_{org} /ha in the soil up to 4.5 cm depth.

Conclusions: The mangrove forest structure and the carbon storage, in general, are similar to other mangrove stands in the Gulf of Nicoya. Considering only the carbon in the above ground living vegetation, the loss of 24 ha is equivalent to 4 224 Mg CO_2 released. The feasibility of carrying out ecological restoration of the lost areas should be assessed.

Key words: shrimp pond; forest structure; aerial photography; *Rhizophora*; carbon sequestration.

RESUMEN

Introducción: Los manglares proporcionan diversos servicios ecosistémicos que los seres humanos aprovechan. Sin embargo, son de los ecosistemas tropicales más impactados por el cambio de uso de suelo, como ha sucedido en el Golfo de Nicoya en Costa Rica.



Objetivo: Analizar la cobertura del bosque a lo largo del tiempo, la estructura de la vegetación y el almacenamiento de carbono del manglar de Morales, para generar una línea base actual del estado del manglar.

Métodos: El estudio se realizó en el manglar de Morales, Puntarenas, Costa Rica. Se calculó el área del manglar a partir de fotografías aéreas entre 1944 y 2020. En el 2021, se montaron parcelas de 5×5 m en el campo. En cada parcela se contaron los árboles, se identificaron al menor taxón posible, se les midió la altura y la circunferencia, y se colectaron muestras de suelo de 4.5 cm de profundidad y de agua intersticial. Se calculó el índice de complejidad (IC) del manglar y el valor de importancia (VI) de cada género. El contenido de carbono orgánico (C_{org}) se calculó a partir de ecuaciones alométricas para los árboles y con el método de pérdida de peso por ignición para el suelo.

Resultados: El manglar perdió 24 ha entre 1944 y 2020, principalmente por el desarrollo de camaronerías y salineras. El IC en el año 2021 fue 18.3 y el género de mayor importancia fue *Rhizophora*. El manglar tiene almacenados 48 Mg C_{org} /ha en la vegetación epígea y 11 Mg C_{org} /ha en el suelo hasta 4.5 cm de profundidad.

Conclusiones: La estructura de la vegetación y las reservas de carbono del manglar, en general, concuerdan con lo reportado para otros manglares del Golfo de Nicoya. Considerando únicamente el carbono en la vegetación viva sobre el suelo, la pérdida de 24 ha equivale a 4 224 Mg CO_2 liberado. Debería analizarse la factibilidad de realizar una restauración ecológica para recuperar las áreas perdidas.

Palabras clave: camaronera; estructura del bosque; fotografía aérea; *Rhizophora*; secuestro de carbono.

INTRODUCCIÓN

Los manglares son ecosistemas boscosos que se encuentran en zonas intermareales de regiones tropicales y subtropicales, en sitios donde el golpe de las olas es débil (Alongi, 2002). Los árboles de mangle presentan diversas adaptaciones para tolerar altas salinidades y suelos con periodos anóxicos, lo que les permite crecer en estos sitios (Alongi, 2008; Giri et al., 2011). El desarrollo de estos bosques genera diversos servicios ecosistémicos que los humanos pueden aprovechar, por ejemplo, la extracción de recursos y la captura de carbono (Brander et al., 2012).

El almacenamiento de carbono en los manglares es importante en los esfuerzos de mitigación de los efectos del cambio climático (Atwood et al., 2017; Donato et al., 2011). En los bosques de mangle, el carbono se almacena en las estructuras vegetales y en el suelo, donde se almacena la mayor cantidad de carbono debido a las condiciones anóxicas, ya que la descomposición es lenta y la materia orgánica se preserva (Kristensen et al., 2008; Reef et al., 2010).

A pesar de su importancia, los bosques de mangle han sido y continúan siendo uno de los ecosistemas tropicales más impactados por el cambio de uso del suelo (Akram et al., 2023; Feller et al., 2017). En Costa Rica,

principalmente antes de la década 1980, los manglares en la zona del Pacífico Norte y Central perdieron cobertura debido a la deforestación para la creación de estanques de camarón y salineras, así como el cambio a pastizales y conversión a zonas agrícolas (Cifuentes-Jara et al., 2014; Polanía, 1993). Estos impactos negativos afectan la capacidad de los manglares para brindar servicios ecosistémicos. Por ejemplo, se ha encontrado que el cambio de uso del suelo de manglar a camaronera inhabilita la capacidad del manglar para secuestrar carbono y provoca una liberación promedio del 92 % del carbono (Cifuentes-Jara et al., 2014).

Las áreas de manglar de Costa Rica se concentran en el Pacífico, con 38 % de la cobertura de manglar en el Golfo de Nicoya (Cortés & Wehrtmann, 2009). Este golfo es un sitio de gran importancia socioeconómica que a su vez presenta diversas problemáticas como degradación ambiental y sobreexplotación de recursos (Castro Campos & Jiménez Ramón, 2021). En el Golfo de Nicoya, el manglar de Morales es un manglar poco estudiado y ha sido afectado por cambios de uso de suelo. Previamente se realizó un estudio sobre los manglares de este golfo de manera general; sin embargo, dentro de los sitios muestreados no se encuentra el manglar de Morales ni el adyacente en Chomes (Cifuentes-Jara et al., 2014). El objetivo de este

estudio fue analizar el cambio de cobertura en el tiempo, la estructura de la vegetación y el almacenamiento de carbono del manglar de Morales, Puntarenas, Costa Rica, para generar una línea base actual del estado del manglar.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio: El estudio se realizó en el manglar de Morales, ubicado en el Golfo de Nicoya, Puntarenas, Costa Rica ($10^{\circ}5'32.12''$ - $10^{\circ}4'3.15''$ N & $84^{\circ}58'27.25''$ - $84^{\circ}56'7.50''$ W, Fig. 1). A este manglar se encuentran asociadas una quebrada permanente y algunas intermitentes que ingresan por el noreste del bosque (Instituto Tecnológico de Costa Rica, 2014). Esta zona posee un clima estacional con una época seca de diciembre a abril y una época lluviosa de mayo a noviembre, con precipitaciones anuales menores a 1 500 mm (Castro Campos & Jiménez Ramón, 2021). Las especies de mangle previamente reportadas para este golfo son: *Rhizophora mangle* L., *Rhizophora racemosa* G. Mey, *Rhizophora × harrisonii* Lee-chm., *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn, *Avicennia germinans* (L.) L, *Avicennia bicolor* Standl, *Pelliciera rhizophorae* Planch. & Triana y *Conocarpus erectus* L. (Cifuentes-Jara et al., 2014; Sistema Nacional de Áreas de Conservación, 2019).

Cobertura del manglar: Para estudiar los cambios en la cobertura del manglar, se utilizaron fotografías aéreas históricas, facilitadas por el Instituto Geográfico Nacional (IGN) y una imagen satelital (Centre national d'études spatiales/Airbus [CNES/Airbus], 2020), descargada de Google Earth Pro (Google, 2021). Se seleccionaron fotografías entre 1944 y 2020 con intervalos de aproximadamente 20 años. Las fotografías entre 1960 y 2020 fueron georreferenciadas con base en una capa vectorial de las vías de Costa Rica, con escala 1:5 000 y proyección cartográfica Costa Rica Transversal de Mercator (CRTM05), tomada del Sistema Nacional de Información Territorial (SNIT) (Instituto Geográfico Nacional, 2014). Para georreferenciar la fotografía de 1944 se usó

como base la fotografía georreferenciada de 1980, debido a que para el año 1944 no existían muchas de las vías existentes en la actualidad. Para esto se usó la extensión Georeferencing del programa ArcGIS 10.8.1. (ESRI, 2020), aplicando transformaciones polinomiales de primer orden. En cada caso se usaron al menos seis puntos de control. El error medio cuadrático (RMS) varió entre 2.2 y 12.2. Posteriormente, se establecieron las categorías para la clasificación de la cobertura y se realizó la digitalización a una escala de 1:10 000. Los cambios de cobertura fueron analizados en un área de 297 ha dentro de la superficie que fue manglar en 1944 y donde las diferentes capas coincidieron. Las áreas se calcularon utilizando ArcGIS 10.8.1.

