

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

Título de la tesis

Potencial de almacenamiento de carbono en manglares en diferentes estadios de restauración en el Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado
como requisito para optar al grado de

MAGISTER SCIENTIAE

en

Manejo y Conservación de Bosques
Tropicales y Biodiversidad

Jorge Arturo Pineda Gómez

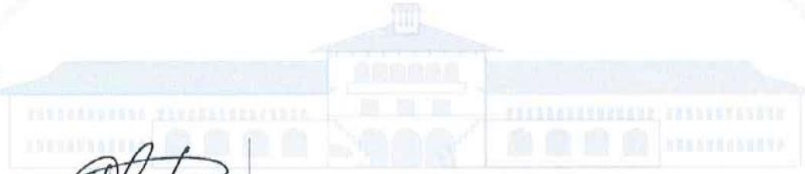
Turrialba, Costa Rica

2021

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



Miguel Cifuentes Jara, Ph.D.
Director de tesis

Julié Betbeder, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Róger Villalobos Soto, M.Sc.
Miembro Comité Consejero

Roberto Quiroz Guerra, Ph.D.
Decano, Escuela de Posgrado

Jorge Arturo Pineda Gómez
Candidato

Dedicatoria

A mi madre, por enseñarme que las limitaciones económicas
no son un obstáculo para ser un profesional.

A mi padre, por heredarme su energía y perseverancia
en cada etapa de mis estudios.

A Patricia Alemán, mi compañera de vida,
por la motivación, constancia, paciencia y el café, pero principalmente
por apoyarme en los momentos cuando sentía desfallecer.

A los manglares, que me enseñaron la combinación
perfecta entre un ecosistema marino y terrestre, ya que
además, a pesar de tener muchas presiones antrópicas,
tienen la capacidad de volver a sus condiciones,
aunque cueste un poco de tiempo (resiliencia).

Agradecimientos

A Dios, porque nunca me dejó rendirme a pesar de las mil y una batallas.

A Danilo, porque me brindó su conocimiento, corrección, dedicación, apoyo, consejo, carisma, confianza y amistad durante largas jornadas que pasamos en el manglar; el trabajo de campo no hubiera sido posible sin él.

A mi tutor, Miguel Cifuentes, por compartir su conocimiento, humildad, confianza, sentido del humor, ser un amigo y liderar este bonito proceso de aprendizaje.

A Jacklyn Rivera y todo el Programa Nacional de Humedales del Sistema Nacional de Áreas de Conservación por la amistad, confianza y todo el apoyo logístico y financiero.

A Jair Granados, Robinson Sandoval y Elena Saborio por el apoyo y trabajo de campo.

Tabla de contenido

Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos	iv
Índice de cuadros.....	vi
Lista o índice de figuras	vii
Lista de acrónimos, abreviaturas y unidades	viii
I. Artículo Científico	1
II. Introducción	2
III. Metodología	3
III.1 Ubicación del área de estudio.....	3
III.2 Muestreo de campo.....	6
III.2.1 Estructura y composición florística	7
III.2.2 Variables fisicoquímicas del agua intersticial	9
III.2.3 Estimación del carbono almacenado	9
III.3 Análisis estadístico	10
IV. Resultados	11
IV.1 <i>Estructura y composición florística</i>	11
IV.1.1 Manglar.....	11
IV.1.2 Áreas en proceso de restauración.....	15
IV.2 Variables físico-químicas del agua intersticial y sedimentos	15
IV.3 Estimación del carbono almacenado.....	17
IV.3.1 <i>Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados</i>	17
IV.3.2 <i>Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado</i>	17
IV.4 Análisis de componentes principales.....	19
V. Discusión.....	20
V.1 <i>Estructura y composición florística</i>	20
V.2 <i>Variables físico-químicas del agua intersticial y sedimentos</i>	22
V.3 <i>Estimación del carbono almacenado</i>	25
VI. Conclusiones.....	26
VII. Referencias bibliográficas	27
VIII. Anexos	35

Índice de cuadros

Cuadro 1. Descripción de 15 sitios de muestreo del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado.	4
Cuadro 2. Fórmulas utilizadas para los cálculos de área basal, índice de valor de importancia y Jaccard en los manglares del Golfo de Nicoya.	8
Cuadro 3. Clasificación de la salinidad y potencial redox del agua intersticial en los bosques de manglar.	9
Cuadro 4. Ecuaciones alométricas para estimar biomasa de manglares utilizadas para el cálculo de existencias de carbono a nivel de ecosistema en manglares del Golfo de Nicoya, Costa Rica.	10
Cuadro 5. Valores de gravedad específica (g/cm^3) de la madera utilizados para calcular la biomasa de los árboles, regeneración y raíces de las diferentes especies halladas en los manglares del Golfo de Nicoya, Costa Rica.	10
Cuadro 6. Índice de valor de importancia (IVI) de las especies presentes en HEPMA y HNSC del Golfo de Nicoya, Costa Rica.	11
Cuadro 7. Estabilidad poblacional de los manglares de referencia del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y el Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.	13
Cuadro 8. Índice de valor de importancia (IVI) de las especies presentes en los sitios de restauración del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.	15
Cuadro 9. Valores promedios de las variables ambientales evaluadas en áreas de manglar y sin cobertura (ASC) del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados; áreas de manglar y en restauración (con regeneración “ACR”, suelo desnudo “ASD” y manglar enano “AME”) del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).	16
Cuadro 10. Existencias de carbono por componente del ecosistema (MgC/ha) en los manglares del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre los componentes de almacenamiento del manglar.	17
Cuadro 11. Existencias de carbono (MgC/ha) por especie encontradas en las áreas de estudio de los Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, del Golfo de Nicoya.	19
Cuadro 12. Existencias de carbono por componente del ecosistema (MgC/ha) en los sitios en proceso de restauración del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica.	35

Lista o índice de figuras

Figura 1. Ubicación geográfica de las áreas de estudio dentro del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y el Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.	4
Figura 2. Ubicación geográfica de las áreas de estudio dentro del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.	6
Figura 3. Humedales del Golfo de Nicoya, Costa Rica; manglar intacto dominado por <i>Rhizophora racemosa</i> (A), muestreo de suelo (B) y área potencial a restaurar dominado por uso agropecuario (C) en el Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados. En el Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, un estanque de acuicultura abandonado (C) y en proceso de restauración.	7
Figura 4. Representación del plano de intersección (12 metros de longitud y 2 metros de altura) utilizado para medir madera caída en el ecosistema de manglar. Tomado de Kauffman <i>et al.</i> (2013).	7
Figura 5. Diseño de las parcelas de muestreo anidada (Cifuentes <i>et al.</i> 2014) y establecimiento en el área de manglar del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados, Golfo de Nicoya.	8
Figura 6. Estructura diamétrica de árboles con más de 5 cm de diámetro en las áreas de manglar del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya.	12
Figura 7. Distribución diamétrica del número de individuos por especie en el Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados, Golfo de Nicoya, Costa Rica.	13
Figura 8. Distribución diamétrica del número de individuos por especie presente en el Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.	14
Figura 9. Número de individuos (n/ha) según los pisos de altura presentes en los manglares Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica.	14
Figura 10. Almacenamiento de carbono (MgC/ha) hasta 1 m de profundidad según el tipo de uso de suelo en los manglares del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica.	18
Figura 11. Almacenamiento de carbono (MgC/ha) hasta 2 m de profundidad en las áreas de manglar del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados; y áreas de manglar y en restauración (con regeneración y suelo desnudo) del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.	18
Figura 12. Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en las variables de agua intersticial y carbono y nitrógeno del suelo, incorporando envolventes convexas, para cuatro tipos de coberturas del HNSC, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 2021.	19
Figura 13. Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en las variables del carbono del sedimento, nitrógeno del suelo y densidad aparente de los sitios de estudio, incorporando envolventes convexas, para dos tipos de coberturas (áreas de manglar y sin cobertura) del HEPMA, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 2021.	20

Lista de acrónimos, abreviaturas y unidades

ACP: Análisis de Componentes Principales

ACOPAC: Área de Conservación Pacífico Central

ACAT: Áreas de Conservación Arenal Tempisque

C: Carbono (Mg/ha)

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

DAP: Diámetro a la altura del pecho (1,30 m del suelo o 30 cm arriba de la irregularidad del fuste)

DA: Densidad aparente (g/cm^3)

HEPMA: Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados, léase ahora (HEPMA)

HNSC: Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado, léase ahora (HNSC)

INF: Inventario Nacional Forestal

IUFRO: Unión Internacional de Organizaciones Forestales

N: Nitrógeno (Mg/ha)

SINAC: Sistema Nacional de Áreas de Conservación

SNIT: Sistema Nacional de Información Territorial

I. Artículo Científico

Potencial de almacenamiento de carbono en manglares en diferentes estadios de restauración en el Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Jorge Pineda-Gómez¹, Miguel Cifuentes-Jara², Danilo Torres Gómez³, Julie Betbeder⁴, Róger Villalobos³, Claudia Agraz-Hernandez⁵

1. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE)/ Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC). Turrialba, Costa Rica. Contacto: jorge.pineda@catie.ac.cr;
2. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica/ Conservación Internacional. Arlington, Virginia, USA. Contacto: mcifuentes@conservation.org
3. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. Contacto: danilo.torres@catie.ac.cr
4. Centro de Investigación en Agricultura para el Desarrollo Internacional (CIRAD). Montpellier, Francia. Contacto: julie.betbeder@cirad.fr
5. Instituto EPOMEX, Universidad Autónoma de Campeche, Av. Agustín Melgar s/n entre Juan de la Barrera y Calle 20, Col. Buenavista, A.P. 24039, San Francisco de Campeche, Campeche, México Contacto: clmagraz@uacam.mx

Resumen

Pese a su importancia ecológica y para la mitigación y la adaptación al cambio climático, los manglares se encuentran amenazados por el cambio de uso de suelo diversos motores económicos y sociales. Se utilizó la metodología de Kauffman *et al.* (2013) y Cifuentes *et al.* (2018), para cuantificar el carbono y determinar la estructura del manglar en diferentes estadios de restauración ecológica dentro del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y el Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado, en Costa Rica. Estos almacenaron 535.46 Mg C/ha debido al desarrollo de los árboles, pero, están siendo afectados por la sedimentación. Por otra parte, la baja densidad del suelo, contribuyó a que el Humedal Nispero-San buenaventura-Colorado (HNSC) almacenara entre un 10 y 15% de más de carbono en el suelo. La conversión de manglar a cultivos de caña de azúcar, representó pérdidas del 74% del carbono. El ingreso de las mareas y el restablecimiento del hidropériodo favoreció la regeneración de la cobertura de manglar en las áreas degradadas. El carbono, en estos sitios, equivale entre el 50% al 65% de las existencias halladas en el manglar de referencia del HNSC. De igual forma, el nitrógeno presentó una correlación positiva con el carbono; a medida que la que la densidad del suelo disminuye aumenta el contenido de nitrógeno y carbono. El estudio demuestra la importancia de promover intervenciones para recuperar el hidropériodo en zonas afectadas por las actividades económicas como la acuicultura y la agricultura, con la finalidad de continuar brindando servicios ecosistémicos que contribuyan en las estrategias de mitigación y adaptación al cambio climático.

Palabras clave: Carbono azul, Manglares, Golfo de Nicoya, restauración de manglares.

II. Introducción

Los ecosistemas de manglar se ubican en las zonas intermareales de las costas tropicales y subtropicales (Romañach *et al.* 2018). Presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permite soportar la alta salinidad (Kathiresan y Bingham 2001). Así mismo, brindan servicios ecosistémicos como protección de costas contra marejadas ciclónicas y tsunamis mediante la atenuación de las olas (Alongi *et al.* 2004; Barbier *et al.* 2008). Además, son sumideros de carbono (Pendleton *et al.* 2012; Cifuentes *et al.* 2014).

A nivel mundial, los manglares representan alrededor de 13.776.000 ha (Giri *et al.* 2011), y presentan mayores tasas de secuestro de carbono en comparación con otros ecosistemas (Bautista *et al.* 2018), debido a la recepción de materia orgánica proveniente de otros ecosistemas a través de los sistemas fluviales o por el hidropérido (Pendleton *et al.* 2012). Además, almacenan hasta 5 veces más carbono en los sedimentos en comparación que los bosques tropicales (Donato *et al.* 2011). Esto se debe a la recepción de materia orgánica proveniente de otros ecosistemas a través de los sistemas fluviales o por el hidropérido (Pendleton *et al.* 2012) y al depósito y almacenamiento de sedimentos ricos en materia orgánica a grandes profundidades del suelo (Alongi *et al.* 2004; Alongi *et al.* 2005; Pendleton *et al.* 2012; Cifuentes *et al.* 2014). Allí, las condiciones anaeróbicas, inhiben la descomposición (Alongi *et al.* 2005; Kristensen *et al.* 2008; Donato *et al.* 2011; Pendleton *et al.* 2012; Kauffman *et al.* 2014). Pese a su importancia para la mitigación al cambio climático, se encuentran amenazados dentro de un paisaje que cambia producto de aspectos económicos y sociales (Cifuentes *et al.* 2014; Sidik *et al.* 2019) y otros asociados al cambio global.

La pérdida global de manglares se atribuye al desarrollo urbano, la acuicultura, la conversión a la agricultura y el turismo (Romañach *et al.* 2018) esto genera la modificación en los flujos de energía de los ecosistemas, altera las tasas de descomposición, sedimentación, exportación e importación de carbono (Kathiresan y Bingham 2001; Alongi *et al.* 2014; Alongi *et al.* 2005; Alongi 2009; Herrera y Teutli 2017). De igual manera, las modificaciones en el suelo conducen al aumento de la actividad microbiana del sedimento, favoreciendo la liberación de CO₂ y CH₄ a la atmósfera (Canadell *et al.* 2007; Pendleton *et al.* 2012; Herrera y Teutli 2017; Sidik *et al.* 2019).

Costa Rica posee 37.419 hectáreas de manglares, lo que representa un 0,7 % de la superficie del país (SINAC 2013). El Golfo de Nicoya es un importante reservorio de manglares al noroeste de la costa pacífica del país (SINAC 2019). El carbono a nivel de ecosistema en estos bosques varía entre 413 y 1335 MgC/ha, debido a las características locales del Golfo de Nicoya (Cifuentes *et al.* 2014). Según el mismo autor, estas áreas han pasado por un proceso de conversión a camaroneras y salineras entre 1956 y 1985, representando pérdidas del 92 % de las existencias de carbono original. Asimismo, durante ese periodo, se estimó una pérdida del 15,6 % (15.620 ha) de la cobertura original de manglares y una emisión asociada de 2.224.727,57 Mg CO₂ a la atmósfera. A partir de 1985 hubo una recuperación de 2,5 % del ecosistema, hasta alcanzar las 13.516 ha, lo que generó un balance positivo de 1,1 millones de Mg CO₂. Asimismo, se determinó que el carbono a nivel de ecosistema varía entre 413 y 1335 MgC/ha, debido a las características locales del Golfo de Nicoya (Cifuentes *et al.* 2014). Por la anterior dinámica, existe un creciente interés en restaurar los manglares, aunado a sus altas tasas de secuestro de carbono y su potencial ante el cambio climático (Pendleton *et al.* 2012; Cifuentes *et al.* 2014; Sidik *et al.* 2019).

El cambio climático representa un riesgo derivado de los motores económicos y sociales que está afectando el bienestar humano y la dinámica de la biósfera con repercusiones a largo plazo en la capacidad de restauración de estos ecosistemas (IPCC 2001; IPCC 2014; Yáñez *et al.* 2014). Las variaciones en los gradientes topográficos y en el hidropérido, ocasionadas por eventos naturales o antropogénicos, podrían condicionar el desarrollo de la vegetación, ya que, cambios en la salinidad, la temperatura, el pH y las características del sustrato, puede ocasionar la degradación y muerte del manglar (Kathiresan y Bingham 2001; Cohen *et al.* 2004; Twilley y Rivera 2005; Kathiresan 2012;

Kauffman *et al.* 2013; Agudelo *et al.* 2015; Suárez *et al.* 2015; Barrantes y Cerdas 2015; Rovai *et al.* 2018; Romañach *et al.* 2018; Agraz *et al.* 2019).

La restauración representa una oportunidad de recuperar la integridad y funcionamiento de los ecosistemas degradados hasta un estado similar al original para que continúen brindando servicios ecosistémicos (SER 2004; Barbier *et al.* 2008; Yáñez *et al.* 2014; Sidik *et al.* 2019). Sin embargo, cuando el ecosistema presenta dificultades para restablecerse, es necesario realizar intervenciones para mejorar las condiciones de los sitios. Estas actividades deben planificarse con información de las áreas aledañas, ya que los sitios de interés presentaran características similares (SER 2004, Teutli *et al.* 2020).

La restauración y rehabilitación en los manglares es un proceso complejo, ya que cada especie requiere condiciones fisicoquímicas particulares y no es posible asegurar el éxito. Para esto, se deben considerar la topográfica, el hidroperíodo, la salinidad, la temperatura, el sustrato y la geomorfología ya que condicionan el establecimiento y desarrollo de la vegetación (Yáñez *et al.* 1998; Kathiresan y Bingham 2001; Pizarro *et al.* 2004; Twilley y Rivera 2005; Kathiresan 2012; Alongi 2014; Agudelo *et al.* 2015; Herrera *et al.* 2016; Pérez *et al.* 2017; Rovai *et al.* 2018). Actualmente, Costa Rica está desarrollando esfuerzos en la gestión, conservación y recuperación de los manglares del Golfo de Nicoya (SINAC 2019).

El monitoreo ecológico representa una importante fuente de información en la toma de decisiones de los procesos de restauración y rehabilitación, porque se requiere de información del estado del sitio y sobre los posibles factores limitantes al crecimiento del ecosistema original (Agraz *et al.* 2019). Este proceso debe contar con indicadores sensibles a las respuestas de distintos periodos de restauración (tiempo-estado de recuperación); además, deben estar vinculados entre sí en el funcionamiento ecológico (Lake 2001). Actualmente, ha surgido un interés especial en el monitoreo del carbono almacenado en los manglares, porque permite comprender el ciclo global del carbono y podría significar la atracción de recursos financieros internacionales que permitan proteger y conservar estos ecosistemas (Rodríguez *et al.* 2017; Sidik *et al.* 2019).

Por lo tanto, en el presente estudio se pretende determinar las variables ambientales, que influyen en la restauración del manglar y estimar el potencial de almacenamiento de carbono en las coberturas de manglares del Golfo de Nicoya. Para el Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) de Costa Rica, es importante el resultado de este proceso, ya que fortalece la capacidad institucional para la implementación de los compromisos adquiridos desde el marco de la convención Ramsar. Esto se logra mediante la vinculación del proyecto *Restauración, Conservación, y Manejo Sostenible de los manglares de Costa Rica y Benín, frente al cambio climático* y la articulación que se realiza con el proyecto *Rehabilitación ecológica del ecosistema de manglar en el humedal Estero Puntarenas y manglares asociados* ejecutado por el CATIE gracias al apoyo de la Fundación Terra Pura a través de la una subvención de Conservación Internacional. Con esto se fortalece la gestión y acompañamiento técnico que necesita el SINAC para asumir el reto de la restauración de humedales en el país.

III. Metodología

Se realizaron muestreos en las áreas de manglar de referencia, sitios potenciales y áreas en restauración de los manglares del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados (HEPMA) y Humedales Nispero-San Buenaventura-Colorado (HNSC). Se establecieron parcelas de muestreo para determinar la composición florística y estructura de los manglares y cuantificar el carbono almacenado (Kauffman *et al.* 2013; Cifuentes *et al.* 2018). Los detalles metodológicos se describen a continuación.

III.1 Ubicación del área de estudio

El estudio se desarrolló en los manglares del Golfo de Nicoya (Figura 1 y 2), donde se identificaron 531.6 hectáreas (Cuadro 1) que se encuentran en procesos de restauración y rehabilitación ecológica. Estas se ubican en el Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados (HEPMA) (5241,16 ha) y en

el Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado (HNSC) (4519,36 ha), localizados entre las coordenadas CRTM05; longitud (m):378068 – 411193 y latitud (m):1052102 - 1057605 (SNIT 2020).

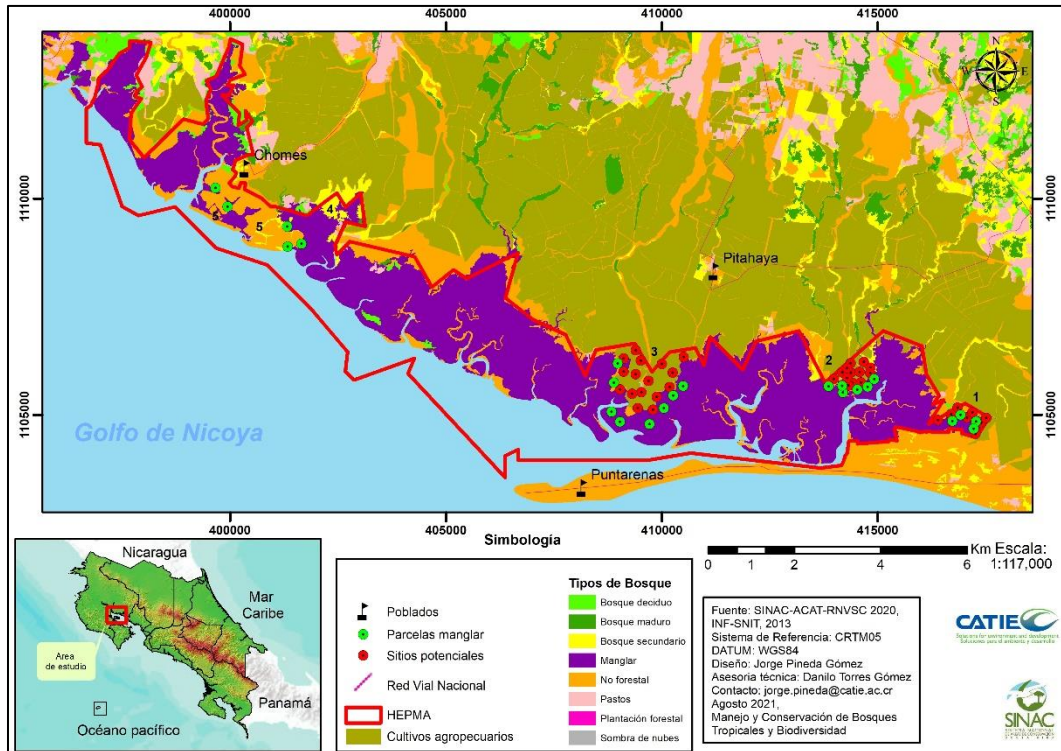


Figura 1. Ubicación geográfica de las áreas de estudio dentro del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y el Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Cuadro 1. Descripción de 15 sitios de muestreo del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado.

Sitio de muestreo	Uso anterior	Área (ha)	Coordenadas
HEPMA	Caña y ganadería	21,47	9°59'30.52"N-84°45'22.85"O
HEPMA	Caña	51,40	10° 0'0.87"N-84°46'47.84"O
HEPMA	Caña, manglar muerto 15 ha debido a la sedimentación (≥ 1m) de Rio Aranjuez	208,73	9°59'47.18"N-84°49'32.21"O
HEPMA	No hay acceso		10° 2'5.59"N-84°53'28.36"O
HEPMA	Camaroneras, estado legal no definido	130	10° 2'10.37"N-84°54'31.72"O
HNSC	Camaronera	2,34	10°11'1.16"N- 85°10'32.40"O
HNSC	Salinera	2,66	10°10'59.69"N-85°10'16.20"O
HNSC	Salinera	1,16	10°10'44.95"N-85° 9'47.13"O
HNSC	Camaronera	1,28	10°10'36.33"N-85° 9'17.20"O

HNSC	Salinera	2	10°10'43.55"N- 85° 8'34.24"O
HNSC	Camaronera y salinera	21,34	10°10'32.29"N- 85° 7'44.62"O
HNSC	Salinera	3,36	10°11'1.00"N- 85° 5'41.34"O
HNSC	Salinera	5,78	10°10'47.38"N- 85° 4'50.81"O
HNSC	Camaronera	2,89	10°10'54.02"N- 85° 4'39.08"O
HNSC	Camaronera	87,19	10°11'33.52"N- 85°12'31.65"O

El Golfo de Nicoya se extiende desde la desembocadura del Río Tempisque y finaliza donde se establece una línea imaginaria entre Cabo Blanco en Cóbano y hasta Punta Judas en Parrita, cuenta con una extensión 1530 km² de superficie (SINAC 2019). En la zona se da una estación seca comprendida de diciembre a mayo y una lluviosa de mayo a noviembre con precipitación promedio anual de 1.817 mm. Los rangos altitudinales de la zona intermareal varían entre 0 y 3 m. La temperatura media anual oscila entre 27,1 °C y 34,2 °C (SINAC 2016).

Se establecieron 97 parcelas de muestreo de manera aleatoria en los manglares aledaños y en los sitios potenciales de restauración entre octubre 2020 y junio 2021. En el HNSC, se establecieron 14 unidades de muestreo en las áreas de manglar y 23 en áreas de anteriores áreas de camaroneras, que se encuentran en proceso de restauración de 1 a 16 años. Sin embargo, presentan modificaciones topográficas (diques o muros) que limitan el ingreso de las mareas y el funcionamiento del hidroperíodo. Por su parte, en el HEPMA, se establecieron 23 parcelas en el manglar y 37 en las áreas agropecuarias de caña de azúcar y pastos.

El manglar de referencia (Figura 3), se definió mediante una zona de amortiguamiento (buffer) de 200 metros de ancho a partir del límite de los sitios potenciales y hacia la zona costera, ya que se prevé que las condiciones de estructura, composición, hidroperíodo, topografía y su tolerancia a factores ambientales como el pH, la temperatura y la salinidad, se replique en las áreas potenciales de restauración (Twilley y Rivera 2005; Flores *et al.* 2007; Pérez *et al.* 2017). La vegetación circundante comprende principalmente seis especies de árboles de mangle: *Rhizophora mangle*, *Rhizophora racemosa*, *Avicennia germinans*, *Avicennia bicolor*, *Laguncularia racemosa*, *Pelliciera rhizophorae* (SINAC 2019).

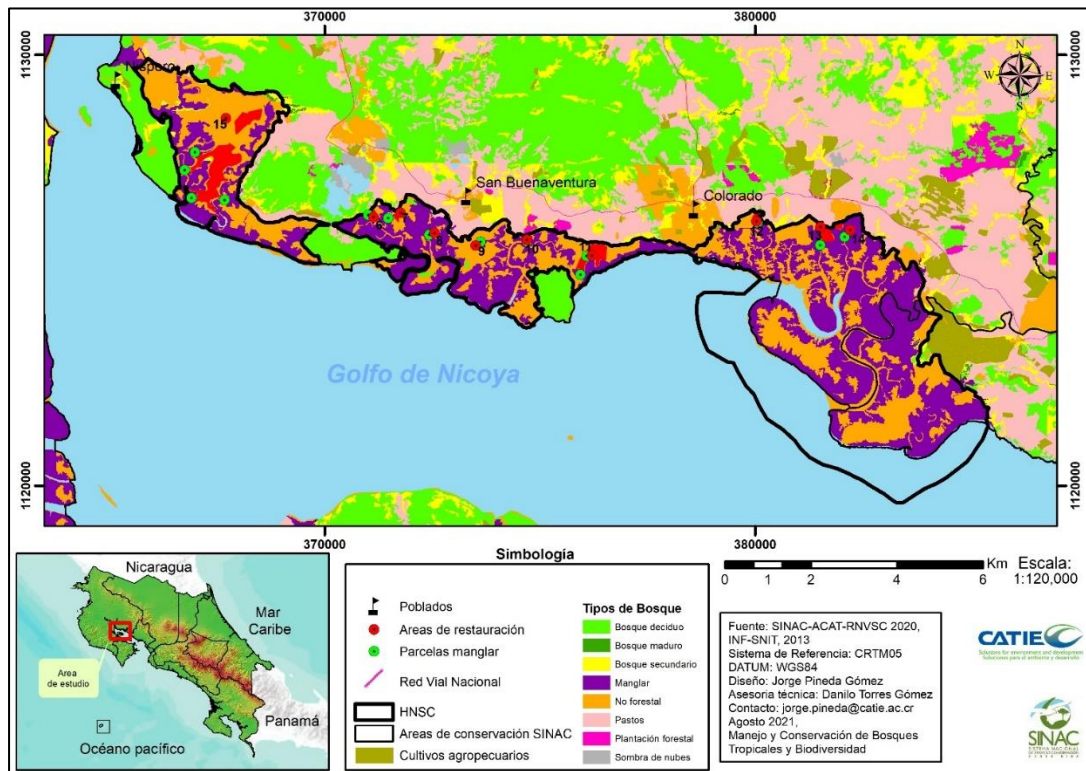


Figura 2. Ubicación geográfica de las áreas de estudio dentro del Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

III.2 Muestreo de campo

En cada parcela se obtuvieron los datos necesarios para determinar la estructura y composición florística de cada manglar. Además, se marcaron los árboles y centros de parcela con pintura roja para continuar con los procesos de monitoreo (Figura 5). Asimismo, esto permitió calcular las existencias totales de carbono, derivadas de la cuantificación de la biomasa de árboles (vivos y muertos), madera caída, regeneración, raíces y suelos/sedimentos, siguiendo los métodos descritos por Kauffman *et al.* (2013) y Cifuentes *et al.* (2018).

Se extrajeron muestras de suelo de 100 a 200 g (Figura 3, B) a diferentes profundidades (0-15, 15- 30, 30-50, 50-100 y 100-200 cm) con un barreno para suelo no consolidado en un punto aleatorio dentro de la parcela (153,94 m²) de las áreas de manglar. Estas se almacenaron en bolsas plásticas y fueron rotuladas por sitio (S), parcela (P), tipo de muestra e intervalo de profundidad. Para determinar la densidad aparente del suelo, se tomó una muestra de 3 cm de longitud del centro de cada intervalo de profundidad. El mismo procedimiento se desarrolló en los sitios potenciales, donde se utilizó un barreno para suelo consolidado en las áreas agropecuarias y se muestreó hasta los 100 cm de profundidad. En las áreas anteriormente utilizadas para acuicultura y producción de sal (Figura 3, C), se utilizó el barreno para suelo no consolidado (200 cm) y consolidado (100 cm) cuando el nivel de compactación lo requirió.

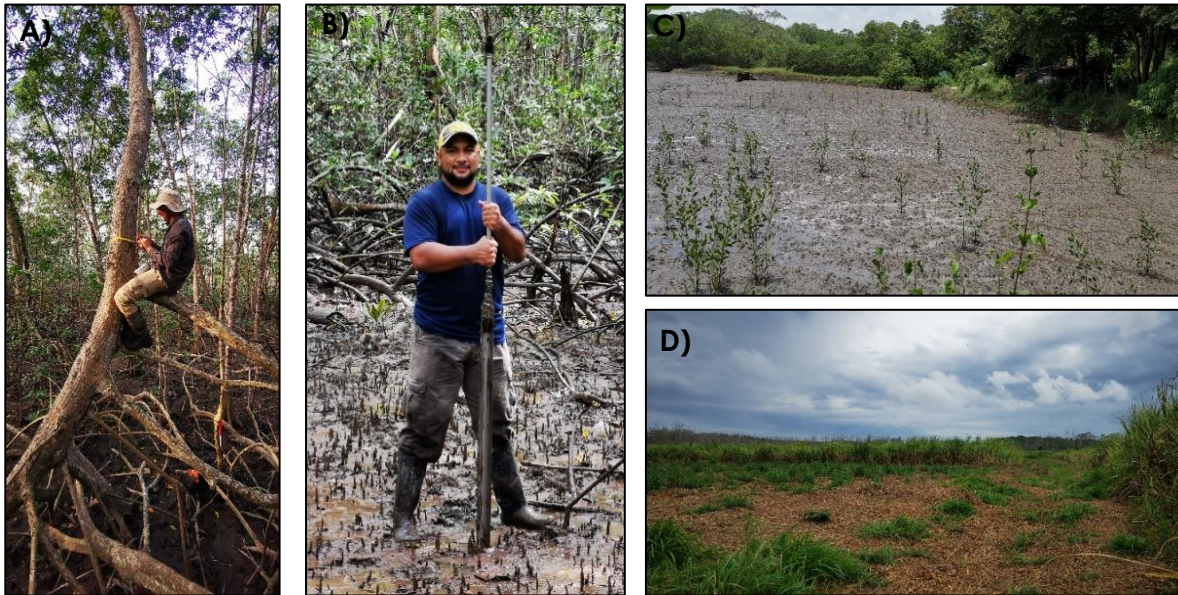


Figura 3. Humedales del Golfo de Nicoya, Costa Rica; manglar intacto dominado por *Rhizophora racemosa* (A), muestreo de suelo (B) y área potencial a restaurar dominado por uso agropecuario (C) en el Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados. En el Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, un estanque de acuicultura abandonado (C) y en proceso de restauración

La madera caída se midió categorizada por tamaño, utilizando la metodología del plano de intersección (Figura 4) a lo largo de 4 transectos de medición de 12 metros de longitud y 2 m de altura. Los transectos iniciaron a partir del centro de la parcela y estuvieron orientados a 45° con brújula Suunto. Las piezas con $dap \geq 7,5$ cm (grandes) se midieron en todo el transecto. Las piezas con dap entre 2,5 y 7,5 cm (medianas) se midieron entre los 2 y 7 metros. Las piezas grandes se les asignó una categoría de descomposición mediante la prueba del machete: *Sólido*, cuando al golpear la madera con un machete esta permanece intacta; *Intermedia*, cuando el machete se hunde ligeramente y *Podrido*; al hundirse o deshacer al contacto (Kauffman *et al.* 2013).

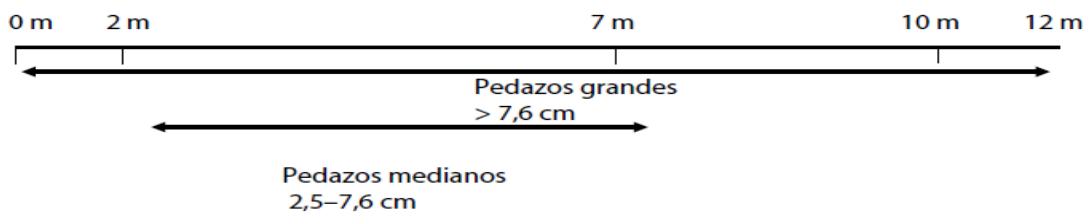


Figura 4. Representación del plano de intersección (12 metros de longitud y 2 metros de altura) utilizado para medir madera caída en el ecosistema de manglar. Tomado de Kauffman *et al.* (2013).

III.2.1 Estructura y composición florística

Se establecieron parcelas circulares anidadas (Figura 5) de 7 m de radio ($153,94 \text{ m}^2$), donde se evaluó el diámetro (dap 1,30 m de altura sobre el suelo o 30 cm sobre la última raíz fúlcrea o irregularidad del fuste) de los individuos ≥ 5 cm, especie, condición (vivo o muerto), estado de descomposición de cada árbol (Intacto, 97.5%, 80% y 50% factor de corrección de la biomasa), la altura total se estimó con un clinómetro Suunto. En la subparcela de 2 m de radio ($12,57 \text{ m}^2$), se midió el dap de los individuos ≤ 5 cm con una altura $\geq 1,3$ m y se identificó la especie (Kauffman *et al.* 2013; Cifuentes *et al.* 2018).