Trabajo de campo: Los muestreos se realizaron entre enero y noviembre del 2021 en parcelas de 5×5 m. Con el propósito de realizar un muestreo representativo y lo más heterogéneo posible, incluyendo zonas desde la costa hasta los límites terrestres (Kauffman et al., 2013). Las parcelas se ubicaron a lo largo de transectos perpendiculares al canal o costa (una parcela cada 10 m) y de manera puntual en áreas de difícil acceso. En total se realizaron 48 parcelas en 11 transectos, cuya longitud varió entre 20 m y 110 m, y nueve parcelas puntuales de manera individual que no formaron parte de transectos. Entre el inicio de un transecto y otro se establecieron mínimo 10 m de distancia (Fig. 1).

Textura y salinidad del suelo: La salinidad del agua intersticial del suelo se midió con un refractómetro manual a partir de una muestra de agua tomada a aproximadamente 10 cm de profundidad, excepto en cuatro parcelas donde se encontró agua hasta una profundidad entre 20 cm y 110 cm.

La textura del suelo se analizó colectando una muestra de aproximadamente 100 g de sedimentos en las parcelas a las que les correspondía un número impar a lo largo de los transectos y en cada una de las parcelas individuales (Cintrón & Schaeffer-Novelli, 1984). Las muestras de suelo colectadas se secaron a 60 °C

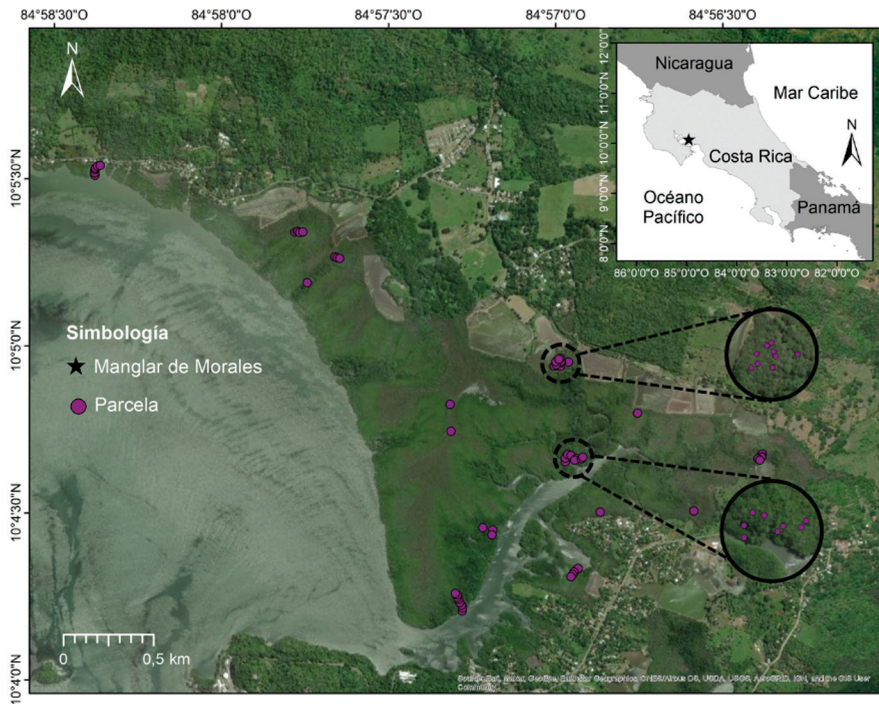


Fig. 1. Ubicación de la zona de estudio y de los sitios de muestreo en el manglar de Morales, Puntarenas, Costa Rica. Los círculos en negro muestran parcelas de muestreo con mayor detalle. / **Fig. 1.** Location of the study zone and sampling sites in the mangrove forest of Morales, Puntarenas, Costa Rica. The black circles show sampling plots in higher detail.

y se pesaron para anotar el peso de la muestra de suelo completa. Con el propósito de segregar las partículas cementadas por los limos, cada muestra se tamizó en húmedo a través de un tamiz de $63\ \mu\text{m}$ y las raíces fueron extraídas de la muestra por diferencia en flotabilidad para obtener el peso del suelo sin raíces. La muestra de suelo sin raíces se secó de nuevo y se pasó por una columna de tamices de $4\ 000\ \mu\text{m}$, $2\ 000\ \mu\text{m}$, $1\ 000\ \mu\text{m}$, $500\ \mu\text{m}$, $250\ \mu\text{m}$, $125\ \mu\text{m}$ y $63\ \mu\text{m}$, con ayuda de un agitador mecánico a 90 r.p.m. por 15 minutos. El peso de las partículas menores de $63\ \mu\text{m}$ se calculó por diferencia entre el peso completo del suelo sin raíces y el peso de todos los tamices sumados. El porcentaje de cada fracción se calculó tomando como peso inicial de las muestras el peso seco completo del suelo sin raíces. Los tamaños de grano se agruparon según Wentworth (1922): grava ($4\ 000\ \mu\text{m}$ a $2\ 000\ \mu\text{m}$), arena ($1\ 000\ \mu\text{m}$

a $63\ \mu\text{m}$) y lodo (limo con arcilla, $< 63\ \mu\text{m}$). Se utilizó la categoría “lodo” ya que el método empleado no permite separar los limos de las arcillas. El tipo de textura del suelo se obtuvo aplicando la función “granstat” del paquete G2Sd (Fournier et al., 2014), en R (R Core Team, 2020).

Para determinar si se observa algún patrón, se elaboraron representaciones espaciales de la textura del suelo y la salinidad medida durante la época lluviosa (entre mayo y octubre), debido a que fue la época con la mayor cantidad de muestras y mejor distribuidas en el manglar. No se pudo realizar un mapa de la época seca, ya que en esa época solo se pudo muestrear un sector del manglar. Para la elaboración de estos mapas se aplicaron interpolaciones tipo ponderación de distancia inversa (IDW) basadas en 24 puntos de muestreo para la salinidad y 31 puntos de muestreo para la textura del

suelo, utilizando el programa ArcGIS 10.8.1. (ESRI, 2020).

Estructura de la vegetación: En cada parcela, cada árbol vivo se identificó al menor taxón posible y se midió su circunferencia y altura. La circunferencia de los árboles se midió a una altura de 1.3 m desde el suelo, excepto en los mangles enanos, que se midió a 30 cm de altura y en *Rhizophora* spp., que se midió inmediatamente sobre la raíz fúlcrea más alta (Howard et al., 2014; Kauffman et al., 2013; Caribbean Coastal Marine Productivity [CARICOMP], 2001). Posteriormente, la circunferencia se utilizó para calcular el diámetro. Para árboles de un máximo de 2 m, la altura se midió directamente con una cinta métrica; cuando no fue posible la medición directa se procedió a estimar la altura visualmente, utilizando 1 m como referencia (Loría-Naranjo et al., 2014). Se calculó el índice de complejidad del manglar (IC= [densidad total del manglar × área basal total × altura promedio del manglar × número de especies]/1000) y el valor de importancia de los géneros (VI= [densidad relativa + frecuencia relativa + dominancia relativa]/3) (Ramírez-González, 2006; Samper-Villarreal & Silva-Benavides, 2015). Al calcular el IC y al aplicar ecuaciones alométricas, se consideraron las especies, mientras que al calcular el VI

únicamente se consideró el género, ya que no se pudo establecer la especie para cada árbol.