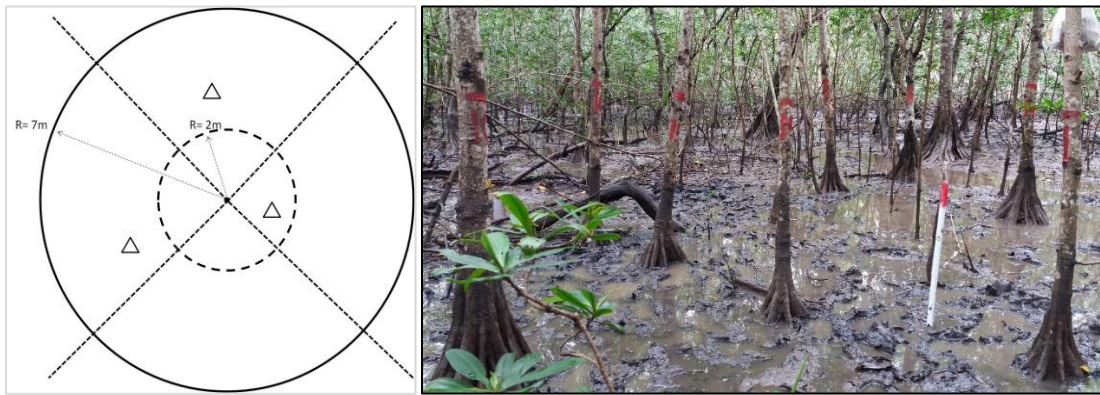


Figura 5. Diseño de las parcelas de muestreo anidada (Cifuentes *et al.* 2014) y establecimiento en el área de manglar del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados, Golfo de Nicoya.

La estructura horizontal incorpora datos de los árboles, las cuales se grafican para apreciar el estado de la vegetación (Gómez 2016). Para esto se utilizó el método de Lamprecht (1990) y CATIE (2001). Se calculó el área basal (G), número de individuos por hectárea (n/ha), y la distribución diamétrica del número total de individuos por hectárea (Manrow y Vilchez 2012). Además, para jerarquizar la dominancia de cada especie se calculó el índice de valor de importancia (IVI) (Gómez 2016).

Por su parte, la estructura vertical consiste en la comparación de alturas de los individuos entre clases diamétricas, y cuando las diferencias son significativas entre las alturas, se puede determinar el número de estratos o doseles que presentan la vegetación considerando una relación entre altura y el diámetro, es decir, permite ver la distribución de los árboles en los diferentes estratos de altura (Gómez 2016). se utilizó la metodología de IUFRO (Leibundgut 1958, citada por Lamprecht 1990), en la cual se definen tres estratos de altura a partir de la altura superior del dosel de cada sitio (Piso superior: altura $\geq 2/3$ de la altura superior; Piso medio: $2/3 > \text{altura} \geq 1/3$ de la altura superior; Piso inferior: altura $< 1/3$ de la altura superior del vuelo). De igual manera, se utilizó la clasificación de Linares *et al.* (2011), para caracterizar la estabilidad poblacional: *regeneración* ($dap \leq 4,9$ cm), *Juvenil* ($5\text{cm} < dap > 9,9\text{cm}$), *Adultos* ($10\text{cm} < dap > 14,9\text{cm}$) y *Maduros* ($dap \geq 15$ cm).

Con el propósito de conocer qué tan homogéneas o heterogéneas eran las unidades de muestreo, se calcularon los índices de diversidad de dominancia Berger-Parker y equidad Shannon–Wiener (H') utilizando el programa *Species Diversity and Richness 4.0*. El análisis comparativo de la semejanza florística de pares de muestras se realizó mediante el coeficiente de semejanza de Jaccard (JC), donde el intervalo de valores va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno 2001).

Cuadro 2. Fórmulas utilizadas para los cálculos de área basal, índice de valor de importancia y Jaccard en los manglares del Golfo de Nicoya.

Area Basal: $\frac{\pi}{4} DAP^2$	IVI: $\frac{(Gr + Dr + Fr)}{3}$	JC = C / (A + B - C)
Donde: DAP: diámetro	Donde: Gr: área basal relativa Dr: densidad relativa Fr: frecuencia relativa	Donde: A: número de especies en el sitio 1. B: número de especies en el sitio 2. C: número de especies comunes.

III.2.2 Variables fisicoquímicas del agua intersticial

Se instalaron piezómetros de PVC de 2 pulgadas de diámetro a una profundidad de 40 cm ubicados de manera aleatoria dentro de las parcelas de muestreo. Los tubos eran de 1,2 m de longitud con perforaciones de 2 cm de diámetro hasta 30 cm en la parte inferior y cubiertos con malla para evitar el ingreso de sedimentos (SINAC-UNA 2020). Para medir los parámetros fisicoquímicos del agua intersticial, se utilizó un medidor multiparámetros portátil HI98194 con sonda para la medición de salinidad (UPS), pH y potencial redox (mV). Posteriormente, la salinidad y el potencial redox, se clasificaron de acuerdo con lo descrito por Cronk y Fennessy (2001); Agraz-Hernández *et al.* (2007); Chan-Keb (2007).

Cuadro 3. Clasificación de la salinidad y potencial redox del agua intersticial en los bosques de manglar.

Salinidad	Intervalo (UPS)	Potencial redox	Intervalo (mV)
Dulceacuícola	0-9	Óxico	≥ -200
Oligohalino	10-19	Óxico-Hipóxico	-221 a -290
Mesohalino	20-45	Hipóxico	-291 a -350
Ehualino	46-70	Anóxico	-351 a -500
Hiperhalino	≥71		

III.2.3 Estimación del carbono almacenado

Se determinó las existencias de carbono en los manglares de referencia, áreas de camaroneras en restauración y áreas de agrícolas. Se utilizó la información obtenida de las parcelas de muestreo para determinar la biomasa y el carbono almacenado de cada uno de los componentes del ecosistema por separado. Primeramente, se obtienen los valores de biomasa a partir de ecuaciones alométricas y gravedad específica de la madera, luego se convirtieron a unidades de carbono. Para el carbono subterráneo se utilizó un factor de concentración de carbono de 0.39 (Kauffman *et al.* 2013), y para el carbono aéreo 0.4752 para *R. mangle*, 0.4667 para *P. rhizophorae* (Cifuentes *et al.* 2018), y un factor estándar de 0.47 para las demás especies (IPCC 2003). Posteriormente, de la sumatoria de los componentes, se obtuvo las existencias totales de biomasa y carbono para el ecosistema.

La biomasa de árboles muertos en pie se corrigió según el estado de descomposición de cada árbol, donde, Estado 1 (97.5%): el árbol asemeja a un árbol vivo sin hojas; Estado 2 (80%): árbol con ramas secundarias y primarias; Estado 3 (50%): el árbol no tiene ramas. Para el cálculo de la biomasa de madera caída, se utilizaron las fórmulas consideradas para Centroamérica por Cifuentes *et al.* (2018), que incluye la gravedad específica de la madera en descomposición (sólida 0,5 g/cm³, intermedio 0,35 g/cm³ y podrido 0,20 g/cm³), y el largo de los transectos. El diámetro de las piezas se midió en centímetros para que las unidades resultantes sean en Mg/ha.

Las muestras de suelo fueron secadas en horno durante 24 horas a 105°C. La concentración de Carbono y Nitrógeno se determinó mediante el método de combustión en seco con un autoanalizador (Nelson y Sommers 1996). Luego, la densidad aparente y la concentración de carbono se combinaron con mediciones de profundidad del suelo para determinar las existencias de carbono en el suelo (Kauffman *et al.* 2013; Cifuentes *et al.* 2018). Finalmente, se realizó un análisis de varianza y pruebas de medias para determinar las diferencias entre las áreas de muestreo con el software InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2012). Las diferencias significativas fueron determinadas a un nivel de significancia de $\alpha=0,05$.

Cuadro 4. Ecuaciones alométricas para estimar biomasa de manglares utilizadas para el cálculo de existencias de carbono a nivel de ecosistema en manglares del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Especie	Ecuación	Fuente
<i>A. germinans</i> <i>A. bicolor</i>	$B = 0.0942 \cdot D^{2.54}$	Imbert y Rollet (1989)
<i>P. rhizophorae</i>	$B = 0.0942 \cdot D^{2.54}$	Imbert y Rollet (1989)
<i>R. racemosa</i>	$B = 0.128 \cdot D^{2.6}$	Fromard <i>et al.</i> (1998)
<i>R. mangle</i>	$B = 0.722 \cdot D^{1.731}$	Smith y Whelan (2006)
<i>L. racemosa</i> y otras	$B = \rho \cdot \text{Exp}(-1.349 + 1.98 \cdot \text{Ln}(D) + 0.207 \cdot \text{Ln}(D)^2 - 0.0281 \cdot \text{Ln}(D)^3)$	Chave <i>et al.</i> (2005)
Raíces manglares	$B_{\text{raíces}} = 0.199 \cdot \rho^{0.899} \cdot D^{2.22}$	Komiyama <i>et al.</i> (2008)
Raíces otras especies <i>A. germinans</i> ^{me}	$B_{\text{raíces}} = \text{Exp}(-1.085 + 0.9256 \cdot \text{Ln}(B))$	Cairns <i>et al.</i> (1999)

B: biomasa; D: diámetro; ρ : gravedad específica (g/cm³); me: manglar enano

Cuadro 5. Valores de gravedad específica (g/cm³) de la madera utilizados para calcular la biomasa de los árboles, regeneración y raíces de las diferentes especies halladas en los manglares del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Especie	Densidad de la madera (g/cm ³)			
	Zanne <i>et al.</i> 2009.	Chave <i>et al.</i> 2006.	Monsalve y Ramírez 2015	Promedio
<i>R. mangle</i>	1,05; 0,89; 0,84; 0,904; 0,88; 0,81; 0,91	0,91		0,899
<i>R. racemosa</i>	0,88; 0,999; 0,92	0,88		0,920
<i>A. germinans</i>	0,9; 0,75; 0,67; 0,77; 0,792	---		0,776
<i>L. racemosa</i>	0,60; 0,62	0,61		0,610
<i>C. erectus</i>	1,00; 0,69	1,00		0,897
<i>P. rhizophorae</i>	----	----	0,54	
<i>Avicennia sp.</i>	----	0,578		
<i>Tabebuia sp.</i>	----	0,772		

III.3 Análisis estadístico

Se realizó estadística descriptiva y gráficos de diagnóstico (diagramas de dispersión) para explorar el comportamiento de los datos. Además, se realizó la prueba de normalidad Shapiro-Wilks y la de homocedasticidad de Levene, para determinar si los datos son paramétricos o no paramétricos. Para comprobar diferencias significativas entre las coberturas se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de comparaciones Tukey para los datos paramétricos; para los datos no paramétricos se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y la prueba de rangos con signo Wilcoxon. Luego, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para reducir la dimensión de las variables analizadas de agua intersticial (pH, ORP y salinidad) y contenido de carbono y nitrógeno del suelo (Mereles 2018), y establecer relaciones entre las condiciones del manglar y sitios en proceso de restauración.

Además, se realizó un PERMANOVA para identificar diferencias entre los tipos de cobertura, según las variables fisicoquímicas. Esta técnica es un método no paramétrico utilizada para el análisis multivariado de la varianza. Permite una partición aditiva directa de la variación para modelos complejos mediante la flexibilidad y la falta de supuestos formales de otros métodos no paramétricos, permitiendo

comparar la igualdad de los grupos mediante la utilización matrices de distancias y de un p-valor obtenido a través de técnicas de permutación (Anderson 2008). Por condiciones de compactación no fue posible medir las variables de agua intersticial (salinidad, pH y potencial redox) en los sitios sin cobertura del HEPMA.

IV. Resultados

IV.1 Estructura y composición florística

IV.1.1 Manglar

Las especies de manglar más importantes en el HEPMA fueron *R. racemosa* (74,96 %), *P. rhizophorae* (65,66%) y *A. germinans* (52,74%). *R. racemosa* y *A. germinans* presentaron las mayores dominancias; 36,25% y 28,87%, respectivamente. Por su parte, *P. rhizophorae*, *R. racemosa* y *R. mangle* presentaron la mayor abundancia y frecuencia, mientras que las especies *A. bicolor*, *A. germinans* y *L. racemosa* presentaron baja abundancia y frecuencia (Cuadro 6). La población de árboles presentó una distribución diamétrica en forma de “J” invertida (Figura 6). El 99% de los individuos se encuentran entre las clases diamétricas de 5 a 50 cm (Figura 7), donde la media del número de individuos por hectárea fue de $875,56 \pm 175,56$ ind/ha. La media del área basal para la vegetación superior a 5 cm fue de $21,73 \pm 4,75$ m²/ha con una incertidumbre del 10,69%.

Cuadro 6. Índice de valor de importancia (IVI) de las especies presentes en HEPMA y HNSC del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Especie	HEPMA				HNSC			
	D (%)	A (%)	F (%)	IVI (%)	D (%)	A (%)	F (%)	IVI (%)
<i>A. bicolor</i>	8.46	11.29	11.29	31.04	1.00	0.38	0.38	1.77
<i>A. germinans</i>	28.87	11.94	11.94	52.74	2.13	2.32	2.33	6.78
<i>L. racemosa</i>	4.06	12.26	12.26	28.57	1.46	3.10	3.10	7.66
<i>R. mangle</i>	12.18	17.42	17.42	47.02	45.67	67.82	67.83	181.33
<i>R. racemosa</i>	36.25	19.35	19.35	74.96	49.72	26.35	26.36	102.43
<i>P. rhizophorae</i>	10.17	27.74	27.74	65.66				

A: abundancia, D: dominancia, F: frecuencia

En el caso del HNSC, se identificaron cinco especies de manglar; *P. rhizophorae* no se identificó dentro de las unidades de muestreo (Cuadro 6). Este humedal presentó mayor número de individuos por hectárea $1197,14 \pm 259$ que alcanzaron apenas los 45 cm de diámetro y donde el 92 % se encontró en las clases de 5 a 25 cm (Figura 8). Asimismo, este humedal presentó menor área basal ($19,60 \pm 5,11$ m²/ha). Las especies *R. racemosa* y *R. mangle* fueron las de mayor dominancia, abundancia y frecuencia, con valores por encima de los encontrados en el HEPMA. Por el contrario, las *Avicennia spp* y *Laguncularia racemosa* presentaron la menor abundancia, dominancia y frecuencia de todos los sitios muestreados.

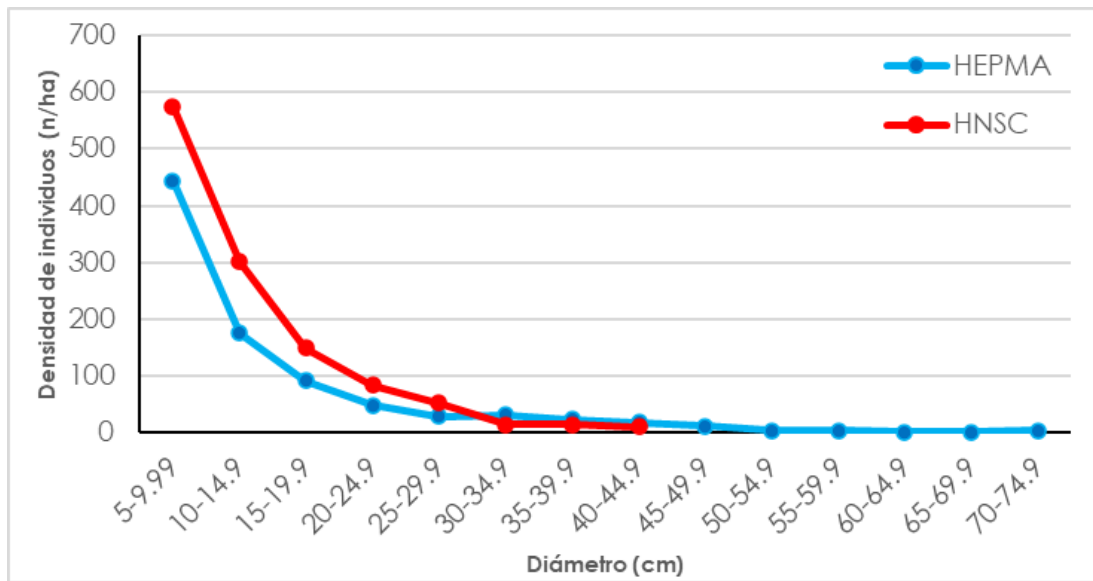


Figura 6. Estructura diamétrica de árboles con más de 5 cm de diámetro en las áreas de manglar del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya.

La distribución diamétrica en ambos humedales tuvo una tendencia en “*J invertida*”, es decir, existen procesos de sucesión ecológica. El HEPMA reportó individuos en todas las clases diamétricas hasta los 75 cm, o sea, existen procesos de sucesión ecológica que no han sido alterados. Por otra parte, el HNSC registró individuos hasta los 45 cm (*R. racemosa*), donde el mayor rango se encontró en las clases diamétricas de 5-30 cm. Esto indica que existe heterogeneidad en los puntos de muestreo debido a procesos de regeneración producto de la acuicultura o los factores ambientales como la salinidad y la baja disponibilidad de precipitaciones podría estar afectado la estructura del manglar.

Por otra parte, el índice de dominancia de Berger Parker mostró que los manglares del HNSC (0,67) presentaron mayor dominancia que el HEPMA (0,27). No obstante, al analizar el índice de Shannon-Wiener, los manglares del HEPMA presentaron mayor diversidad de especies (1,73 individuos) que los del HNSC (0,83 individuos). De igual manera, según el índice Jaccard la similitud de especies presentes en los manglares de ambos humedales fue del 83 %. Esta diferencia es explicada por la baja riqueza de especies de mangle reportada para Costa Rica y las presiones económicas sobre el manglar. De igual manera, la clasificación por Linares *et al.* (2011), no reflejó diferencias en las poblaciones de ambos humedales (Cuadro 7).