Utilizando el programa estadístico R (R Core Team, 2020) se comparó la altura y el diámetro entre géneros realizando pruebas Kruskal-Wallis y a posteriori la prueba Dunn. Con este mismo programa se realizó una regresión lineal simple para determinar si la salinidad en época lluviosa explica la variación en la altura de los mangles. Debido a las fechas de colecta, el esfuerzo de muestreo fue menor y se concentró en una sola área durante la época seca, por lo que estos datos no podían ser representativos de la variabilidad en el manglar.

Carbono almacenado en la vegetación:

Se estimó la biomasa epigea aplicando ecuaciones alométricas basadas en el diámetro de los troncos (Tabla 1). La densidad de madera aplicada a la ecuación general para *A. bicolor* fue 0.64 (Malavassi, 2003) y para *Avicennia* sp. se aplicó un valor promedio entre el valor de *A. bicolor* y el valor 0.792 reportado para *A. germinans* (Cifuentes-Jara et al., 2018). Posteriormente, se estimó el carbono almacenado en la parte epigea de la vegetación utilizando factores de conversión de biomasa a carbono. Para *R. mangle* se aplicó un factor de 0.4752 y para las otras especies se aplicó un factor de 0.464 (Cifuentes-Jara et al., 2014; Howard et al., 2014; Manrow-Villalobos & Vilchez-Alvarado, 2012).

Tabla 1

Ecuaciones alométricas utilizadas en la estimación de la biomasa epigea de los mangles del manglar de Morales, Costa Rica. / **Table 1.** Allometric equations used in the estimation of the epigeal biomass of the mangroves of Morales mangrove forest, Costa Rica.

Género/Especie	Ecuación	R ²	Referencia
<i>Rhizophora mangle</i> y <i>Rhizophora racemosa</i>	$B = 0.128 * D^{2.60}$	0.92	a, b
<i>Rhizophora</i> sp. (enano)	$B = 125.9571 * D^{2.4} * h^{0.8557} / 1000$	0.99	c
<i>Avicennia germinans</i>	$B = 0.14 * DAP^{2.40}$	0.97	a
<i>Avicennia</i> sp. (enano)	$B = 0.2004 * DAP^{2.1}$	0.82	a, b
<i>Laguncularia racemosa</i>	$B = 0.362 * DAP^{1.93}$	0.98	d
<i>Laguncularia racemosa</i> (enano)	$B = \exp(1.095 + [0.659 * \ln(D^2)] + [0.304 * \ln(V)]) / 1000$	0.98	e, b
Otras especies de mangle	$B = 0.168 * \rho * DAP^{2.47}$	0.99	d

B: biomasa (kg), D: diámetro (cm), DAP: diámetro a 1.3 m de altura (cm), h: altura (m), ρ : densidad de la madera (g/cm³), V: volumen de la copa (cm³), exp: e elevado al argumento entre paréntesis. / B: biomass (kg), D: diameter (cm), DAP: diameter at 1.3 m height (cm), h: height (m), ρ : wood density (g/cm³), V: crown volume (cm³), exp: e raised to the argument in parentheses. / ^a Fromard et al. (1998), ^b Cifuentes-Jara et al. (2018), ^c Cintrón & Schaeffer-Novelli (1984) en Kauffman et al. (2013), ^d Howard et al. (2014), ^e Ross et al. (2001).

Carbono almacenado en el suelo: En cada parcela se colectó una muestra de 30 ml de suelo utilizando una jeringa plástica cortada en la base del pivote. Las muestras se secaron a 60 °C, se pesaron para estimar la densidad del suelo y se homogenizaron (sin extraer raíces). Para realizar las estimaciones de carbono orgánico (C_{org}) e inorgánico (C_{inorg}) se utilizaron submuestras de 1.5 g y se aplicó el método de pérdida de peso por ignición (PPI) (Heiri et al., 2001; Kauffman et al., 2013). Se utilizó la ecuación de Ouyang & Lee (2020) para estimar el porcentaje de C_{org} y se aplicó la constante de conversión de masa 0.273 para estimar el porcentaje de C_{inorg} (Wang et al., 2013). Luego, se calculó la cantidad de C_{org} y C_{inorg} en el suelo hasta 4.5 cm de profundidad (% carbono ×

densidad del suelo × profundidad de muestreo) (Cifuentes-Jara et al., 2018).

RESULTADOS

Cobertura del manglar: El área total del manglar disminuyó aproximadamente 24 ha en 76 años, pasando de 301 ha en 1944 a 277 ha en el 2020. Considerando únicamente los cambios que se han presentado dentro del área identificada como manglar en 1944, el manglar y los estanques de camaronerías son las coberturas que presentaron mayores cambios. La cobertura de manglar alcanzó un mínimo en 2005, con la pérdida de 24 ha entre 1980 y 2005 (Fig. 2). Para 2020 se observó una pequeña recuperación de 3 ha de mangle. El área de estanques

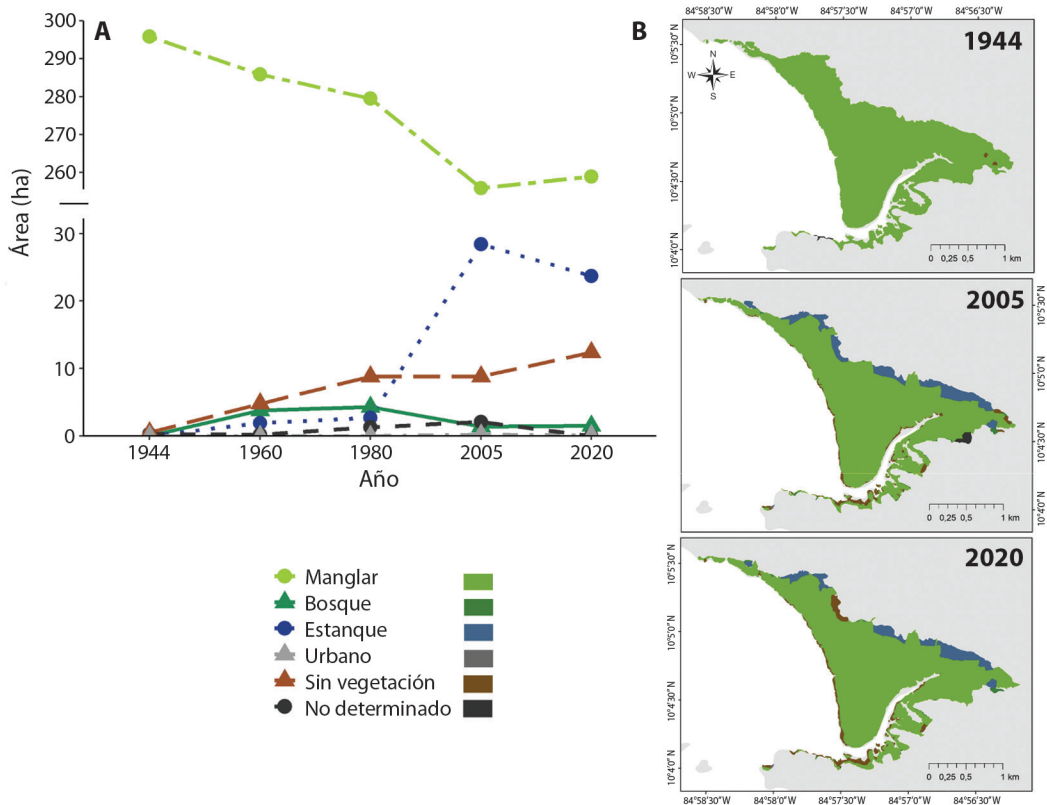


Fig. 2. Cobertura de la tierra en la zona del manglar de Morales, Puntarenas, Costa Rica. **A.** Cambio de la cobertura dentro de la zona de estudio entre 1944 y 2020; **B.** Mapas de la cobertura para 1944, 2005 y 2020. / **Fig. 2.** Land use cover in the mangrove forest zone of Morales, Puntarenas, Costa Rica. **A.** Change in cover within the study zone between 1944 and 2020; **B.** Cover maps for 1944, 2005 and 2020.