Cuadro 7. Estabilidad poblacional de los manglares de referencia del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y el Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Estadio	HEPMA (Arb/ha)	%	HNSC (Arb/ha)	%
Regeneración	82.74 ± 52.88	8.6	129.92 ± 86.29	9.8
Juvenil	443.43 ± 146.49	46.3	575.4 ± 213.12	43.4
Adulto	175.11 ± 69.52	18.3	301.6 ± 118.43	22.7
Maduro	257.02 ± 17.10	26.8	320.2 ± 31.16	24.1

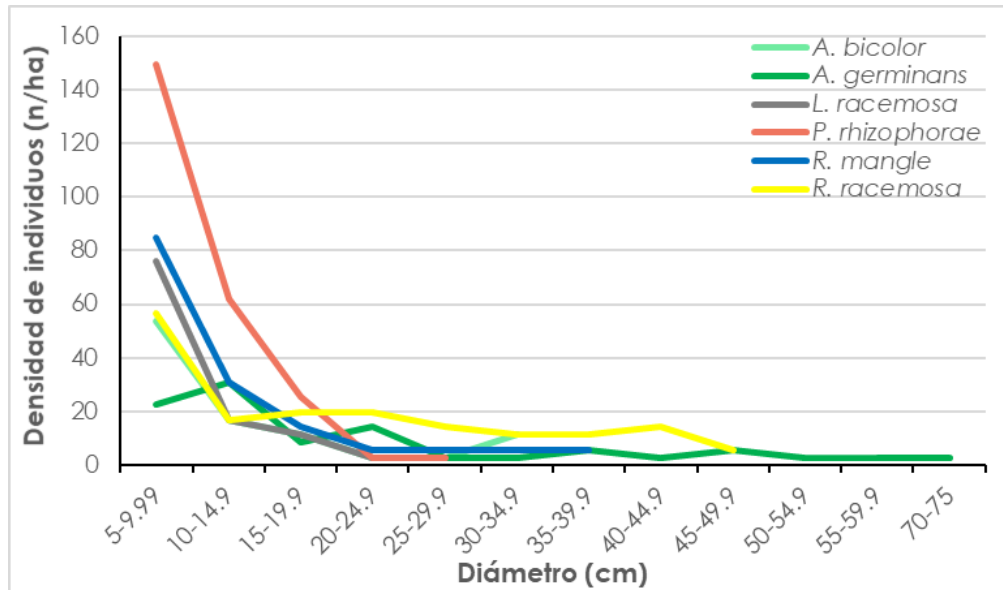


Figura 7. Distribución diamétrica del número de individuos por especie en el Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

R. racemosa y *A. germinans* fueron las especies que alcanzaron los mayores diámetros y representaron el 31,2% del total de individuos. *P. rhizophorae* fue la especie más abundante y frecuente (cuadro 6) pero representó el 27.74 % de los individuos con diámetros que no superan los 30 cm. Por otra parte, *R. mangle* aportó solo un 17.42 % de los individuos presentes en las clases de 5 a 39.9 cm. Las especies *A. bicolor* (11.29 %) y *L. racemosa* (12.26 %) presentaron individuos que no superan los 35 cm y 25 cm respectivamente, al desarrollarse en la parte externa del manglar presentan limitaciones en la estructura debido al hidroperíodo.

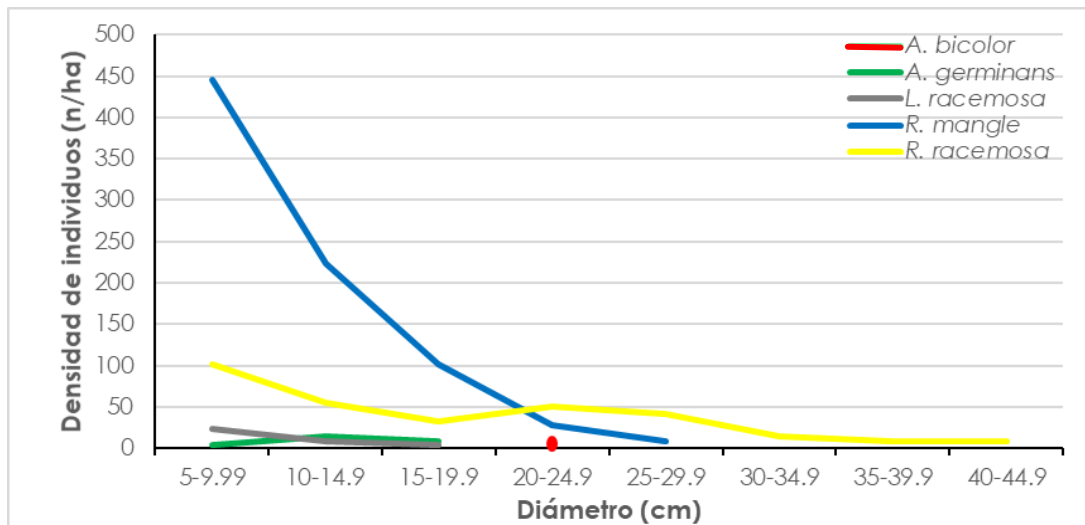


Figura 8. Distribución diamétrica del número de individuos por especie presente en el Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

El HNSC presentó un 36% más de individuos (1197.14 ± 259.03) distribuidos en cinco especies con diámetros que alcanzaron los 45 cm. El género *Rhizophora* representó el 94 % de individuos, donde *R. mangle* dominó entre las clases de 5 a 30 cm. Sin embargo, *R. racemosa* estuvo presente en todas las clases a pesar de representar el 26.3 % de los individuos. La alta abundancia de árboles de *Rhizophora* y la escasez de árboles de grandes dimensiones de *L. racemosa* y *Avicennia* sp caracterizaron estos manglares. Los árboles mostraron una distribución diamétrica en forma de “J” invertida truncada y puede ser explicado por la actividad acuícola desarrollada en las áreas externas donde crece *Avicennia* y *L. racemosa*.

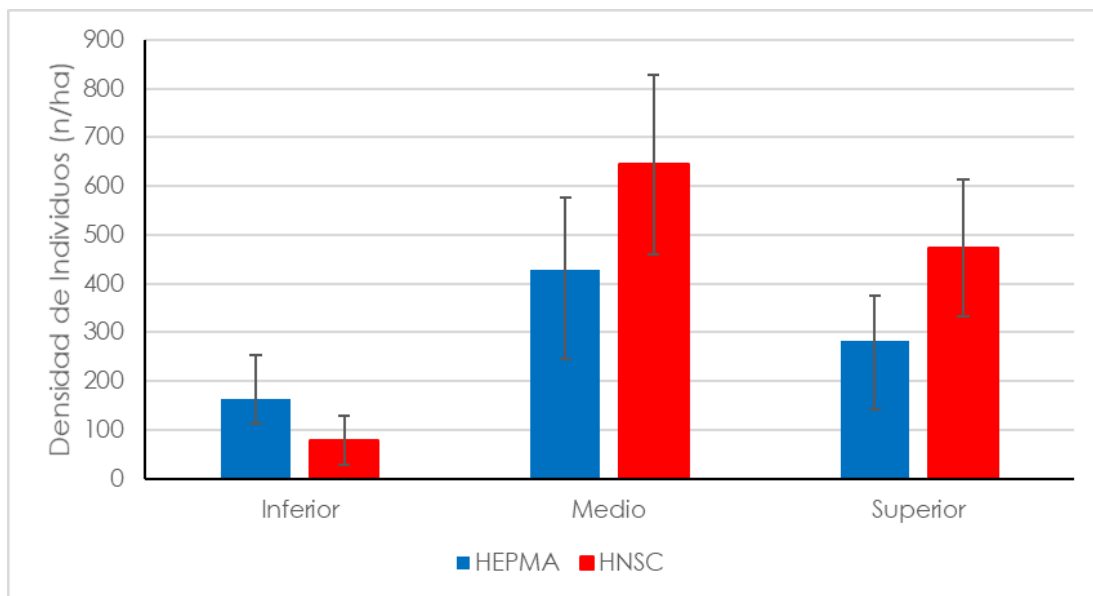


Figura 9. Número de individuos (n/ha) según los pisos de altura presentes en los manglares Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Los árboles se distribuyeron en 3 estratos: inferior (HEPMA: hasta 9 m de altura; HNSC: hasta 8 m de altura), intermedio (HEPMA: 9 a 18 m de altura; HNSC: 8 a 16 m de altura) y superior (HEPMA: más de 18 m de altura; HNSC: más de 16 m de altura). Los árboles del HEPMA presentaron mayor altura

que en los del manglar del HNSC, además. en ambos humedales, el 50% de los individuos se encontraron entre los 8 a 18 metros de altura, es decir, estrato intermedio (Figura 9).

IV.1.2 Áreas en proceso de restauración

Se identificaron 5 sitios potenciales de restauración y rehabilitación en el HEPMA, cuya vegetación estaba dominada por cultivos agrícolas y donde no se encontró regeneración de manglar. En el HNSC se encontraron 10 sitios que presentaron factores limitantes como muros que impiden el ingreso de las mareas y el restablecimiento del hidroperíodo. Los sitios presentan condiciones diferentes al manglar (regeneración y suelo desnudo).

En una de las áreas de restauración, la cobertura estaba dominada por *Avicennia germinans* con características de manglar enano, debido a las condiciones hipersalinas y de densidad del suelo. Se encontró un valor de densidad de individuos de 4233.30 ± 2108.92 ind/ha, con un área basal de 0.12 ± 0.06 m²/ha. Por el contrario, las demás áreas abandonadas estuvieron dominados por regeneración de *L. racemosa*, *A. germinans* y *R. mangle*. La densidad en estos sitios fue de 3514.67 ± 2321.78 ind/ha y el área basal reportada fue de 0.93 ± 1.14 m²/ha. Según el IVI, la especie más importante fue *L. racemosa* (247.12%), y aportó el 80 % del área basal en estos sitios. Estas condiciones reflejan la resiliencia ecosistémica luego de una perturbación antrópica.

Cuadro 8. Índice de valor de importancia (IVI) de las especies presentes en los sitios de restauración del Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Especie	D (%)	A (%)	F (%)	IVI (%)
<i>A. germinans</i>	15.55	11.32	11.32	38.19
<i>L. racemosa</i>	81.08	83.02	83.02	247.12
<i>R. mangle</i>	3.37	5.66	5.66	14.69

A: abundancia, D: dominancia, F: frecuencia

IV.2 Variables físico-químicas del agua intersticial y sedimentos

La salinidad de las áreas de manglar del HNSC fueron el doble a las registradas en las áreas de manglar del HEPMA. Esta diferencia podría deberse a que el primero se muestreó durante la época seca y el segundo durante la época lluviosa. La salinidad del HNSC no presentó diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las medias de salinidad de las áreas en restauración. Sin embargo, las áreas con mangle enano presentaron diferencias significativas con respecto a las áreas de manglar y sitios de suelo desnudo y con regeneración, ya que registró condiciones hipersalinas (≥ 70 ups) producto de muros que limitan el ingreso de las mareas (Cuadro 9).

No se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en las medias de pH de las áreas en restauración y las áreas de manglar. No obstante, los manglares del HNSC presentaron condiciones neutras con respecto a las condiciones ácidas reportadas para las áreas en restauración del HNSC y las áreas de manglar del HEPMA (Cuadro 9).

En relación con el potencial redox, las condiciones óxicas fueron similares en las áreas de manglar de ambos humedales y en los sitios de restauración. Sin embargo, los valores encontrados en HEPMA ($-53.27 \pm 18,7$ mV) fueron 3 veces mayores que los valores negativos de las áreas de manglar del HNSC (-158.08 ± 39.6 mV) y el doble en las áreas que tenían regeneración (-100.01 ± 47.4 mV). Cabe señalar que las áreas en restauración con manglar enano y con suelo desnudo, mostraron valores positivos de potencial redox, esto se debe al limitado ingreso de las mareas en las áreas y al tamaño de las partículas del sedimento compuesto por áreas. (Cuadro 9).

Por otro lado, las áreas de manglar del HEPMA y las áreas con regeneración y suelos desnudos del HNSC, presentaron semejanzas en las densidades aparentes. Asimismo, las áreas con regeneración

presentan condiciones similares de densidad aparente similar al manglar de referencia del HNSC, debido al restablecimiento del hidropériodo. Al contrario, los sitios sin cobertura del HEPMA y las áreas con manglar enano, registraron el doble de la densidad del suelo encontrada en las áreas de manglar del humedal Níspero los cuales difieren con respecto a los demás sitios de muestreo a uno y dos metros de profundidad, esto debido a frecuentes inundaciones por el ingreso de las mareas (Cuadro 9).

Las áreas de manglar del HEPMA conservaron mayor contenido de nitrógeno que el HNSC. El nitrógeno de las áreas de rehabilitación con cultivos de caña y las áreas de manglar del HNSC representó el 84.5% de las existencias encontradas en el manglar de referencia del HEPMA a uno y dos metros de profundidad. El alto valor de nitrógeno de las áreas potenciales de rehabilitación, se debe a la fertilización en los cultivos de caña. Asimismo, las existencias de nitrógeno de las áreas con cobertura chaparra fueron dos veces menor a las áreas de manglar del HNSC y casi tres veces menos a las del HEPMA. Las áreas en restauración con suelo desnudo retuvieron el 71% de las existencias del manglar de referencia. Esto a su vez representó el 60% de las reservas del HEPMA. Por otra parte, se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las medias de nitrógeno a dos metros de profundidad de las áreas de manglar y los sitios de restauración. El nitrógeno aumentó en los sitios con regeneración y disminuyó en las áreas con suelo desnudo, esto podría ser explicado por el ingreso de las mareas y el restablecimiento del hidropériodo, lo cual ha favorecido la disminución de la densidad aparente favoreciendo a su vez en el almacenamiento de nitrógeno (Cuadro 9).

Cuadro 9. Valores promedios de las variables ambientales evaluadas en áreas de manglar y sin cobertura (ASC) del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados; áreas de manglar y en restauración (con regeneración “ACR”, suelo desnudo “ASD” y manglar enano “AME”) del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

Variable	Manglar HEPMA	ASC	Manglar HNSC	ACR	ASD	AME
pH	5.97 ± 0.6 a	0	6.74 ± 0.63 a	5.83 ± 0.97 a	5.3 ± 0.87 a	5.92 ± 0.16 a
Potencial redox (mV)	-53.27 ± 18.7 ab	0	-158.08 ± 39.6 a	-100.01 ± 47.4 ab	31.4 ± 56.1 b	19.95 ± 125.4 ab
Salinidad (UPS)	15.05 ± 3.8 ab	0	38.6 ± 4.2 c	30.72 ± 5.09 bc	31.5 ± 6.02 bc	70 ± 13.47 d
Densidad aparente 1 m (g/cm ³)	0.8 ± 0.06 b	1.17 ± 0.07 d	0.50 ± 0.04 a	0.79 ± 0.05 b	0.94 ± 0.06 bc	1.16 ± 0.14cd
Densidad aparente 2 m (g/cm ³)	0.8 ± 0.05 c	-	0.51 ± 0.04 a	0.78 ± 0.05 bc	0.86 ± 0.06 c	-
Nitrógeno 1 m (Mg/ha)	12.1 ± 0.75 c	10.2 ± 1.4 bc	10.28 ± 0.56 bc	6.79 ± 0.67 a	7.34 ± 0.8 ab	4.37 ± 1.78 a
Nitrógeno 2 m (Mg/ha)	20 ± 2.25 a	-	18.5 ± 1.3 a	13.32 ± 1.58 b	12.02 1.87 b	-

IV.3 Estimación del carbono almacenado

IV.3.1 Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados

La reserva total del carbono hasta 1 m de profundidad fue de 342.54 MgC/ha y de 535.46 ± 42.42 MgC/ha a los 2 m de profundidad. Los componentes del ecosistema que aportaron mayor carbono fueron el sedimento, que representó el 57.6 % (a 1 m) y 72.9 % (a 2 m) (Figura 11), y la biomasa aérea (19 %) y subterránea (7.4 %) de las existencias almacenadas. Las especies *R. racemosa* y *A. germinans* representaron el 48.5 % y el 27.3 % del carbono presente en la biomasa respectivamente (Cuadro 11). Por otra parte, la biomasa de la regeneración y de la madera caída, apenas representaron el 0.3 % y 0.5 % del carbono total (2 m) (Cuadro 10). Por otra parte, las áreas sin cobertura almacenaron el 25 % del carbono (86.35 ± 35.87 MgC/ha) existentes de las áreas del manglar hasta un metro de profundidad (Figura 10).

Cuadro 10. Existencias de carbono por componente del ecosistema (MgC/ha) en los manglares del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre los componentes de almacenamiento del manglar.

Componente	HEPMA		HNSC	
	Carbono (MgC/ha)		Carbono (MgC/ha)	
Árboles	101.75 ± 10.91	A	43.28 ± 6.9	B
Raíces	39.89 ± 6.02	A	31.71 ± 3.8	A
Regeneración	1.33 ± 2.17	A	3.58 ± 1.37	A
Madera caída	1.95 ± 1.39	A	2.1 ± 0.88	A
Sedimento 1m	197.62 ± 20.74	A	223.33 ± 13.12	A
Sedimento 2m	390.55 ± 43.88	A	418.7 ± 27.72	A
Carbono Total 1 m	342.54 ± 22.69	A	304 ± 14.35	A
Carbono Total 2m	535.46 ± 42.41	A	499.37 ± 26.83	A

IV.3.2 Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado

Este humedal presentó una reserva de carbono total de 304 ± 14.35 MgC/ha y 499.37 ± 26.83 MgC/ha, a 1 y 2 m de profundidad. El carbono del sedimento representó el 73 % de las existencias a 1 m de profundidad (223.33 ± 13,12 MgC/ha) y 83 % de las existencias totales a 2 m de profundidad (418.7 ± 27.72 MgC/ha) (Cuadro 10). Por otra parte, la biomasa aérea y subterránea aportaron 43.28 ± 6.9 Mg/ha y 31.71 ± 3.8 MgC/ha, respectivamente, donde las especies *R. racemosa* y *R. mangle* aportaron el 58.3 % y 49 % de la biomasa total del carbono. Los componentes que aportaron menos carbono fueron la biomasa de la regeneración (3.58 ± 1.37 MgC/ha) y la madera caída (2.1 ± 0.88 MgC/ha). Por otra parte, la recuperación de las áreas degradadas (áreas con regeneración) representó una ganancia del 51% del carbono encontrado en las áreas de manglar del Humedal San Buenaventura-Colorado, mientras que las áreas de estanques con suelo desnudo almacenaron el 35 % del carbono. Sin embargo, la alta densidad de las áreas con manglar enano influyó en el 17% (Cuadro 12) de las existencias encontradas en el manglar de referencia.

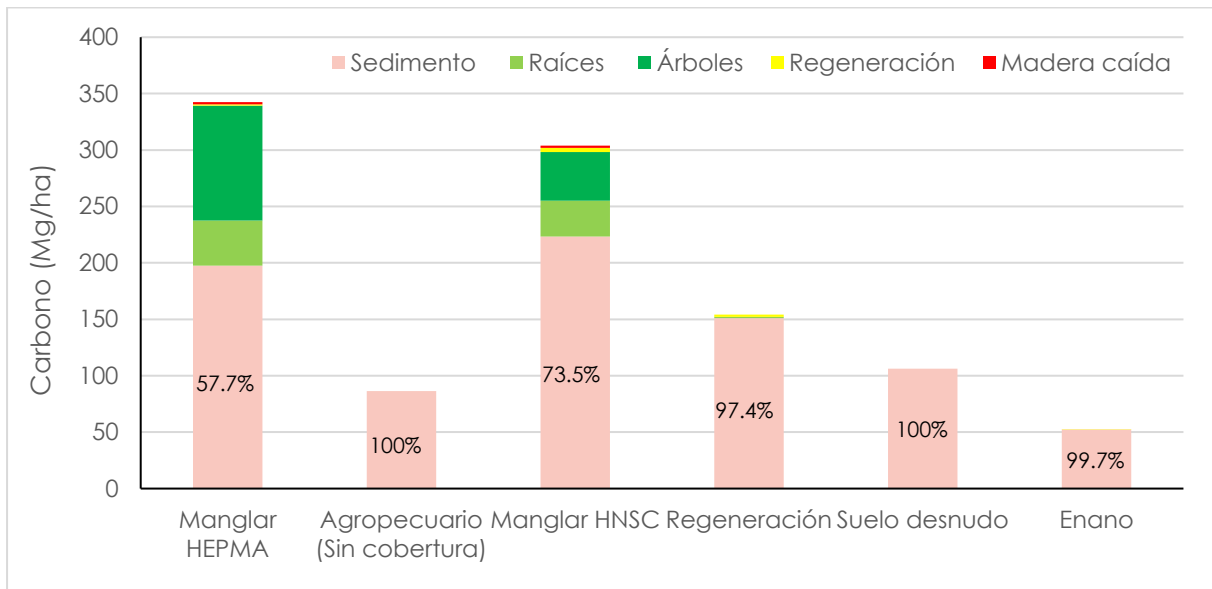


Figura 10. Almacenamiento de carbono (MgC/ha) hasta 1 m de profundidad según el tipo de uso de suelo en los manglares del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

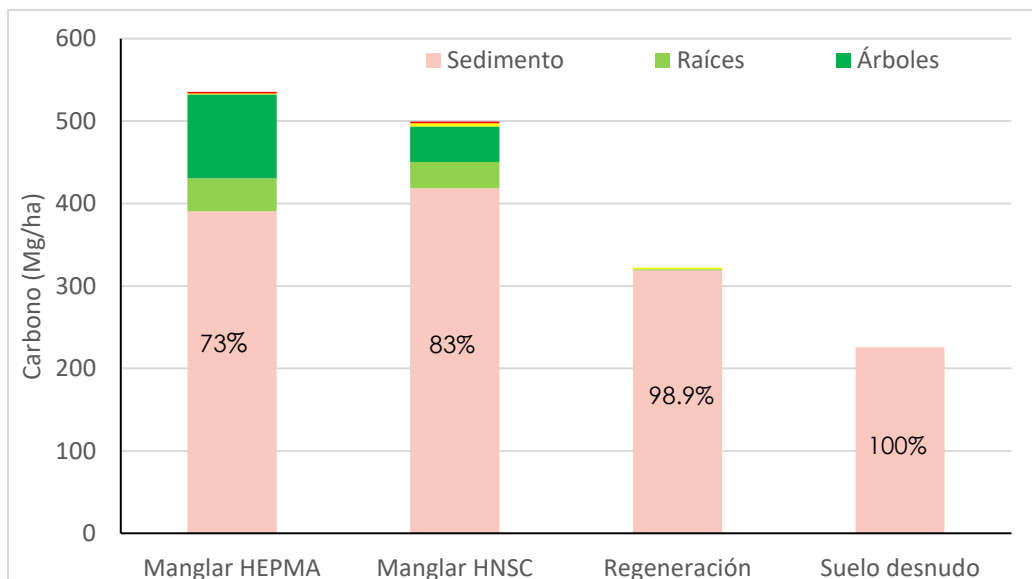


Figura 11. Almacenamiento de carbono (MgC/ha) hasta 2 m de profundidad en las áreas de manglar del Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados; y áreas de manglar y en restauración (con regeneración y suelo desnudo) del Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, Golfo de Nicoya, Costa Rica

Las áreas de manglar del Humedal Puntarenas almacenaron más carbono que las áreas de manglar del Humedal Níspero, debido al carbono presente en la biomasa aérea. No obstante, el HNSC almacenó un 10% más de carbono en el sedimento. Debe señalarse que las áreas en restauración almacenaron entre el 65% (regeneración) y 45% (estanques con suelo desnudo) del carbono hasta 2 metros de profundidad. Cabe aclarar que el carbono del sedimento de las áreas con regeneración, representó el 82% de las reservas encontradas en el sedimento del Humedal Estero Puntarenas y el 76% del carbono encontrado en el suelo del Humedal Níspero.

Cuadro 11. Existencias de carbono (MgC/ha) por especie encontradas en las áreas de estudio de los Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y Humedal Níspero-San Buenaventura-Colorado, del Golfo de Nicoya

Especie	HEPMA		HNSC
	Manglar	Manglar	Restauración
<i>A. bicolor</i>	10.31 ± 0.06	0.84 ± 0.00	-
<i>A. germinans</i>	38.66 ± 0.29	1.75 ± 0.07	0.02 ± 0.28
<i>L. racemosa</i>	3.06 ± 0.01	1.46 ± 0.03	1.47 ± 0.01
<i>P. rhizophorae</i>	7.49 ± 0.01	-	-
<i>R. mangle</i>	10.30 ± 0.03	36.75 ± 0.02	0.15 ± 0.03
<i>R. racemosa</i>	68.66 ± 0.17	43.78 ± 0.09	-
<i>A. germinans</i>*	-	-	0.14 ± 0.04

*manglar enano

IV.4 Análisis de componentes principales

Para el HNSC, el ACP realizado con 15 variables estudiadas explicó aproximadamente el 77 % de la varianza de los datos entre los dos primeros componentes principales (Figura 12). El CP1 está compuesto principalmente por las variables de densidad aparente del suelo (DA) y carbono en sedimento en las distintas profundidades (0-15 cm, 15-30 cm, 30-50 cm y 50-100 cm) y explicó el 69.76 % de la varianza. Por otro lado, el CP2 está compuesto principalmente por la variable Salinidad y ORP, y explicó solo el 7.22% de la variabilidad de los datos. La densidad aparente del suelo (DA) está influyendo fuertemente al manglar enano, mientras que el carbono del sedimento (Sedimento C) influye fuertemente al manglar de referencia (intacto) y sitios en proceso de restauración. El análisis de PERMANOVA determinó que hay diferencias significativas entre las coberturas de HNSC ($p=0.0001$, pairwise $p<0.05$); sin embargo, no se encontró diferencias significativas entre la cobertura de regeneración y los sitios sin cobertura (pairwise $p>0.05$).

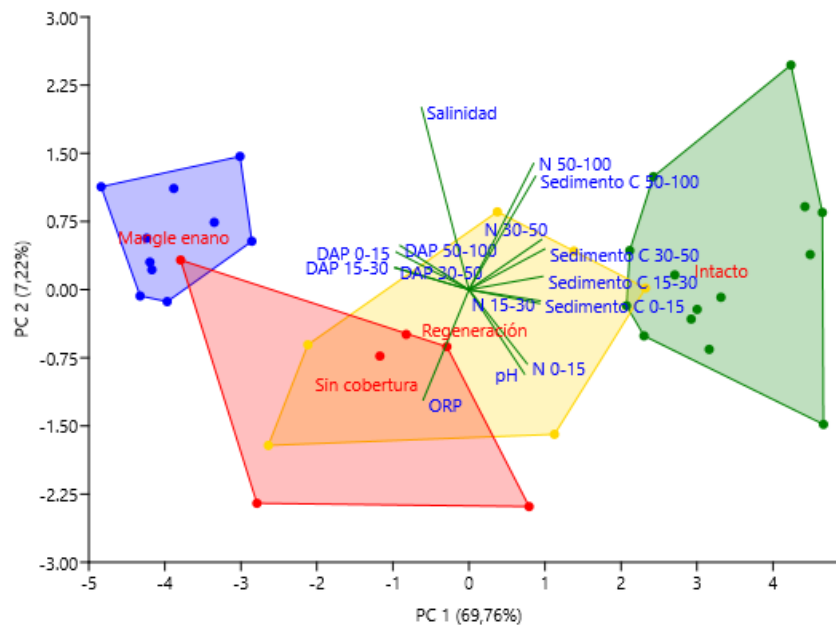


Figura 12. Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en las variables de agua intersticial y carbono y nitrógeno del suelo, incorporando envolventes convexas, para cuatro tipos de coberturas del HNSC, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 2021.

Para HEPMA, el ACP se realizó utilizando las 12 variables de suelo estudiadas y explicó el 67.75% de la varianza de los datos entre los dos primeros componentes principales (CP; Figura 13). El CP1 estuvo compuesto principalmente por las variables de densidad aparente del suelo (DA) en las profundidades de 15-30 cm, 30-50 cm y 50-100 cm; nitrógeno en las profundidades de 30-50 cm y 50-100 cm; y el carbono en sedimento en las profundidades de 15-30 cm, 30-50 cm y 50-100 cm y explicó el 45,47 % de la variación. El CP2 estuvo compuesto por el nitrógeno en el suelo en las profundidades de 0-15 cm y de 15-30 cm, y por el carbono en sedimento de 0-15 cm y explicó el 22,27 % de la variación. La densidad aparente del suelo (DA) junto con las concentraciones de nitrógeno de 0-15 cm y 15-30 cm de profundidad, influyen fuertemente a los sitios sin cobertura, mientras que el carbono del sedimento de 15-30 cm, 30-50 cm y 50-100 cm y el nitrógeno de 30-50 cm influyen fuertemente al manglar de referencia (intacto). Para el HEPMA y como era de esperar, el análisis de PERMANOVA determinó diferencias significativas entre la condición sin cobertura y el manglar de referencia ($p=0.0001$, pairwise $p<0.05$).

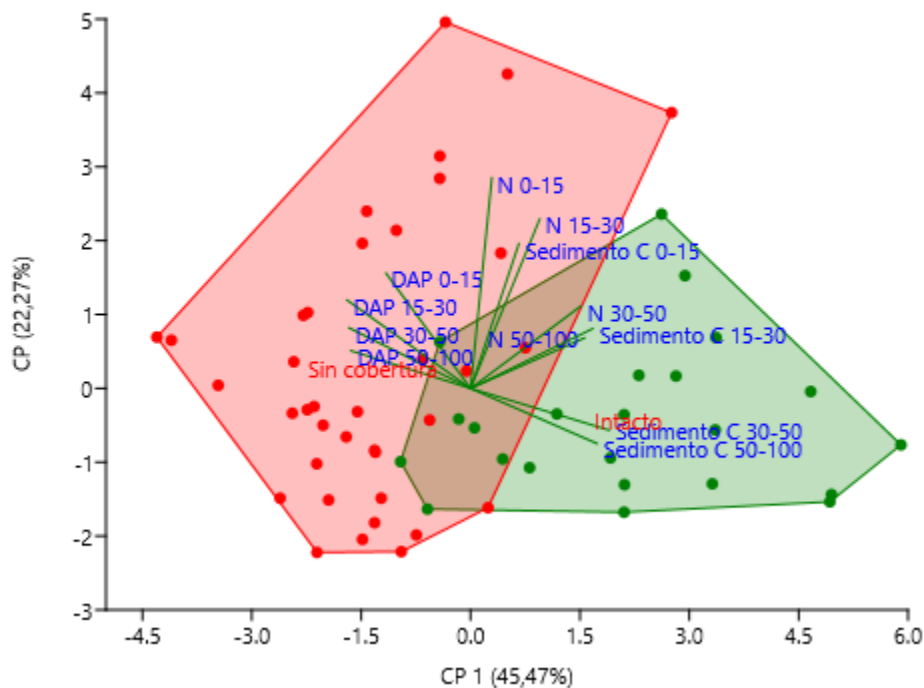


Figura 13. Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en las variables del carbono del sedimento, nitrógeno del suelo y densidad aparente de los sitios de estudio, incorporando envolventes convexas, para dos tipos de coberturas (áreas de manglar y sin cobertura) del HEPMA, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 2021.

V. Discusión

V.1 Estructura y composición florística

Los manglares del HEPMA estuvieron dominados por seis especies (*Avicennia germinans*, *Avicennia bicolor*, *Rhizophora mangle*, *Rhizophora racemosa*, *Laguncularia racemosa* y *Pelliciera rhizophorae*), el HNSC mostró una semejanza del 83 % en su composición. La dominancia, abundancia y frecuencia relativa de las especies, coincide con trabajos previos en la región y el Caribe (Manrow y Vílchez 2012; Barrantes y Cerdas 2014; Cifuentes *et al.* 2014; Samper y Silva 2014; Alfaro *et al.* 2015; Agudelo *et al.* 2015; Yepes *et al.* 2015; Vargas 2015; Flores 2017, Mercecí *et al.* 2021; Torres *et al.* 2017; Mira *et al.* 2019; Rincón *et al.* 2020).

En ambos manglares, *Rhizophora* fue el género más importante, producto de su capacidad de adaptación y crecimiento en el medio, ya que los propágulos maduran en el árbol antes de caer al sedimento. Sin embargo, esta capacidad limita la germinación y establecimiento de otras especies en el sustrato (Spalding 2010). La ausencia de *P. rhizophorae* en las áreas de manglar de HNSC, se debe a que es una especie poco común en la región (Jiménez y Soto 1985), y se encuentra en sitios con bajas salinidades, como el HEPMA (Vargas 2015). Además, es sensible a la deposición de sedimentos (Vargas 2015), aspecto que podría estar influyendo en el HEPMA debido a la carga de sedimentos provocadas por las inundaciones de los ríos de la zona.

En el HNSC, las especies *Avicennia spp* y *L. racemosa* presentaron baja abundancia y frecuencia, exhibieron una distribución espacial en forma segregada, debido al tipo de sustrato que se encuentra en la parte externa de los manglares (Agudelo *et al.* 2015; Samper y Silva 2015; Pérez *et al.* 2017; Agraz *et al.* 2019; Mira *et al.* 2019). Las mismas condiciones presentó *A. germinans* en la Bahía de Cispatá en el Caribe Colombiano (Yepes *et al.* (2015), y en la Laguna Mecoacán (Torres *et al.* 2017). Por otra parte, en los humedales costeros de Chiapas, México, *L. racemosa* fue la especie más importante (Rincón *et al.* 2020) debido al gradiente topográfico de distribución y al tipo de sustrato de los sedimentos de los manglares que restringen el desarrollo estructural (Flores *et al.* 2007; Barrantes 2014; Vargas 2015; Pérez *et al.* 2017; Mira *et al.* 2019).

El área basal de los manglares del HEPMA y HNSC exceden en 1.7 y 1.5 veces, respectivamente, el promedio para el Golfo de Nicoya (Cifuentes *et al.* 2014). Esto se debe al desarrollo estructural que presentan los manglares (Manrow y Vílchez 2012; Cifuentes *et al.* 2014). Además, factores como el tipo de suelo, la escorrentía y precipitación, la geomorfología y la topografía podrían sugerir diferencias estructurales (Samper y Silva 2014; Agraz *et al.* 2019). La estructura horizontal de estos humedales obedece a un arreglo espacial de los individuos dentro de diferentes gradientes ambientales (Soto y Jiménez 1982; Lamprecht 1990; Kjerfve *et al.* 1999; Barrantes y Cerdas 2014; Herrera *et al.* 2014; Pérez *et al.* 2017; Torres *et al.* 2017; Agraz *et al.* 2019).

El HNSC registró un 36 % más individuos que el HEPMA. No obstante, los árboles del HNSC apenas alcanzan los 45 cm de diámetro, coincidiendo con estudios de la región (Cifuentes *et al.* 2014; Agudelo *et al.* 2015; Merecí *et al.* 2021; Álvarez 2018; Mira *et al.* 2019). La estructura del humedal Nispero refleja que el manglar se encuentra en procesos de regeneración (Linares *et al.* 2011; Samper y Silva 2015), producto de la conversión a camaroneras y salineras que han causado la pérdida del 15.6% de las 15620 ha de manglar entre 1956 y 1985 (BIOMARCC 2012; Cifuentes *et al.* 2014). Cifuentes *et al.* (2014) encontraron densidades similares en ambos manglares.

Los manglares del humedal Puntarenas y del Humedal Nispero presentaron mayor densidad de árboles que los bosques de manglar del Golfo de Guayaquil en Ecuador. Esto está influenciado por la descarga de agua dulce y alto contenido de nutrientes, lo cual favorece en el desarrollo estructural de los árboles producto de la elevación topográfica del bosque que evita los bosques sean inundados completamente (Merecí *et al.* 2021).