alcanzó su máximo en el 2005, con un aumento de 25 ha entre 1980 y 2005, principalmente en la zona norte del manglar (Fig. 2). Las áreas sin vegetación aumentaron 11.5 ha durante el periodo analizado, mientras que otros tipos de cobertura variaron poco dentro del área y durante el tiempo analizado.

Caracterización del suelo: La salinidad intersticial del suelo en época seca fue de 42 ± 8 ups (prom. \pm desv. est.), con un ámbito de 34 ups a 58 ups, y en época lluviosa fue de 35 ± 12 ups, con un ámbito de 19 ups a 75 ups. La salinidad más alta se registró en la zona interna del manglar, mientras que los niveles más bajos se registraron en sitios cercanos a los canales y al noreste del manglar (Fig. 3A).

La textura del suelo predominante fue lodo ligeramente gravoso y lodo arenoso ligeramente gravoso. En promedio, el suelo está constituido 85 % de lodo, 12 % de arena y 3 % de grava, por lo que el componente principal fue el lodo, especialmente en zonas asociadas al estero principal (Fig. 3B).

Estructura de la vegetación: Las especies de mangle identificadas fueron: *R. racemosa*, *R. mangle*, *A. germinans*, *A. bicolor* y *L. racemosa*. El género *Rhizophora* se distribuye por

casi todo el manglar, dominando en los bordes costeros y en los canales. Hacia la parte interna del manglar, en las zonas de mangle enano, los árboles aumentan en densidad y disminuyen en altura, presentando una variación de 8 m de altura promedio en el borde costero a 2 m en la zona interna. En algunas zonas al norte del manglar se observan parches dominados por el género *Avicennia* o por *L. racemosa*. Considerando la salinidad de época lluviosa, los individuos del género *Rhizophora* y de *L. racemosa* se encontraron en sitios con salinidades entre 19 ups y 57 ups, mientras que los individuos del género *Avicennia* se encontraron desde 19 ups hasta 75 ups (observar la distribución de la salinidad en la Fig. 3).

La densidad del manglar fue de 4 288 árboles/ha. Los árboles presentaron un diámetro de 4.7 ± 4.2 cm y una altura de 5.4 ± 3.3 m. El índice de complejidad del manglar fue 18.3 y el género con el mayor valor de importancia fue *Rhizophora* (Tabla 2). Este también presentó las mayores alturas y diámetros ($H = 147$, g.l. = 2, $P < 0.01$ y $H = 86$, g.l. = 2, $P < 0.01$, respectivamente; Tabla 2). No se encontró que la salinidad intersticial del suelo en época lluviosa afecte de manera significativa a la altura de los árboles ($R^2 = 0.1$, $P = 0.07$; Fig. 4A).

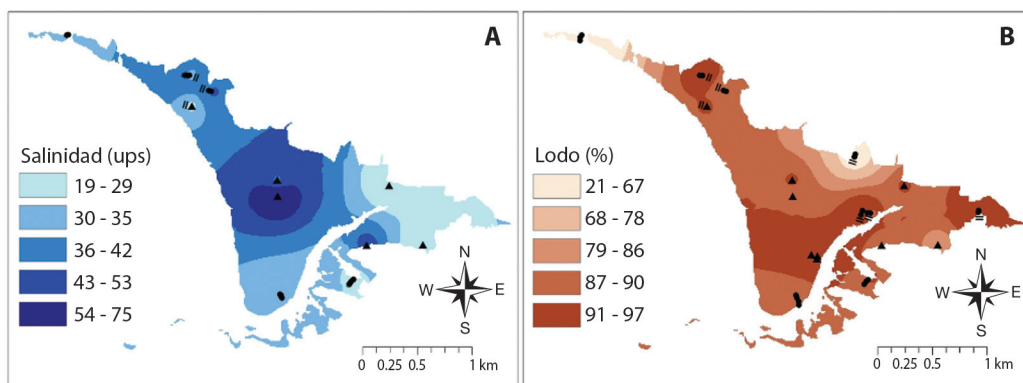


Fig. 3. Mapas de variables asociadas al suelo del manglar de Morales, Puntarenas, Costa Rica. **A.** Salinidad intersticial en época lluviosa; **B.** Porcentaje de lodo. Los puntos corresponden a los sitios muestreados en las parcelas en transectos (círculos) y parcelas individuales (triángulos). Las líneas paralelas (=) indican que la parcela o transecto se inició al lado de un canal. / **Fig. 3.** Maps of soil variables in the mangrove forest of Morales, Puntarenas, Costa Rica. **A.** Interstitial salinity in the wet season; **B.** Mud percentage. The points correspond to the sampling sites in transects (circles) and individual plots (triangle). The parallel lines indicate that the plots or transect started next to a canal.

Tabla 2

Características estructurales y valor de importancia por género de árbol de mangle en el manglar de Morales, Puntarenas, Costa Rica, 2021. / **Table 2.** Structural characteristics and importance value by mangrove tree genus in the mangrove forest of Morales, Puntarenas, Costa Rica, 2021.

Género	Densidad (árbol/ha)	Área basal (m ² /ha)	Frecuencia (Nº parcelas)	Densidad relativa (%)	Dominancia relativa (%)	Frecuencia relativa (%)	VI (%)	Altura (m)	Diámetro (cm)
<i>Rhizophora</i>	2 765	11.1	45	64.5	70.2	58.4	64.4	6.4 ± 3.1	5.1 ± 4.0
<i>Avicennia</i> sp.	737	3.5	17	17.2	22.3	22.1	20.5	3.3 ± 3.1	4.9 ± 5.4
<i>Laguncularia</i>	786	1.2	15	18.3	7.5	19.5	15.1	3.8 ± 2.4	3.0 ± 2.7
Total	4 288	15.8	57						

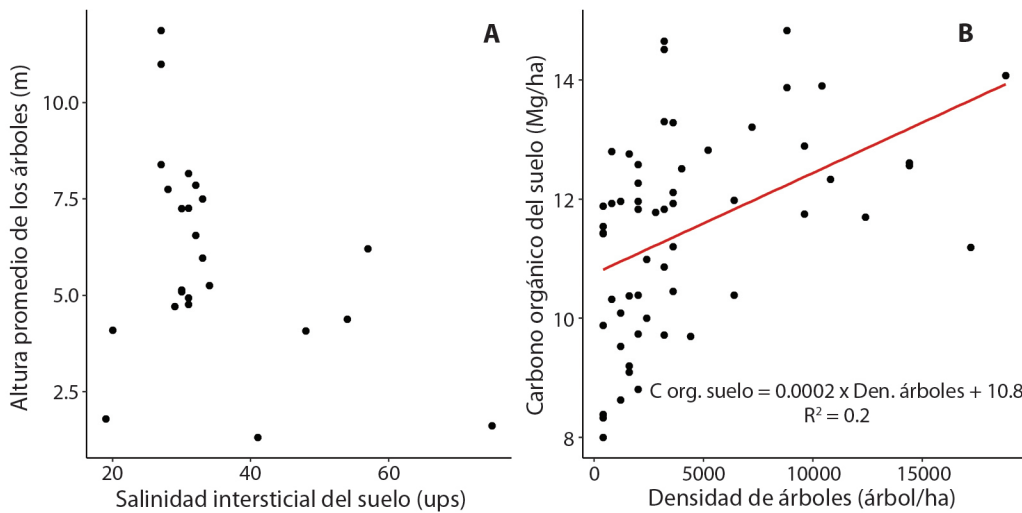


Fig. 4. Relación entre variables medidas en el manglar de Morales, Costa Rica. **A.** Altura promedio de los árboles por parcela con la salinidad intersticial del suelo en época lluviosa; **B.** Relación entre la densidad de carbono orgánico del suelo y la densidad de árboles ($P < 0.001$). La línea roja es la recta de regresión. / **Fig. 4.** Relationship between variables measured in the mangrove forest of Morales, Costa Rica. **A.** Mean tree height by plot with the soil interstitial salinity in wet season; **B.** Relationship between soil organic carbon density and tree density ($P < 0.001$). The red line is the regression line.

Carbono almacenado en el manglar: En la vegetación epígea viva del manglar se encontró 104 ± 127 Mg/ha de biomasa, de los cuales 48 ± 59 Mg/ha corresponden a C_{org} almacenado. La densidad aparente del suelo fue de 0.6 ± 0.3 g/cm³. Hasta la profundidad de 4.5 cm, la reserva de C_{org} en el suelo fue 11.5 ± 1.7 Mg/ha y la de C_{inorg} de 2.1 ± 1.1 Mg/ha. En el suelo, el porcentaje de materia orgánica fue 19 ± 7 %, el porcentaje de C_{org} fue 6 ± 2 % y el de C_{inorg} fue de 0.8 ± 0.2 %. La cantidad de carbono en el suelo del manglar tendió a aumentar conforme aumentó la densidad de los árboles ($P < 0.001$); sin embargo, esto solamente explicó 20 % de la variación de los datos (Fig. 4B).

DISCUSIÓN

Este estudio reporta por primera vez la composición de especies de mangle, la estructura de la vegetación, el tipo de suelo y el contenido de carbono del manglar de Morales, Puntarenas. El estudio también representa el primer reporte de cambios de área del manglar entre los años 1944 y 2020, identificando una reducción de 24 ha de manglar entre estos años. Esta reducción se vincula con el cambio de uso de suelo principalmente en las áreas internas del manglar.

Los patrones encontrados en la estructura del manglar de Morales concuerdan con lo

esperado para manglares de la costa del Pacífico en la región del Golfo de Nicoya, donde hay una época seca marcada (Cifuentes-Jara et al., 2014; Polanía, 1993). En esta área los árboles típicamente alcanzan un menor desarrollo que el reportado en otras zonas del país donde existe un mayor aporte de agua dulce (Jiménez & Soto, 1985; Manrow-Villalobos & Vilchez-Alvarado, 2012; Samper-Villarreal & Silva-Benavides, 2015); además se observa una zonación general en donde *Rhizophora* domina en el borde costero y en las orillas de los canales, mientras *Avicennia* se encuentra en zonas internas del manglar (Jiménez, 1994).

El género *Rhizophora* fue dominante al igual que en otros manglares del país (Loría-Naranjo et al., 2014; Samper-Villarreal & Silva-Benavides, 2015; Samper-Villarreal et al., 2012; Soto & Jiménez, 1982). Sin embargo, en el sitio con la mayor salinidad predominó el género *Avicennia*, concordando que este género está bien adaptado para soportar dichas condiciones (Jiménez & Soto, 1985; Zamora-Trejos & Cortés, 2009). No se observaron organismos de la especie *C. erectus*, ya que esta se suele encontrar en bermas de playas o suelos arenosos (Jiménez & Soto, 1985; Silva-Benavides, 2009), mientras que en el manglar de Morales predominan los suelos lodosos. Tampoco se observaron organismos de la especie *P. rhizophorae*, contrario a lo observado por Jiménez (1984) en otros manglares de Costa Rica que presentaron bajas salinidades del suelo (menos de 37 ups).

La densidad de árboles estimada para el manglar de Morales es mayor a la reportada previamente para otros manglares del país (Samper-Villarreal & Silva-Benavides, 2015; Samper-Villarreal et al., 2012). Esta alta densidad podría vincularse con la presencia de zonas de mangle enano y zonas de “transición” a mangle enano. Por ejemplo, en un manglar de baja altura en México y un manglar enano en Florida, se han reportado densidades de 4 700 árboles/ha y 25 030 árboles/ha, respectivamente (Arreola-Lizárraga et al., 2004; Pool et al., 1977). El índice de complejidad del manglar coincide con lo reportado para otros manglares del país (IC entre 1.1 y 86.5; Loría-Naranjo et

al., 2014; Pool et al., 1977; Samper-Villarreal et al., 2012). La alta densidad de árboles permite que su complejidad supere a manglares de zonas más lluviosas del país, sin embargo, el índice se mantiene bajo debido a la poca altura promedio de los árboles.

En este estudio no se encontró que la salinidad influyera en la altura de los árboles; sin embargo, el sitio con mayor registro de la salinidad en época lluviosa fue una zona de mangle enano (75 ups y 1.6 m de altura promedio). Una de las limitantes de este estudio fue la restringida colecta de muestras de agua para cuantificar la salinidad en época seca, por lo que el efecto estresante de la salinidad máxima sobre el desarrollo de los árboles durante esta época podría estar enmascarado por la influencia del agua dulce proveniente de escorrentía y quebradas intermitentes que se encuentran en el manglar. Sin embargo, además de la salinidad, se deben considerar otros factores que influyen en el desarrollo de los manglares como la disponibilidad de nutrientes como el fósforo (Lovelock et al., 2004; Lovelock et al., 2005).

La cantidad de carbono almacenada en la biomasa epígea del manglar de Morales se encuentra dentro de lo reportado para manglares del Golfo de Nicoya (entre 23.5 y 64.9 Mg C_{org}/ha) (Cifuentes-Jara et al., 2014). A su vez, el carbono en la biomasa epígea en Morales se encuentra por debajo de los promedios reportados para otros manglares de Costa Rica (63.8 Mg C_{org}/ha), América Central y Norte (92.5 Mg C_{org}/ha), América del Sur (104.3 Mg C_{org}/ha), así como del Sudeste de Asia (115.7 Mg C_{org}/ha) (Alongi, 2022; REDD/CCAD-GIZ-SINAC, 2015). El carbono almacenado en la biomasa puede variar por diversos factores como el tamaño de los árboles y las especies que dominan la zona, ya que algunas presentan una mayor densidad específica de la madera (Manrow-Villalobos & Vilchez-Alvarado, 2012; Murdiyarso et al., 2009). Los árboles del manglar de Morales son pequeños, por lo cual su biomasa y la cantidad de carbono que pueden almacenar es baja. Por ejemplo, un árbol de *Rhizophora* de 15 m de altura contenía 128 kg



C, mientras otro árbol *Rhizophora* de 6 m contenía apenas 4 kg C.