La heterogeneidad en la estructura y tamaño de los manglares del Golfo de Nicoya y del Pacífico costarricense está determinada por la entrada y mezcla de agua dulce y salada, interacción de sedimentos, dinámica de corrientes y mareas, variaciones de los gradientes físicos, morfológicos y fisiográficos (Soto y Jiménez 1982; Jiménez 1999; Zamora y Cortés 2009; Barrantes y Cerdas 2014; Cifuentes *et al.* 2014; Samper y Silva 2014; Alfaro *et al.* 2015; Vargas 2015; Agraz *et al.* 2019); lo cual coincide con lo reportado para el Humedal Estero Puntarenas y Manglares Asociados y los manglares del Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado.

Las áreas potenciales de rehabilitación del HEPMA estuvieron dominadas por cultivos agropecuarios de caña y ganadería (Zaldívar *et al.* 2010), mientras que en las áreas de restauración del HNSC eran áreas de acuicultura (Polidoro *et al.* 2010). Romañach *et al.* (2018) mencionan que, en Brasil, las

grandes áreas de manglar están bajo constante amenaza por la conversión a la acuicultura, la industria y el desarrollo urbano. En ambos humedales, existe una modificación en la topografía de los sitios, lo cual ha generado consecuencias en el hidropériodo (Pérez *et al.* 2017). Estos entornos ambientales son responsables de los patrones espaciales y temporales en la estructura y función del manglar, desde el desarrollo de especies hasta el nivel del paisaje (Zaldívar *et al.* 2010).

Las áreas de restauración del HNSC, estuvieron dominadas por *L. racemosa* y *A. germinans*. Además, en un sitio de restauración con 16 años de abandono, predominó el desarrollo de *A. germinans* como manglar enano, debido a las altas salinidades y densidades del suelo que limitaron el establecimiento de otras especies, tal como ha sucedido en el Golfo de Urabá y en Bahía de Cispatá (Polidoro *et al.* 2010; Urrego *et al.* 2014; Agudelo, *et al.* 2015; Pérez *et al.* 2017; Mira *et al.* 2019). Esta condición también fue explicada por Soto y Jiménez (1982), ya que el bajo desarrollo estructural es característico de sitios áridos y con poco suministro de agua dulce.

Por el contrario, la especie que presentó mayor abundancia y frecuencia en las áreas de restauración de San Buenaventura y Colorado, fue *L. racemosa*, que se caracteriza por ser una especie pionera de rápido crecimiento y de sucesión temprana en sitios alterados, que requiere de espacios con luz para regenerarse (Medina *et al.* 1990; Polidoro *et al.* 2010; Urrego *et al.* 2014; Agudelo *et al.* 2015), como las condiciones encontradas en el sitio. El restablecimiento del hidropériodo y el aporte de las precipitaciones favorecen en la lixiviación de la salinidad y en la modificación de las condiciones del suelo y en el desarrollo estructural de las especies (Kjerfve *et al.* 1999; Vovides *et al.* 2011; Pérez *et al.* 2017; Mira *et al.* 2019; Teutli *et al.* 2019).

V.2 Variables físico-químicas del agua intersticial y sedimentos

Los parámetros fisicoquímicos del agua intersticial son reguladores del desarrollo, establecimiento y estructura del manglar. La medición permite determinar el grado de perturbación del sitio y establecer la línea de referencia para determinar el éxito en las acciones de rehabilitación (Teutli *et al.* 2020). Además, están sujetos a inundaciones regulares u ocasionales de origen fluvial, estuarino u oceánico (Kjerfve *et al.* 1999). También mantienen una estrecha relación con los factores geomorfológicos, hidrológicos y climatológicos, ya que inciden en la estructura y función de los manglares, incluida la biodiversidad, la productividad primaria y la dinámica de los nutrientes (Zaldívar *et al.* 2010).

Son evidentes los contrastes en salinidad entre la época seca y la lluviosa. La baja biomasa aérea del HNSC puede estar relacionada a las condiciones áridas características del Pacífico Norte (Soto y Jiménez 1982; Zamora y Cortés 2009; Loría *et al.* 2014), donde el hidropériodo, la evapotranspiración y las bajas concentraciones de nutrientes, generan condiciones de estrés que se ven reflejados en la alta salinidad (Herrera *et al.* 2015). Estos factores influyen en la composición florística (Merecá *et al.* 2021) y en el desarrollo estructural de las especies (Soto y Jiménez 1982; Herrera *et al.* 2015). Respecto a la salinidad del HEPMA, fue menor a la del HNSC debido a las precipitaciones y la influencia del agua dulce de los ríos coincidiendo con estudios previos (Rico y Palacios 1996; Kjerfve *et al.* 1999; Aguilar 2015; Vargas 2015; Pérez *et al.* 2017; Agraz *et al.* 2019; Teutli *et al.* 2019). De la misma forma, Loría *et al.* (2014) y Agraz *et al.* (2019), encontraron condiciones similares a los de este estudio en los manglares del Pacífico Norte.

La rehabilitación hidrológica de los sitios potenciales del HEPMA podría favorecer el restablecimiento del hidropériodo y la regeneración del manglar, ya que las mareas infiltran en los perfiles del suelo siendo más favorable en los suelos arenosos (Soto y Jiménez 1982). Sin embargo, el desarrollo estructural en este tipo de suelo con condiciones de alta salinidad podría verse restringido en la altura y diámetro de los árboles (Mira *et al.* 2019). No obstante especies como *L. racemosa* y *A. germinans* podrían colonizar estos sitios, debido a su capacidad de adaptación y colonización (Mira *et al.* 2019), ya que, la salinidad es factor ambiental que limita la distribución, establecimiento y crecimiento de las especies de mangle (Rincón *et al.* 2020).

En las áreas de restauración del humedal Nispero, *A. germinans* tuvo un comportamiento de manglar enano debido a la salinidad (70 ups) encontrada, coincidiendo con Torres *et al.* (2017) en la laguna Mecoacán. Zaldívar *et al.* (2010) mencionan que esto se debe al estrés ambiental causado por la deficiencia de nutrientes o por la ausencia del hidropériodo (Agraz *et al.* 2019). De igual forma, Kjerfve *et al.* (1999), y Ceesay *et al.* (2017), indican que cuando las precipitaciones disminuyen, la entrada de agua dulce (superficial e intersticial) se ve reducida, causando altas tasas de evapotranspiración y salinidad, por lo cual, hay una limitación en el desarrollo de la biomasa. En comparación, los sitios donde *L. racemosa* fue más abundante, presentaron menor salinidad, posiblemente debido a que hay mayor ingreso del hidropériodo, favoreciendo el desarrollo y colonización de la especie (Zaldívar *et al.* 2010; Pérez *et al.* 2017; Teutli *et al.* 2019), lo cual refuerza la dinámica ecológica expuesta anteriormente y su influencia sobre el crecimiento de los manglares.

En las áreas de restauración de los humedales San Buenaventura-Colorado, la salinidad disminuyó cuando se mejoró el restablecimiento del hidropériodo (Flores *et al.* 2007; Pérez *et al.* 2017; Agraz *et al.* 2019; Echeverría *et al.* 2019; Teutli *et al.* 2019). En las áreas de restauración del Humedal Terraba Sierpe y Cuajiniquil en La Cruz, Agraz *et al.* (2019) reportaron los mismos comportamientos, coincidiendo con estudios previos en la región (Soto y Jiménez 1982; Herrera *et al.* 2014; Flores *et al.* 2007; Torres *et al.* 2017; Pérez *et al.* 2017; Teutli *et al.* 2019). Por otra parte, en el Caribe Colombiano (Agudelo *et al.* 2015), norte de la península de Yucatán (Pérez 2017) y la Reserva Natural Sanguaré (Mira *et al.* 2019) se registraron valores de salinidad mayores a los del presente estudio. En este sentido, se puede afirmar que existe una relación entre la distribución y el desarrollo estructural de las especies conforme mejoran las condiciones de los sitios degradados (Soto y Herrera 1982; Herrera *et al.* 2014; Mira *et al.* 2019; Teutli *et al.* 2019).

En relación con el potencial redox, este indicador es una medida rápida del estado de óxido-reducción, que permite estimar la estabilidad de varios compuestos que regulan la disponibilidad de nutrientes y metales en los sedimentos, así como los niveles de descomposición de la materia orgánica, la cual está relacionada con el pH y el contenido de oxígeno libre para facilitar este proceso (Herrera *et al.* 2014). Además, hidropériodo es un factor condicionante de este proceso, que, junto con la geomorfología y las condiciones del suelo, influyen en los procesos de reducción del hierro, magnesio y bióxido de carbono (Vepraskas y Faulkner 2001; Mitsch y Gosselink 2007).

Las áreas de manglar y los sitios en restauración de ambos humedales presentaron condiciones óxicas (Cuadro 9). El buen desarrollo estructural del HEPMA está asociado a la influencia de las escorrentías superficiales de los ríos de la zona, que contribuyen en el aporte de nutrientes y sedimentos, debido a la frecuencia del hidropériodo (alta frecuencia de inundación, pero de tiempos muy cortos) disminuyendo el efecto de los factores estresantes como la salinidad y generando valores positivos de potencial redox (Herrera *et al.* 2015). Por su parte, las áreas de manglar del HNSC registró ambientes más reductores contribuyendo en la descomposición lenta de la materia orgánica (Herrera *et al.* 2015).

Por otra parte, las áreas con suelo desnudo y las áreas con la cobertura de manglar enano de HNSC presentaron condiciones óxicas, esto es explicado por las bajas frecuencias de inundación y al tipo de sedimento (granulometrías gruesas) que pueden facilitar la exposición al oxígeno (Herrera *et al.* 2014; Herrera *et al.* 2015). Ante esto, Zaldívar *et al.* (2010) afirman que cuando los manglares sufren largos periodos de sequía o inundación, experimentan bajas tasas de regeneración y crecimiento de plántulas, aumento en la salinidad intersticial y hay una reducción del potencial redox. Por su parte, Agraz *et al.* (2019) registraron condiciones similares a los sitios en restauración del HNSC, en el sitio de muestreo 2 de este estudio, en Cuajiniquil de La Cruz y en el humedal Terraba Sierpe. Además, Herrera *et al.* (2014) encontraron condiciones similares en los manglares de la Península de Yucatán.

En el caso del humedal Estero Puntarenas, los cambios de uso de suelo en la cuenca media y alta del río Aranjuez, han provocado la deposición y acumulación de sedimentos en las áreas de manglar producto de las inundaciones de los ríos, modificando la topografía, hidrología y causando la muerte

del manglar (Aguilar 2015; Vargas 2015; Agraz *et al.* 2019). Además, estas alteraciones generan cambios en la hidrogeoquímica del manglar (Kjerfve *et al.* 1999).

Una de las principales amenazas a los manglares, son las alteraciones a los flujos de agua dulce, que pueden generar consecuencias negativas como la muerte del manglar (Romañach *et al.* 2018). Entonces, la frecuencia y magnitud de las perturbaciones naturales y antropogénicas de los manglares se refleja en la pérdida de su autorregulación, degradación, muerte de árboles y consiguiente la pérdida de servicios ecosistémicos (Zaldívar *et al.* 2010).

Los valores de pH en las áreas de manglar del HEPMA y en las áreas de restauración del HNSC (Cuadro 9) denotan condiciones de suelos ácidos, siendo similares a las encontradas en la región (Torres *et al.* 2017; Mira *et al.* 2019; Agraz *et al.* 2019). En comparación, en las áreas de manglar del HNSC, el agua intersticial tuvo una tendencia neutra atribuido al aporte de agua marina proveniente de los eventos “Nortes” (Agraz *et al.* 2019).

Las áreas de manglar almacenaron mayor contenido de nitrógeno que los sitios en restauración debido a las bajas densidades del suelo y pH ácidos. En las áreas de manglar del HEPMA se registró altos contenidos de nitrógeno y valores de pH ácidos. Al respecto, Vovives *et al.* (2011) mencionan que, durante la época seca, el pH disminuye debido a la baja disponibilidad de agua que ingresa al sistema estuarino, promoviendo la actividad microbiana, tal como sucedió en este estudio. Por otra parte, los ambientes anóxicos encontrados en el manglar favorecen el almacenamiento del nitrógeno en contraste con los sitios en restauración, ya que presentan alta compactación y ausente hidropérido, y, por ende, este indicador disminuye en el suelo (Kauffman *et al.* 2014).

Por su parte, Valiela *et al.* (2018) indican que estos sistemas estuarinos están expuestos a importantes aportes de nitrógeno provenientes de las cuencas y el mar, además, enfatizan el alto grado de conectividad bidireccional en estos ecosistemas acoplados, ya que la deforestación en la cuenca alta, así como cambios en ENOS, pueden aumentar los contenidos de nitrógeno.

También, se encontró que los sitios degradados por las actividades antrópicas como la producción de sal y agricultura (López *et al.* 2017; SINAC 2019), con alta salinidad del suelo provocan bajos almacenamiento de nitrógeno, como los encontrados en las áreas de manglar enano. Esto también sucedió en las áreas del Caribe Colombiano, donde Agudelo *et al.* (2015) encontraron que conforme aumenta la salinidad en los manglares de cuenca, disminuyó las concentraciones de nitrógeno en el suelo; y en los manglares de borde asociados con *L. racemosa*, presentaron mayores concentraciones de nitrógeno, producto de pH ácidos y baja densidad aparente. Asimismo, Mira *et al.* (2019), reportaron que conforme disminuye la salinidad aumenta el nitrógeno de en los manglares de la Reserva Natural Sanguaré. Por lo cual, evaluar el nitrógeno puede ser considerado como un indicador ecológico sensible a las perturbaciones en los manglares.

Las áreas en restauración con cobertura de *L. racemosa*, presentaron baja densidad aparente, en relación a los sitios con suelos desnudos del HNSC. Estas diferencias, se deben al mejoramiento de las condiciones en los sitios de restauración, observándose una disminución en los factores limitantes (Zaldívar *et al.* 2010; Agraz, *et al.* 2019; Echeverría *et al.* 2019; Teutli *et al.* 2019). El ingreso de agua a los sitios de restauración, introduce y facilita el desarrollo de propágulos, mejorando las condiciones del suelo y asegurando la supervivencia del manglar (Pérez *et al.* 2017). Sin embargo, el manglar del HEPMA, presentó condiciones de densidad del suelo similar a los sitios con regeneración del HNSC, producto del aporte continuo de sedimento generado por las modificaciones hidrológicas y la dinámica del sedimento en la cuenca media, así como el efecto de los asentamientos urbanos, la deforestación y el cambio de uso de suelo derivado de las actividades agropecuarias (Pérez *et al.* 2017; Agraz *et al.* 2019).

En estudios realizados en la Península de Yucatán por Pérez *et al.* (2017) y Teutli *et al.* (2019), se encontraron densidades del suelo similares a los sitios en restauración del HNSC. Sin embargo, estos valores fueron disminuyendo conforme aumentó la rehabilitación hidrológica, lo que evidencia que la entrada de agua a los sitios en restauración mejora la densidad del suelo, facilitando la regeneración de especies y el almacenamiento de carbono (Pérez *et al.* 2017; Teutli *et al.* 2019). Las diferencias de estructura entre los manglares del Golfo de Nicoya, se relacionan con las variables ambientales como la salinidad, el hidroperíodo, la densidad aparente, los nutrientes y los impactos antrópicos (Rincón *et al.* 2020).

V.3 Estimación del carbono almacenado

La estimación de C aéreo para el HNSC, coincide con lo estimado para todo el Golfo de Nicoya (Cifuentes *et al.* 2014). De igual forma, la heterogeneidad morfológica y fisiográfica, la intrusión salina, más la dinámica de las mareas, inciden en la estructura horizontal y vertical de los manglares (Cifuentes *et al.* 2014). Estas diferencias se deben al efecto de la acuicultura en la estructura del manglar (BIOMARCC 2012; López *et al.* 2017), lo cual ha generado modificaciones en las condiciones ambientales de los sitios (Agraz *et al.* 2019). La recuperación de áreas degradadas desempeña una función muy importante ante el cambio climático y ante la vulnerabilidad de las comunidades costeras frente a eventos meteorológicos (BIOMARCC 2012; Cifuentes *et al.* 2014; Flores 2017).

Por su parte el C aéreo del HEPMA fue 2,4 veces mayor que el valor regional para el Golfo, debido al desarrollo estructural de los árboles (Manrow y Vílchez 2012; Cifuentes *et al.* 2014; Bautista *et al.* 2018). Además, es 1,4 veces mayor al promedio encontrado en el Humedal Térraba Sierpe, donde BIOMARCC (2012), reportó diferencias significativas entre sitios debido a una gradiente latitudinal entre las bocas del río Sierpe y Térraba. Sin embargo, ese estudio recomienda utilizar ecuaciones alométricas locales, ya que influyen en el resultado del carbono epigeo, aunque, se ha encontrado que las relaciones alométricas de una especie no difiere entre sitios (Bautista *et al.* 2018) y que la densidad de la madera es el factor determinante (Komiyama *et al.* 2008).

En estudios regionales, la variabilidad de carbono se debe a la densidad y diámetro de los árboles (Manrow y Vílchez 2012; Kauffman *et al.* 2014; Agudelo *et al.* 2015; Flores 2017; Kauffman *et al.* 2017; Merecí *et al.* 2021; Rodríguez 2017), también influyen la composición florística, las variables ambientales, las prácticas de manejo y las modificaciones en los regímenes hidrológicos (Bautista *et al.* 2018). Asimismo, hay una relación con las variables climáticas como la temperatura, radiación solar, precipitación y frecuencia de tormentas (Komiyama *et al.* 2008). Las estimaciones del carbono epigeo en este estudio coinciden con las reportadas para Costa Rica (BIOMARCC 2012; Manrow y Vílchez 2012; Cifuentes *et al.* 2014;) y se asemejan a estimaciones en Latinoamérica (Kauffman *et al.* 2014; Herrera *et al.* 2015; Flores 2017; Kauffman *et al.* 2017; Rodríguez 2017; Bautista *et al.* 2018; Ochoa *et al.* 2020) y al promedio mundial (Alongi 2009).