En este estudio se utilizó la pérdida de peso por ignición (PPI) para cuantificar el carbono orgánico (C_{org}) del suelo debido a limitaciones logísticas. La PPI y el análisis elemental (AE) son los dos métodos utilizados principalmente para estimar el C_{org} de los sedimentos, con fortalezas y desafíos para cada uno (Breithaupt et al., 2023). El análisis elemental mide el C_{org} directamente en una gran cantidad de muestras pequeñas y con resultados confiables, pero puede ser costoso y el alto contenido de carbonato en las muestras presenta desafíos adicionales. Por el contrario, si bien la PPI es un análisis simple y de bajo costo, requiere muestras más grandes, existen fluctuaciones estimadas debido a la variabilidad en la temperatura y el tiempo de ignición y el contenido de carbonato; además no mide el C_{org} directamente. PPI estima el contenido de materia orgánica de los sedimentos (MOS) y necesita un factor de conversión para estimar el COS (carbono orgánico del suelo). Idealmente, tanto la PPI como el AE deberían llevarse a cabo a partir de muestras en el hábitat y sitio de muestreo para obtener un factor de conversión de MOS a COS local cuando se utiliza la PPI. A pesar de sus incertidumbres y limitaciones, la PPI es actualmente un método ampliamente utilizado para la estimación de C_{org} de sedimentos en hábitats de carbono azul (Breithaupt et al., 2023; Howard et al., 2014; Kauffman & Donato, 2012).

En nuestro estudio se observó una relación positiva entre el contenido de carbono orgánico del suelo y la densidad de los árboles; favorecido probablemente por la acumulación de materia orgánica aportado por los procesos de descomposición de las raíces finas de los árboles, como ha sido evidenciado por Soto & Jiménez (1982) y Zhang et al. (2021). No obstante, se debe considerar que, a nivel local, factores como la edad del bosque, la ubicación con respecto a la costa (mayor o menor influencia de ríos), la extensión de la zona intermareal, la duración de la marea y el contenido de limosarcillas, ejercen un efecto importante sobre la reserva de carbono en el suelo de un bosque de

mangle ($Mg C_{org} / ha$) (Chaikaew & Chavanich, 2017; Kathiresan et al., 2014; Suello et al., 2022; Tang et al., 2023).

Es importante mencionar que el porcentaje de C_{org} promedio en la capa superficial del suelo del manglar de Morales (de 0 a 15 cm de profundidad) es mayor a lo reportado para algunos manglares en Tailandia (3 %; Chaikaew & Chavanich, 2017) y menor a lo encontrado para manglares en Indonesia (14 %; Malik et al., 2022 [material suplementario]), en Gabón (17 %; Trettin et al., 2021) y en México (promedios de 9 % a 29 %; Adame et al., 2013). Aparte de los factores que tienen diversos efectos locales, se ha encontrado que el nivel de precipitación anual y el entorno geomorfológico del manglar pueden explicar, de manera general, las tendencias observadas en las reservas de carbono en el suelo de los manglares (Breithaupt et al., 2023; Sanders et al., 2016; Twilley et al., 2018; Worthington et al., 2020). De acuerdo a esto, el manglar de Morales podría tener una menor concentración de carbono que los manglares de Pongara, en Gabón, debido que en este sitio el nivel de precipitación anual es mayor (2 400-2 830 mm) (Trettin et al., 2021). Mientras que, en comparación con los manglares de Quintana Roo, México, donde el nivel de precipitación es similar (1 588 mm), la diferencia podría deberse que estos se ubican en entornos carbonatados, los cuales se han encontrado asociados a mayores reservas de carbono orgánico en el suelo que los manglares de entornos estuarinos, como el manglar de Morales (Adame et al., 2013; Twilley et al., 2018).

Previo a la década de 1990, en los alrededores del Golfo de Nicoya, fue evidente el desarrollo de cultivos agrícolas y estanques que fueron expandiéndose hacia los bosques de mangle (Cifuentes-Jara et al., 2014; Solórzano et al. 1991). Específicamente dentro del área del manglar de Morales, desde 1944 se desarrollaron estanques para cultivo de camarón y extracción de sal. Las pérdidas de mangle se presentaron principalmente en zonas colindantes con el borde interno del manglar (“hacia tierra adentro”), donde se presume que se facilitó la construcción y expansión de los estanques.

Esto no parece ser un caso aislado, ya que, a nivel mundial, la acuicultura se ha considerado como una de las mayores amenazas de los manglares (Akram et al., 2023; Alongi, 2002).

La recuperación de aproximadamente 2 ha de mangle para el año 2020, probablemente se debe a la recolonización de árboles de mangle en camarónicas abandonadas y a la disminución del proceso de deforestación de manglares debido a la legislación que se implementó en Costa Rica a partir de la década de 1980 (Cifuentes-Jara et al., 2014). Es importante resaltar que las áreas que han tenido un cambio de cobertura del suelo deben tomarse como un aproximado, debido a la incertidumbre asociada a la georreferenciación e interpretación de las fotografías (Cifuentes-Jara et al., 2014; Puertas et al., 2013). Los cambios observados en los bordes colindantes con el mar pueden deberse a la realización de canales para la circulación de lanchas o procesos naturales de sucesión y cambios en factores como la erosión-sedimentación (Benavides-Varela et al., 2016).

La pérdida de cobertura y fragmentación de los manglares afecta los servicios ecosistémicos que estos pueden brindar (Brander et al., 2012). Por ejemplo, considerando únicamente el carbono almacenado en la parte epigea de la vegetación, la pérdida de 24 ha de mangle, en el manglar de Morales, es equivalente a una liberación aproximada de 4 224 Mg CO₂. El área que se ha perdido de manglar podría ser recuperada por medio de un proyecto de restauración ecológica en estas zonas. Se resalta que las zonas internas de este manglar fueron las más afectadas debido al cambio de uso del suelo y las principales pérdidas de área del manglar de Morales se deben al desarrollo de actividades económicas como la producción de camarón en estanques y la extracción de sal marina. Por lo tanto, al realizar proyectos para la conservación de los manglares, es importante que entre los temas a considerar se encuentre la concientización sobre la importancia de los manglares y las necesidades económicas y participación de las comunidades aledañas.

Declaración de ética: las autoras declaran que todas están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica a través del proyecto de investigación C0038: Análisis de la estructura de la vegetación del manglar de Morales, Puntarenas. Al Instituto Geográfico Nacional (IGN) por facilitar las fotografías aéreas. A C. Díaz Licona, D. Briceño Sánchez, V. Naranjo, R. Fernández Fuentes, B. Flores Alvarado y A. Omaña por su ayuda en los muestreos. A los pobladores de Morales por facilitarnos el acceso al manglar.

REFERENCIAS

- Adame, M. E., Kauffman, J. B., Medina, I., Gamboa, J. N., Torres, O., Caamal, J. P., Reza, M., & Herrera-Silveira, J. A. (2013). Carbon stocks of tropical coastal wetlands within the karstic landscape of the Mexican Caribbean. *PloS One*, 8(2), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056569>
- Akram, H., Hussain, S., Mazumdar, P., Chua, K. O., Butt, T. E., & Harikrishna, J. A. (2023). Mangrove health: A review of functions, threats, and challenges associated with mangrove management practices. *Forests*, 14(9), 1–38. <https://doi.org/10.3390/f14091698>
- Alongi, D. M. (2002). Present state and future of the world's mangrove forests. *Environmental Conservation*, 29(3), 331–349. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000231>
- Alongi, D. M. (2008). Mangrove forests: resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(1), 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.024>



- Alongi, D. M. (2022). Impacts of climate change on blue carbon stocks and fluxes in mangrove forests. *Forests*, 13(2), 1–15. <https://doi.org/10.3390/f13020149>
- Arreola-Lizárraga, J. A., Flores-Verdugo, F. J., & Ortega-Rubio, A. (2004). Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany*, 79(2), 137–143. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2004.01.012>
- Atwood, T. B., Connolly, R. M., Almahasheer, H., Carnell, P. E., Duarte, C. M., Ewers Lewis, C. J., Irigoien, X., Kelleway, J. J., Lavery, P. S., Macreadie, P. I., Serrano, O., Sanders, C. J., Santos, I., Steven, A. D. L., & Lovelock, C. E. (2017). Global patterns in mangrove soil carbon stocks and losses. *Nature Climate Change*, 7(7), 523–528. <https://doi.org/10.1038/nclimate3326>
- Benavides-Varela, C., Samper-Villarreal, J., & Cortés, J. (2016). Cambios en la cobertura de manglares en Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica (1945–2010). *Revista de Biología Tropical*, 64(3), 955–964. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i3.21464>
- Brander, L. M., Wagtendonk, A. J., Hussain, S. S., McVittie, A., Verburg, P. H., de Groot, R. S., & van der Ploeg, S. (2012). Ecosystem service values for mangroves in Southeast Asia: A meta-analysis and value transfer application. *Ecosystem Services*, 1(1), 62–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.06.003>
- Breithaupt, J. L., Steinmuller, H. E., Rovai, A. S., Engelbert, K. M., Smoak, J. M., Chambers, L. G., Radabaugh, K. R., Moyer, R. P., Chappel, A., Vaughn, D. R., Bianchi, T. S., Twilley, R. R., Pagliosa, P., Cifuentes-Jara, M., & Torres, D. (2023). An improved framework for estimating organic carbon content of mangrove soils using loss-on-ignition and coastal environmental setting. *Wetlands*, 43(6), 57. <https://doi.org/10.1007/s13157-023-01698-z>
- Caribbean Coastal Marine Productivity. (2001). *CARICOMP Methods Manual. Levels 1 and 2: Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean [Protocolo de monitoreo]*. Caribbean Coastal Marine Productivity and Florida Institute of Oceanography. https://biogeodb.stri.si.edu/physical_monitoring/downloads/caricomp_manual_2001.pdf
- Castro Campos, M. V., & Jiménez Ramón, J. A. (2021). *Atlas Marino-Costero del Golfo de Nicoya, Costa Rica [Informe técnico]*. Fundación MarViva.
- Chaikaew, P., & Chavanich, S. (2017). Spatial variability and relationship of mangrove soil organic matter to organic carbon. *Applied and Environmental Soil Science*, 2017, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2017/4010381>
- Cifuentes-Jara, M., Brenes, C., Leandro, P., Molina, O., Romero, T. E., Torres, D., & Velásquez, S. (2018). *Manual centroamericano para la medición de carbono azul en manglares [Informe técnico]*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.
- Cifuentes-Jara, M., Brenes, C., Manrow, M., & Torres, D. (2014). *Dinámica de uso de la tierra y potencial de mitigación de los manglares del Golfo de Nicoya [Informe técnico]*. Proyecto: Valoración de los servicios ecosistémicos y el potencial de mitigación al cambio climático que proveen los manglares del Golfo de Nicoya, Costa Rica; Conservación Internacional & Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Costa Rica.
- Cintron, G., & Schaeffer-Novelli, Y. S. (1984). Methods for studying mangrove structure, In: S. C. Snedaker, & J. G. Snedaker (Eds.), *The mangrove ecosystem: research methods* (pp. 91–113). United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization.
- Centre national d'études spatiales/Airbus. (2020). *Imagen satelital tomada el 28 de noviembre del 2020*. <https://www.google.com/intl/es/earth/about/versions/>
- Cortés, J., & Wehrtmann, I. S. (2009). Diversity of marine habitats of the Caribbean and Pacific of Costa Rica. En I. S. Wehrtmann, & J. Cortés (Eds.), *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America* (pp. 1–45). Springer + Business Media. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8278-8_1
- Donato, D. C., Kauffman, J. B., Murdiyasar, D., Kurnianto, S., Stidham, M., & Kanninen, M. (2011). Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature geoscience*, 4(5), 293–297. <https://doi.org/10.1038/ngeo1123>
- ESRI. (2020). *ArcGIS (Ver. 10.8.1)*. Environmental System Research Institute. <https://desktop.arcgis.com/es/arcmap/latest/get-started/installation-guide/installing-on-your-computer.htm>
- Feller, I. C., Friess, D. A., Krauss, K. W., & Lewis III, R. R. (2017). The state of the world's mangroves in the 21st century under climate change. *Hydrobiologia*, 803(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3331-z>
- Fournier, J., Gallon, R. K., & Paris, R. (2014). G2Sd: a new R package for the statistical analysis of unconsolidated sediments. *Geomorphologie*, 1(20), 73–78. <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.10513>
- Fromard, F., Puig, H., Mougou, E., Marty, G., Betoulle, J. L., & Cadamuro, L. (1998). Structure, above-ground biomass and dynamics of mangrove ecosystems: new data from French Guiana. *Oecologia*, 115(1–2), 39–53. <https://doi.org/10.1007/s004420050489>
- Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L. L., Zhu, Z., Singh, A., Loveland, T., Masek, J., & 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>