Los resultados del almacenamiento de carbono en el suelo fueron mayores (hasta los 2 m de profundidad) en el HNSC que en HEPMA. Estos resultados se encuentran dentro de los intervalos reportados previamente para el Golfo de Nicoya (Cifuentes *et al.* 2014; Hernández *et al.* 2018), y para la región (BIOMARCC 2012; Manrow y Vílchez 2012; Alongi 2014; Kauffman *et al.* 2014; Flores 2017; Merecí *et al.* 2021). Hernández *et al.* (2018) y Pérez *et al.* (2018) mencionan que las variaciones en la acumulación de sedimentos y tasa de carbono están influenciadas por una combinación de factores locales como la geomorfología, el hidroperíodo, la salinidad, la dinámica de las mareas y la influencia antropológica. Estos factores pueden explicar la variabilidad del carbono encontrado (Pérez *et al.* 2018).

Asimismo, la concentración de carbono aumenta con la profundidad debido a que la baja densidad aparente es reflejo de mayor contenido de materia orgánica (BIOMARCC 2012). En el HEPMA se observó que los periodos de inundación son más cortos o están relacionados a eventos de marea extraordinarios, generando procesos óxicos, donde los microorganismos realizan una completa

oxidación del dióxido de carbono. De igual forma, los hoyos generados por cangrejos facilitan el intercambio de oxígeno permitiendo la degradación de la materia orgánica (Merecí *et al.* 2021).

Por otra parte, las diferencias en las concentraciones de carbono de las áreas de manglar y las camaroneras en proceso de restauración están influenciadas por el material alóctono que ingresa al ecosistema (Merecí *et al.* 2021), debido al hidroperíodo (Pérez *et al.* 2017). De igual manera, las variables ambientales inciden en el crecimiento de biomasa (Zaldívar *et al.* 2010; Agraz, *et al.* 2019; Mira *et al.* 2019; Teutli *et al.* 2019;) y en la capacidad de secuestro de carbono (Komiyama *et al.* 2008). El potencial de almacenamiento de carbono puede verse afectado por los efectos antropogénicos (Pérez *et al.* 2018) derivados por actividades como la acuicultura, cultivos de caña y ganadería que amenazan las áreas de manglar del HNSC y HEPMA. Cuando se degradan o se convierten a otros usos de la tierra, el carbono del sedimento se desestabiliza o se expone al oxígeno, y la actividad microbiana aumenta, liberando grandes cantidades de gases de efecto invernadero a la atmósfera (Alongi *et al.* 2004; Alongi *et al.* 2005; Canadell *et al.* 2007; Pendleton *et al.* 2012; Kauffman *et al.* 2014; Pérez *et al.* 2018; Sidik *et al.* 2019).

La conversión de manglar a cultivos agrícolas como caña, representó la pérdida del 72% del carbono encontrado en el manglar del HEPMA hasta un metro de profundidad (Cifuentes *et al.* 2014; Kauffman *et al.* 2017). Cifuentes *et al.* (2014), reportaron que la conversión a otros usos de suelo como la acuicultura y la producción sal representaron pérdidas del 92% de las existencias de carbono. La restauración de áreas degradadas (camaroneras y salineras) juega un papel importante ante el cambio climático en la provisión de servicios ecosistémicos de captura y secuestro de carbono (Cifuentes *et al.* 2014; Kairo *et al.* 2001; Sidik *et al.* 2019; Barbier *et al.* 2008). La recuperación de estas áreas representó entre el 17% y 51% del carbono registrado en el primer perfil del suelo, y entre el 45% al 65% hasta dos metros de profundidad en las áreas de manglar del HNSC.

Esto coincide con algunos trabajos de la región (Cifuentes *et al.* 2014; Kauffman *et al.* 2014; Kauffman *et al.* 2017). Por lo tanto, la recuperación de estas áreas degradadas, representa un gran potencial en el almacenamiento de gases de efecto invernadero (IPCC 2011; Cifuentes *et al.* 2014; Kauffman *et al.* 2017; Merecí *et al.* 2021).

VI. Conclusiones

El HEPMA fue menos denso y de mayor estructura que el HNSC porque presentó menor exposición a salinidad causado por mayor ingreso de agua dulce al ecosistema, lo cual, favorece en los procesos de sucesión ecológica, sin embargo, presentó sedimentación por la modificación de los cauces en la cuenca media del Río Aranjuez; mientras que los de HNSC han sido afectados por la extracción de sal y producción de camarón, situaciones que limitan el desarrollo estructural del manglar.

En las áreas degradadas de los manglares del HEPMA y HNSC, el cambio de uso de suelo causó variaciones en el ingreso de las mareas y en el hidroperíodo, alterando la salinidad, la densidad aparente, el potencial redox y el nitrógeno de los manglares. En las áreas de manglar de referencia no se presentaron factores antropogénicos que influyeran en su desarrollo, ya que no se modificó el ingreso y circulación de las aguas, lo que evidencia que el mantenimiento del hidroperíodo favorece su regeneración y conservación.

La baja densidad del suelo de las áreas de manglar del HNSC, producto de la recepción de materia orgánica a través del hidroperíodo, favoreció que este manglar almacenara mayor contenido de carbono en el sedimento comparado al HEPMA; lo contrario sucedió en las áreas con mangle enano donde la alta compactación y la ausencia del hidroperíodo influyeron en una menor concentración del carbono. La recuperación de las áreas degradadas con regeneración representó una ganancia del 51% al 65% en carbono, debido al restablecimiento del hidroperíodo, que ha disminuido la densidad aparente. Por lo tanto, la priorización de intervenciones en áreas degradadas representa un potencial para el almacenamiento del carbono contribuyendo en la mitigación y adaptación al cambio climático.

VII. Referencias bibliográficas

- Agraz, C.H; Osti, J; Jiménez, J; García, C; Arana, R; Chan, E; González, L; Rodríguez, A. 2007. Restauración con manglar: Criterios y técnicas hidrológicas, de reforestación y forestación (en línea). Campeche, México. 132 p. Consultado 12 ago. 2021. Disponible en <https://www.worldcat.org/title/restauracion-con-manglar-criterios-y-tecnicas-hidrologicas-de-reforestacion-y-forestacion/oclc/301820564>
- Agraz, C.H; Osti, J.S; Reyes, J.C; Chan, C; Conde, K.P; Díaz, G.E; Ebenezer, H.M; Apity, E; Chevez, A; Cortés, AG; Martha, M; Díaz, C; Estrada, S; Varagas, J.S; Fallas, A; Ignacio, E; Rivera, J.W. 2019. Proyecto piloto de restauración ecológica y captura de carbono y emisiones de metano en los manglares de Costa Rica y Benín. Informe Técnico Científico. San José, Costa Rica.
- Agraz, C.H; Chan, C.K; Muñiz, R.S; Pérez, R.B; Osti, J.S; Gutiérrez, E.A; Reyes, J.C; May, L.C; Conde, J.M; Ruiz, J.H. 2019. Relationship between blue carbon and methane and the hydrochemistry of mangroves in southeast México (en línea). *Applied Ecology And Environmental Research* 18 (1):1091-1106. Consultado 20 setp. 2021. Disponible en http://dx.doi.org/10.15666/aeer/1801_10911106
- Agudelo, C.M; Bolívar, J; Polanía, J; Urrego, L.E; Yepes, A; Sierra, A. 2015. Estructura y composición florística de los manglares de la bahía de Cispatá, Caribe colombiano (en línea). *Biología tropical* 63 (4):1137-1147. Consultado 07 ago. 2020. Disponible en <https://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v63n4/0034-7744-rbt-63-04-01137.pdf>
- Alfaro, L.S; Barquero, D.S; Fonseca, A; Montoya, R. S; Morales, V.C; Ramírez, D.A. 2015. Vegetation structure and composition of mangrove Palo Seco Quepos, Costa Rica (en línea). *UNED Research Journal* 7(2): 325-332. Consultado 13 nov. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.22458/urj.v7i2.1161>
- Alongi, D.M; Sasekumar, A; Chong, VC; Pfitzer, J; Trott, LA; Tirendi, F; Dixon, P; Brunskill, GJ. 2004. Sediment accumulation and organic material flux in a managed mangrove ecosystem: estimates of land–ocean–atmosphere exchange in peninsular Malaysia (en línea). *Marine Geology* 208: 383-402. Consultado 22 ago. 2020. Disponible en DOI: <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2004.04.016>.
- Alongi, D.M; Pfitzner, J; Trott, LA; Tirendi, F; Dixon, P; Klumpp, DW. 2005. Rapid sediment accumulation and microbial mineralization in forests of the mangrove *Kandelia candel* in the Jiulongjiang Estuary, China (en línea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63(4):605-618. Consultado 22 may. 2020. Disponible en DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.004>.
- Alongi, DM. 2009. The energetics of mangrove forest (en línea). Townsville, Australia. 216 p. Consultado 13 sept. 2020. Disponible en DOI: 10.1007/978-1-4020-4271-3.
- Alongi, DM. 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests (en línea). *Annual Review of Marine Science* 6:195–219. Consultado 24 ago. 2020. Disponible en DOI: 10.1146/annurev-marine-010213-135020.
- Alvarez Sanchez, L.M. 2018. Comparación de los bosques de manglar y catival en la fijación de carbono en el Caribe Sur, Costa Rica (en línea). Tesis Lic. Heredia, Costa Rica. Consultado 28 nov. 2021. Disponible en <https://repositorio.una.ac.cr/handle/11056/18783>
- Anderson, MJ. 2008. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance (en línea). *Austral Ecology* 26 (1): 32-46. Consultado 27 nov. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>

- Arroyo, L; Ugalde, M.S; Méndez, R.Ch; Salazar, V. 1996. Diagnostico para la evaluación de tierras den la cuenca del Río Aranjuez (en línea). San José, CR. Departamento de suelos y evaluación de tierras, Ministerio de Agricultura y Ganadería. 45 p. Informe diagnóstico P10-5849. Consultado 12 oct. 2021. Disponible en <http://www.mag.go.cr/bibliotecavirtual/P10-5849.pdf>
- Barbier, EB; Koch, EW; Silliman, BR; Hacker, SD; Wolanski, E; Primavera, J; Granek, EF; Polasky, S; Aswani, S; Cramer, LA; Stoms, DM; Kennedy, CJ; Bael, D; Kappel, C V.; Perillo, GME; Reed, DJ. 2008. Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values (en línea). *Science* 319 (5861):321-323. Consultado 26 ene. 2020. Disponible en DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1150349>.
- Barrantes, RML; Cerdas, AS. 2014. Distribución espacial de las especies de mangle y su asociación con los tipos de sedimentos del sustrato, en el sector estuarino del Humedal Nacional Térraba-Sierpe, Costa Rica (en línea). *Revista Biología Tropical* 63 (1): 47-60. Consultado 16 sept. 2020. Disponible en DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i1.23094>.
- Bautista, ALO; Mendoza, MC; Rodriguez, JC; Colado, CEA; Robles, CAZ; Meling, AEL. 2018. Above-ground biomass and carbon sequestration in mangroves in the arid area of the northwest of Mexico: Bahía del Tóbari and Estero El Sargento, Sonora (en línea). *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 24(3): 387-403. Consultado 26 may. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2018.02.020>
- BIOMARCC-SINAC-GIZ. 2012. Evaluación de carbono en el Humedal Nacional Térraba-Sierpe (en línea). San José-Costa Rica. 26 p. Consultado 23 ago. 2020. Disponible en http://reddcr.go.cr/sites/default/files/centro-de-documentacion/biomarcc_et_al_2012-_evaluaci_n_de_c_en_el_humedal_nacional_t_rraba-sierpe.pdf
- Calderón, C; Aburto, O; Ezcurra, E. 2009. El valor de los manglares (en línea). CONABIO. *Biodiversitas* 82 (1): 1-6. Consultado 21 sept. 2020. Disponible en <https://es.scribd.com/document/427056535/El-Valor-de-Los-Manglares>
- Canadell, JG; Le Quére, C; Raupach, MR; Field, CB; Buitenhuis, ET; Ciais, P; Conway, TJ; Gillett, NP; Houghton, RA; Marland, G. 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks (en línea). *PNAS* 104 (4): 18866-18870. Consultado 29 ago. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1073/pnas.0702737104>
- Ceesay, A; Hypolite, N; Njie, E; Wolff, M; Koné, T. 2017. Mangrove vegetation dynamics of the Tanbi Wetland National Park in the Gambia (en línea). *Environment and Ecology Research* 5(2): 145-160. Consultado 16 nov. 2021. Disponible en DOI: 10.13189/eer.2017.050209
- Cifuentes, 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 (en línea). Turrialba, Costa Rica. CATIE. 40 p. Informe final. Consultado 2 feb. 2020. Disponible en http://reddcr.go.cr/sites/default/files/centro-de-documentacion/cifuentes_et_al_2014_-_din_mica_de_uso_de_la_tierra_y_potencial_de_mitigaci_n_de_los_manglares_del_golfo_de_nicoya.pdf
- Cifuentes, M; Brenes, C; Leandro, P; Molina, O; Romero, TE; Torres, DG; Velásquez, SM. 2018. Manual centroamericano para la medición de carbono azul en manglares (en línea). Turrialba, Costa Rica. CATIE. 92 p. Serie técnica. Informe técnico no 141. Consultado 5 may. 2020. Disponible en https://labmeh.catie.ac.cr/wp-content/uploads/2018/02/Cifuentes-et-al-2018-Manual_CarbonoAzul.pdf
- Chan, C.K. 2007. Efectos de la salinidad estuarina sobre la remoción de los nutrientes en Plántulas de *Rhizophora mangle* bajo condiciones experimentales (en línea). Tesis M Sc. Puebla, México.

Consultado 13 oct. 2021. Disponible en https://epomex.uacam.mx/view/download?file=13/adjuntos/JAINA25_2.pdf&tipo=paginas

- Chan, C.K; Agraz, C.H; Muñiz, R.S; Posada, G.V; Osti, A.S; Reyes, J.C; Conde, K.M; Vega, B.S. 2018. Ecophysiological Response of Rhizophora mangle to the Variation in Hydrochemistry during Five Years along the Coast of Campeche, México (en línea). *Diversity* 10 (1):9. Consultado 13 oct. 2021. Disponible en doi:10.3390/d10010009
- Cohen, MCL; Lara, RJ; Szlafsztein, C; Dittmar, T. 2004. Mangrove inundation and nutrient dynamics from a GIS perspective (en línea). *Wetlands Ecology and Management* 12 (1): 81-86. Consultado 19 jun. 2020. Disponible en DOI: 10.1023/B:WETL.0000021668.25445.41
- Costa, P; Dórea, A; Mariano, E.N; Barros, F. 2015. Are there general spatial patterns of mangrove structure and composition along estuarine salinity gradients in Todos os Santos Bay? (en línea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 166 (Part A): 83-91. Consultado 12 nov. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.08.014>
- Cronk, J.K; Fennessy, M.S. 2001. *Wetland Plants Biology and Ecology* (en línea). New York, E.E.U.U. 439p. Consultado 17 ago. 2021. Disponible en https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=fU7MBQAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP6&dq=cronk&ots=9wejw93byx&sig=Jl4Q5XhLs_hVcU-gQymBR4_S4JE#v=onepage&q=cronk&f=false
- Donato, DC; Kauffman, JB; Murdiyarto, LD; Kurnianto, S; Stidham, M; Kanninen, M. 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics (en línea). *Nature geoscience* 4(5):293-297. Consultado 10 sept. 2020. Disponible en DOI: 10.1038/ngeo1123
- Echeverría, S.A; Ceballos, R.P; Zaldivar, A.J; Canales, J.D; Brito, R.P; Merino, M.I; Vovides, A. 2019. Regeneración natural de sitios de manglar degradado en respuesta a la restauración hidrológica (en línea). *Madera y Bosques* 25 (1): e2511754. Consultado 29 nov. 2021. Disponible en doi: 10.21829/myb.2019.2511754
- Flores, FV; Moreno, PC; Agraz, CMH; López, HR; Benítez, DP; Travieso, ACB. 2007. La topografía y el hidroperíodo: Dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros (en línea). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80S: S33-S47. Consultado 25 jun. 2020. Disponible en DOI: 10.17129/botsci.1755
- Flores, A. 2017. Optimización espacial para la restauración ecológica de manglares en el Parque Nacional Blanca Jeannette Kavas Fernández, Honduras (en línea). Tesis M. Sc. Turrialba, Costa Rica. Consultado 25 nov. 2021. Disponible en <https://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/handle/11554/8614>
- Giri, C; Ochieng, E; Tieszen, 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 (en línea). *Global Ecology and Biogeography* 20(1): 154–159. Consultado 23 ago. 2020. Disponible en DOI: 10.1111 / j.1466-8238.2010.00584.x
- Granado, R; Pinto, LCN; Nunes, AFF; Voloch, CM; Lira, CF. 2018. Assessing Genetic Diversity after Mangrove Restoration in Brazil: Why Is It So Important? (en línea). *Diversity* 10 (2): 1-14. Consultado 21 sept. 2020. Disponible en DOI: 10.3390/d10020027
- Gómez Canseco, R. 2016. Diversidad y estructura horizontal del manglar en ocho localidades del estado de Colima, México (en línea). Tesis Ing. For. Coahuila, México. Consultado 20 nov. 2021. Disponible en <http://repositorio.uaaan.mx:8080/xmlui/handle/123456789/8125>