- Google. (2021). Google Earth Pro (version 7.3.4.8573). <https://www.google.com/intl/es/earth/about/versions/#earth-pro>
- Heiri, O., Lotter, A. F., & Lemcke, G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, 25(1), 101–110. <https://doi.org/10.1023/A:1008119611481>
- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Telszewski, M., & Pidgeon, E. (2014). Coastal Blue Carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrasses [Informe técnico]. Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature.
- Instituto Geográfico Nacional. (2014). Sistema Nacional de Información Territorial. Gobierno de Costa Rica. https://www.snitcr.go.cr/ico_servicios_ogc
- Instituto Tecnológico de Costa Rica. (2014). Capa temática de ríos y principales quebradas de Costa Rica. 1:50 000. Proyecto Atlas Digital.
- Jiménez, J. A. (1984). A hypothesis to explain the reduced distribution of the mangrove *Pelliciera rhizophorae* Tr. & Pl. *Biotropica*, 16(4), 304–308.
- Jiménez, J. A. (1994). Bosques de manglares en la costa Pacífica de América Central. *Revista Forestal Centroamericana*, 9, 13–17.
- Jiménez, J. A., & Soto, R. (1985). Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 33(1), 25–37.
- Kathiresan, K., Gomathi, V., Anburaj, R., & Saravanakumar, K. (2014). Impact of mangrove vegetation on seasonal carbon burial and other sediment characteristics in the Vellar-Coleroon estuary, India. *Journal of Forestry Research*, 25, 787–794. <https://doi.org/10.1007/s11676-014-0526-2>
- Kauffman, J. B., & Donato, D. C. (2012). Protocols for the easurement, monitoring and reporting of structure, biomass and carbon stocks in mangrove forests (Vol. 86). CIFOR.
- Kauffman, J. B., Donato, D. C., & Adame, M. F. (2013). Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares [Informe técnico]. Center for International Forestry Research.
- Kristensen, E., Bouillon, S., Dittmar, T., & Marchand, C. (2008). Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: a review. *Aquatic Botany*, 89(2), 201–219. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.005>
- Loría-Naranjo, M., Samper-Villarreal, J., & Cortés, J. (2014). Structural complexity and species composition of Potrero Grande and Santa Elena mangrove forests in Santa Rosa National Park, North Pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 33–41. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.20030>
- Lovelock, C. E., Feller, I. C., McKee, K. L., & Thompson, R. C. (2005). Variation in mangrove forest structure and sediment characteristics in Bocas del Toro, Panama. *Caribbean Journal of Science*, 41(3), 456–464.
- Lovelock, C. E., Feller, I. C., McKee, K. L., Engelbrecht, B. M., & Ball, M. C. (2004). The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama. *Functional Ecology*, 18(1), 25–33. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2004.00805.x>
- Malavassi, I. M. C. (2003). Maderas de Costa Rica: 150 especies forestales (2a ed.). Editorial Universidad de Costa Rica.
- Malik, A., Ali, M. I., Annas, S., Jalil, A. R., Mulya, R. U., & Gravani, K. (2022). The potential soil organic carbon stocks in mangrove areas of Sinjai District, South Sulawesi, Indonesia. *The Journal of Environmental Engineering and Landscape Management*, 30(3), 450–456.
- Manrow-Villalobos, M., & Vilchez-Alvarado, B. (2012). Estructura, composición florística, biomasa y carbono arriba del suelo en los manglares laguna de Gandoca y estero Limón, Limón, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 9, 1–18.
- Murdiyarto, D., Donato, D., Kauffman, J. B., Kurnianto, S., Stidham, M., & Kanninen, M. (2009). Carbon storage in mangrove and peatland ecosystems: A preliminary account from plots in Indonesia [Informe técnico]. Center for International Forestry Research (CIFOR).
- Ouyang, X., & Lee, S. Y. (2020). Improved estimates on global carbon stock and carbon pools in tidal wetlands. *Nature Communications*, 11(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14120-2>
- Polanía, J. (1993). Mangroves of Costa Rica. En L. D. Larcada (Ed.), *Conservation and sustainable utilization of mangrove forests in Latin America and Africa regions, Part I – Latin America*. International Society for Mangrove Ecosystems.
- Pool, D. J., Snedaker, S. C., & Lugo, A. E. (1977). Structure of mangrove forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. *Biotropica*, 9, 195–212. <https://doi.org/10.2307/2387881>
- Puertas, O. L., Brenning, A., & Meza, F. J. (2013). Balancing misclassification errors of land cover classification maps using support vector machines and Landsat imagery in the Maipo river basin (Central Chile, 1975–2010). *Remote Sensing of Environment*, 137, 112–123.



- Ramírez-González, A. (2006). *Ecología: Métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*. Pontificia Universidad Javeriana.
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing (Ver 4.0.2)* [Computer Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- REDD/CCAD-GIZ-SINAC. (2015). *Inventario Nacional Forestal de Costa Rica 2014-2015. Resultados y Caracterización de los Recursos Forestales [Informe técnico]*. Programa Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación Forestal en Centroamérica y la República Dominicana (REDD/CCAD/GIZ) y Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC), Costa Rica.
- Reef, R., Feller, I. C., & Lovelock, C. E. (2010). Nutrition of mangroves. *Tree Physiology*, 30(9), 1148–1160. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq048>
- Ross, M. S., Ruiz, P. L., Telesnicki, G. J., & Meeder, J. F. (2001). Estimating above-ground biomass and production in mangrove communities of Biscayne National Park, Florida (USA). *Wetlands Ecology and Management*, 9, 27–37. <https://doi.org/10.1023/A:1008411103288>
- Sanders, C. J., Maher, D. T., Tait, D. R., Williams, D., Holloway, C., Sippo, J. Z., & Santos, I. R. (2016). Are global mangrove carbon stocks driven by rainfall?. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(10), 2600–2609. <https://doi.org/10.1002/2016JG003510>
- Samper-Villarreal, J., & Silva-Benavides, A. M. (2015). Complejidad estructural de los manglares de Playa Blanca, Escondido y Rincón de Osa, Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 63, 199–208. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i1.23103>
- Samper-Villarreal, J., Cortés, J., & Benavides-Varela, C. (2012). Description of the Panamá and Iguanita mangrove stands of Bahía Culebra, North Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 109–120. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.19973>
- Silva-Benavides, A. M. (2009). Mangroves. En I. S. Wehrmann, & J. Cortés (Eds.). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America* (pp. 123-130). Springer + Business Media.
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación. (2019). *Estrategia Regional para el Manejo y Conservación de los Manglares en el Golfo de Nicoya-Costa Rica-2019-2030*. Ministerio de Ambiente y Energía, San José, Costa Rica.
- Solórzano, R., R. De Camino, R. Woodward, J. Tosi, V. Watson, A. Vásquez, C. Villalobos, J.A. Jiménez, R. Repetto & Cruz, W. (1991). *Accounts Overdue: Natural resource depreciation in Costa Rica*. World Resources Institute.
- Soto, R., & Jiménez, J. A. (1982). Análisis fisonómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 30(2), 161–168.
- Suello, R. H., Hernández, S. L., Bouillon, S., Belliard, J. P., Domínguez-Granda, L., Van de Broek, M., Rosado Moncayo, A. M., Ramos Veliz, J., Pollette Ramirez, K., Govers, G., & Temmerman, S. (2022). Mangrove sediment organic carbon storage and sources in relation to forest age and position along a deltaic salinity gradient. *Biogeosciences*, 19(5), 1571–1585. <https://doi.org/10.5194/bg-19-1571-2022>
- Tang, D., Liu, X., Xia, Z., Hou, J., Yang, X., Li, P., & Yuan, X. (2023). Sources of organic matter and carbon stocks in two mangrove sediment cores and surface sediment samples from Qinglan Bay, China. *Science of The Total Environment*, 893, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164897>
- Trettin, C. C., Dai, Z., Tang, W., Lagomasino, D., Thomas, N., Lee, S. K., Simard, M., Obiang Ebanega, M., Stoval, A., & Fatoyinbo, T. E. (2021). Mangrove carbon stocks in Pongara National Park, Gabon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 259, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107432>
- Twilley, R. R., Rovai, A. S., & Riul, P. (2018). Coastal morphology explains global blue carbon distributions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(9), 503–508. <https://doi.org/10.1002/fee.1937>
- Wang, J., Wang, X., & Zhang, J. (2013). Evaluating loss-on-ignition method for determinations of soil organic and inorganic carbon in arid soils of Northwestern China. *Pedosphere*, 23(5), 593–599. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(13\)60052-1](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(13)60052-1)
- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30(5), 377–392. <https://doi.org/10.1086/622910>
- Worthington, T. A., Zu Ermgassen, P. S., Friess, D. A., Krauss, K. W., Lovelock, C. E., Thorley, J., Tingey, R., Woodroffe, C. D., Bunting, P., Cormier, N., Lagomasino, D., Lucas, R., Murray, N. J., Sutherland W. J., & Spalding, M. (2020). A global biophysical typology of mangroves and its relevance for ecosystem structure and deforestation. *Scientific Reports*, 10(1), 14652. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71194-5>
- Zamora-Trejos, P., & Cortés, J. (2009). Los manglares de Costa Rica: el Pacífico norte. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 473–488. <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i3.5469>
- Zhang, Y., Xiao, L., Guan, D., Chen, Y., Motelica-Heino, M., Peng, Y., & Lee, S. Y. (2021). The role of mangrove fine root production and decomposition on soil organic carbon component ratios. *Ecological Indicators*, 125, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107525>