- Herrera, J; Teutli, C. 2017. Carbono azul, manglares y políticas públicas (en línea). Elementos para políticas públicas 1 (1): 43-52. Consultado 2 feb. 2020. Disponible en <http://www.elementospolipub.org/ojs/index.php/epp/article/view/4>
- Herrera, J.S; Teutli, C.H; Zaldívar, C.J; Pérez, R.C; Cortés, O.B; Osorio, I.M; Ramírez, J.R; Caamal, J.S; Andueza, M.B; Torres, R; Hernández, H. A. 2014. Programa regional para la caracterización y el monitoreo de ecosistemas de manglar del Golfo de México y Caribe Mexicano: Península de Yucatán (en línea). Mérida, México. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida, Departamento de Recursos del Mar. 263 p. Informe final del Proyecto FN009. Consultado 15 nov. 2021. Disponible en <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfFN009.pdf>
- Herrera, J.S; Camacho, A.R; Pech, E; Pech, M; Ramirez, J; Teutli, C.H. 2015. Dinámica del carbono (Almacenes y flujos) en manglares de México (en línea). Terra Latinoamericana 34: 61-72. Consultado 01 dic. 2021. Disponible en http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-57792016000100061
- Hernández, M.B; Costanza, R; Cifuentes, M.J. 2018. Valoración económica de los servicios ecosistémicos provistos por los manglares del Golfo de Nicoya (en línea). San José. Costa Rica. Conservacion Internacional. Consultado 18 nov. 2021. Disponible en http://www.sinac.go.cr/ES/docu/Inventario%20Nacional%20Humedales/Servicios%20Ecosist%C3%A9micos%20Manglar_2018.pdf
- Howard, J; Hoyt, S; Isensee, K; Telszewski, M; Pidgeon, E (eds.). 2014. Coastal blue carbon: methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrasses (en línea). Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature. Arlington, Virginia, USA. Consultado 07 ago. 2020. Disponible en <http://www.cifor.org/knowledge/publication/5095/IPCC> (Intergovernmental Panel on Climate Change, Switzerland). 2001. Climate Change 2001: Synthesis report: Summary for policymakers (en línea). Switzerland, Venezuela, Canada, Australia. 83 p. Consultado 13 jun. 2020. Disponible en <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/wg1ts.pdf>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, Switzerland). 2014. AR5 Climate Change 2014: Impacts, adaptation and vulnerability (en línea). Ginebra, Switzerland. 94 p. Consultado 22 jun. 2020. Disponible en https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WGIAR5-TS_FINAL.pdf
- Jiménez, J; Soto, R. 1985. Patrones regionales en la estructura y composición florística de los manglares de la Costa Pacífica de Costa Rica (en línea). Revista de Biología Tropical 33 (1): 25-37. Consultado 01 oct. 2021. Disponible en <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24470>
- Kairo, JG; Dahdouh, FG; Bosire, J; Koedam, N. 2001. Restoration and management of mangrove systems - a lesson for and from the East African region (en línea). South African Journal of Botany 67(3):383-389. Consultado 2 feb. 2020. Disponible en DOI: [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)31153-4](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31153-4)
- Kathiresan, K; Bingham, B. 2001. Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems (en línea). Advances in Marine Biology. 40: 81-251. Consultado 22 ago. 2020. Disponible en [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(01\)40003-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(01)40003-4)
- Kathiresan, K. 2012. Importance of Mangrove Ecosystem (en línea). International Journal of Marine Science 2 (10): 70:89. Consultado 27 ago. 2020. Disponible en doi: 10.5376/ijms.2012.02.0010
- Kauffman, JB; Donato, DC; Adame, MF. 2013. Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares (en línea). Bogor, Indonesia. 37 p.

Consultado 2 ago. 2020. Disponible en http://www.cifor.org/publications/pdf_files/WPapers/WP117Kauffman.pdf

- Kauffman, JB; Heider, C; Norfolk, J; Payton, F. 2014. Carbon stocks of intact mangroves and carbon emissions arising from their conversion in the Dominican Republic (en línea). *Ecological Applications* 24(3):518-527. DOI: <https://doi.org/10.1890/13-0640.1>.
- Kauffman, JB; Arifanti, VB; Hernández, HT; Jesús, MG; Norfolk, J; Cifuentes, M; Hadriyanto, D; Murdiyarso, D. 2017. The jumbo carbon footprint of a shrimp: carbon losses from mangrove deforestation (en línea). *Frontiers in Ecology and the Environment* 15 (4): 183-188. Consultado 22 nov. 2021. Disponible en DOI: 10.1002/fee.1482.
- Kjerfve, B; Drude, L.L; Rezende, C.E; Coelho, A.O. 1999. Hydrological and hydrogeochemical variations in mangrove ecosystems (en línea). Xalapa, México. 380 p. Consultado 16 oct. 2021. Disponible en <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.624.2060&rep=rep1&type=pdf>
- Kristensen, E; Bouillon, S; Dittmar, T; Marchand, C. 2008. Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review (en línea). *Aquatic botany* 89 (1): 201-219 Consultado 30 ago. 2020. Disponible en 10.1016 / j.aquabot.2007.12.005
- Kuenzer, C; Bluemel, A; Gebhardt, S; Vo, TQ; Dech, S. 2011. Remote Sensing of Mangrove Ecosystems: A Review (en línea). *Remote Sensing* 3(5): 878-928. Consultado 29 ago. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.3390/rs3050878>
- Lake, PS. 2001. On the maturing of restoration: Linking ecological research and restoration (en línea). *Ecological Management y Restoration* 2 (2): 110-115. Consultado 17 ago. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1046/j.1442-8903.2001.00074.x>
- Linares, J.L; Burgos, E.B; Milla, S. 2011. Estudio florístico estructural de especies de manglar de laguna de Guaimoreto. Reporte. Colon, Honduras. 22 p.
- López, J. P; Lewis, R.R Saneger, P; Rovai, A; Joedam, N; Dahdouh, FG; Agraz, C.H; Rivera, V.M. (2017). Mangrove Forest Restoration and Rehabilitation. In: *Mangrove Ecosystems: A global biogeographic perspective*. 301-345 p. Consultado 12 oct. 2021. Disponible en https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4_10
- Loría, M; Samper, J.V; Cortés, J. 2014. Complejidad estructural y composición de especies de Potrero Grande y manglares de Santa Elena en el Parque Nacional Santa Rosa, Pacífico Norte de Costa Rica (en línea). *Revista de Biología Tropical* 62 (4). Consultado 16 oct. 2021. Disponible en DOI 10.15517/RBT.V62I4.20030
- Mandujano, S; Mulero, MP; Rísquez, AV. 2017. Drones: una nueva tecnología para el estudio y monitoreo de fauna y hábitats (en línea). *Agroproductividad* 10 (10): 79-84. Consultado 28 ene. 2020. Disponible en <http://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/83/77>
- Manrow, M. Vilchez, B. 2012. Estructura, composición florística y carbono arriba del suelo en los manglares Laguna de Gandoca y Estero Moín, Limón, Costa Rica (en línea). *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 9 (23):2215-2504. Consultado 18 oct. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.18845/rfmk.v9i23.486>
- Medina, E; Cuevas, E; Popp, M; Lugo, A. E. 1990. Soil salinity, sun exposure, and growth of *Acrostichum aureum*, the Mangrove Fern. *Botanical Gazette* 151(1): 41-49. Consultado 14 nov. 2021. Disponible en <https://www.jstor.org/stable/2995279>

- Mendoza Espinosa, MR. 2012. Comparación de las estructuras de manglares de Soto la Marina, Tamaulipas y Tecmán, Colima (en línea). Tesis. Ing. For. Coahuila, México. Consultado 22 nov. 2021. Disponible en <http://repositorio.uaaan.mx:8080/xmlui/handle/123456789/8125>
- Mereci, J.G; Casanoves, F; Delgado, D; Ochoa, P; Cifuentes, M.J. 2021. Impacto f shrimp ponds on mangrove blue carbon stocks in Ecuador (en línea). *Forests* 12: 816. Consultado 14 oct. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.3390/f12070816>
- Mereles Aquino, JI. 2018. Técnicas multivariadas aplicadas al estudio de la concentración de iones en aguas del embalse de Yacyretá (en línea). Tesis M. Sc. San Lorenzo, Paraguay. Consultado 28 nov. 2021. Disponible en <http://dspace.conacyt.gov.py/xmlui/bitstream/handle/123456789/42700/Tesis-Final-JuanMerelesCorregido.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Mira, J; Urrego, L; Monsalve, K. 2019. Natural and anthropic deteminants of distribution, structure and floristic composition of mangroves in the Natural Sanguaré Reserve, Colombia. (en línea). *Revista de Biología Tropical* 67 (4):810-824. Consultado 18 ago. 2021. Disponible en DOI 10.15517/RBT.V67I4.30833
- Moreno, CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y teís SEA (en línea). Hidalgo, México. 87 p. Consultado 14 sept. 2021. Disponible en https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/31917801/Moreno__2.._1_-with-cover-page-v2.pdf?Expires=1638516297&Signature=HN8aPv5UbtO-hOss9FiTeJ2LrJ2GVQwAbsODeQ4tp1EcNHs92-RFLT7Ajl87-rY1S8ZJPhZuEcEDWMCqhHFLoLHYK2mpFHqfuHixeQpirxMFZeTAOrB7S1R2XB1GCxtwT2AfBZXUhgX-gZ6HkPzv4IZSOjuv9Jvu2D6858dsB1FI8Xn3f-rK5E158EP76kRf5IWhwN7LeZbE9DS9Z1n13nXiv9-GUvU5h0-j2rE421QINu-uO5XCoBJwZ~SR9XI7ErOrFJHbFLrBGe~i4YHx~GXyT19HKCXpCBMzy5adpCwKs6PVBlo4bQlItKPenvevUXg~lw7zlwS3DWdwv2U61g__&Key-Pair-Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA
- Ochoa, J; Acosta, J; Yepez, A; Martinetto, P. 2020. Potencial del almacenamiento de carbono en suelo de los manglares del noroeste de México. *In* Simposio Internacional del Carbono México (11, 2020, México). Memoria. Xochimilco, México. Consultado 20 nov. 2021. Disponible en https://www.researchgate.net/publication/344059064_Potencial_del_almacenamiento_de_carbono_en_suelo_de_los_manglares_del_noroeste_de_Mexico
- Pendleton, L; Donato, DC; Murray, BC; Crooks, SW, Jenkins, A; Sifleet, S; Craft, C; Fourqurean, JW; Kauffman, JB; Marba, N; Megonigal, P; Pidgeon, E; Herr, D; Gordon, D; Baldera, A. 2012. Estimating Global “Blue Carbon” Emissions from Conversion and Degradation of Vegetated Coastal Ecosystems (en línea). *PLoS ONE* 7(9): e43542. Consultado 15 jun. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043542>
- Pérez, RC; Echeverría, SA; Zaldívar, AJ; Zaldívar, TJ; Herrera, JS. 2017. Contribution of microtopography and hydroperiod to the natural regeneration of *Avicennia germinans* in a restored mangrove forest (en línea). *Ciencias Marinas* 43(1): 55–67. Consultado 24 jun. 2020. Disponible en <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v43i1.2683>
- Pérez A; Libardoni BG; Sanders CJ. 2018. Factors influencing organic carbon accumulation in mangrove ecosystems (en línea). *Biology letters* 14: 20180237. Consultado 24 jun. 2020. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2018.0237>
- Poliado, B; Carpenter, K.E; Collin, L; Duke, N; Ellison, A; Ellison, J; Farnsworth; E; Fernando, E; Kathiresan, K; Koedam, N; Livingstone, S; Miyagi, T; Moore, G; Nam, V; Eong, J; Primavera, P; Salmo, S; Sanciangco, J; Sukardjo, S; Wang, Y; Hong, J. The Loss of Species: Mangrove

- Extinction Risk and Geographic Areas of Global Concern (en línea). PLoS ONE 5(4): e10095. Consultado 12 oct. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010095>
- Rico, V; Palacios, M. 1996. Salinidad y el nivel del agua como factores en la distribución de la vegetación en la cienaga del NW de Campeche, México (en línea). *Acta Botánica Mexicana* 34:53-61. Consultado 13 nov. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.21829/abm34.1996.950>
- Rincón, M. P; Infante, D.M; Moreno, P.C; Hernández, M.E; Barba, E.M; García, J.A. 2020. Distribution patterns and vegetation structure in the coastal wetland gradient in the Castaño, Chiapas, Mexico (en línea). *Revista Biología Tropical* 68(1): 242-259. Consultado 12 oct. 2021. Disponible en DOI [10.15517/RBT.V68I1.37616](https://doi.org/10.15517/RBT.V68I1.37616)
- Rodriguez, PV; Wheeler, J; Louis, V; Tansey, K; Balzter, H. 2017. Quantifying Forest Biomass Carbon Stocks from Space (en línea). *Curr Forestry Rep* 3 (1): 1–18. Consultado 17 ago. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0052-5>
- Rodriguez Hernandez, C.H. 2017. Existencias de carbono azul y la dinámica histórica de la cobertura del bosque manglar en el área conservación Sipacate Naranjo, Guatemala, Centroamérica (en línea). Tesis M. Sc. Turrialba, Costa Rica. Consultado 25 nov. 2021. Disponible en <https://repositorio.bibliotecaorton.catie.ac.cr/handle/11554/8698>
- Romañach, SS; DeAngelisb, DL; Koh, HL; Li,Y; Teh, SY; Barizan, RSR; Zhai, L. 2018. Conservation and restoration of mangroves: Global status, perspectives, and prognosis (en línea). *Ocean and Coastal Management* 154 (1): 72-82. Consultado 3 feb. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.01.009>
- Rovai, A; Twilley, R; Castañeda, E. M; Riul, P; Cifuentes, M.J; Manrow, M.V; Horta, P.A; Simonassi, J.A; Fonseca, A.L; Pagliosa, P. 2018. Global controls on carbon storage in mangrove soils (en línea). *Nature climate change* 8 (1): 534: 538. Consultado 22 oct. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0162-5>
- Samper, J.V; Silva, A.B. 2014. Structural complexity of mangroves in Playa Blanca, Escondido and Rincón de Osa, Golfo Dulce, Costa Rica (en línea). *Revista de Biología Tropical* 63 (1): 199-208. Consultado 13 nov. 2021. Disponible en DOI [10.15517/RBT.V63I1.23103](https://doi.org/10.15517/RBT.V63I1.23103)
- SER (Society for Ecological Restoration International, Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas). 2004. Principios de SER internacional sobre la restauración ecológica (en línea). Florida, EE. UU; Montpellier, Francia; Ontario, Canadá. 16 p. Consultado 30 ago. 2020. Disponible en https://cdn.ymaws.com/www.ser.org/resource/resmgr/custompages/publications/SER_Primer/ser-primer-spanish.pdf
- Sidik, F; Fernanda, AM; Lovelock, CE. 2019. Carbon sequestration and fluxes of restored mangroves in abandoned aquaculture ponds (en línea). *Journal of the Indian Ocean Region* 15(2):177-192. Consultado 5 mar. 2020. Disponible en DOI: <https://doi.org/10.1080/19480881.2019.1605659>.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Costa Rica). 2013. Reporte estadístico forestal (en línea). San José, Costa Rica. Cooperación Alemana Deutsche Zusammenarbetit, GIZ. 42 p. Informe. Consultado 12 ago. 2020. Disponible en <https://www.sirefor.go.cr/pdfs/REPORTE-ESTADISTICO-FORESTAL-2013.pdf>
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Costa Rica). 2016. Plan General de Manejo de los ecosistemas de humedal, ubicados entre Chomes, Provincia de Puntarenas y San Buenaventura, Colorado de Abangares, Guanacaste (en preparación). Costa Rica. 109 p
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Costa Rica). 2019. Estrategia regional para el manejo y conservación de los Manglares en el Golfo de Nicoya -Costa Rica- 2019-2030 (en

línea). San José, Costa Rica. Programa Nacional de Humedales, SINAC. 46 p. Estrategia. Consultado 27 jul. 2020. Disponible en http://www.sinac.go.cr/ES/docu/Inventario Nacional Humedales/Estrategia regional para el manejo y conservación de los manglares del Golfo de Nicoya VF_13022019.pdf.

SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Costa Rica). 2020. SINAC: Áreas de Conservación (en línea, sitio web). Consultado 12 ago. 2020. Disponible en <http://www.sinac.go.cr/ES/ac/Paginas/default.aspx>.

Soto, R; Jiménez, J. 1982. Análisis fisonómico estructural del manglar de Puerto Soley, La Cruz, Guanacaste, Costa Rica (en línea). *Revista Biología Tropical* 30(2):161-168. Consultado 15 nov. 2021. Disponible en <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/25240>

Suárez, JA; Urrego, LE; Osorio, A; Ruiz, HY. 2015. Oceanic and climatic drivers of mangrove changes in the Gulf of Urabá, Colombian Caribbean (en línea). *Latin American Journal of Aquatic Research* 43(5):972-985. Consultado 14 sept. 2020. Disponible en DOI: 10.3856/vol43-issue5-fulltext-17

Teutli, C.H; Herrera, J.S; Comín, F.A; Menéndez, M.L. 2019. Nurse Species could facilitate the recruitment of mangrove seedlings after hydrological rehabilitation (en línea). *Ecological Engineering* 130:263-270. Consultado 15 oct. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.07.030>

Teutli, C.H; Herrera, J.A.S; Cisneros, J.C; Román, R.C. 2020. Guía para la restauración ecológica de manglares: Lecciones aprendidas (en línea). México. 42 p. Consultado 22. sept. 2020. Disponible en http://pmcarbono.org/pmc/biblioteca/guia_restauracion.php?fbclid=IwAR25HIBP34VUSWPCIVxiRZabBO4i0w280mrW9Z8IsoXe-n0auJROdaNKifA

Twilley, RR; Rivera, VHM. 2005. Developing performance measures of mangrove wetlands using simulation models of hydrology, nutrient biogeochemistry, and community dynamics (en línea). *Journal of Coastal Research* 40: 79-93. Consultado 21 jun. 2020. Disponible en https://www.researchgate.net/publication/254593611_Developing_performance_measures_of_mangrove_wetlands_using_simulation_models_of_hydrology_nutrient_biogeochemistry_and_community_dynamics

Torres, J.R; Infante, D.M; Sánchez, A.J; Espinoza, A.T. 2017. Atributos estructurales, productividad (hojarasca) y fenología del manglar en la laguna Mecoacán, Golde México (en línea). *Revista de Biología Tropical* 65 (4): 1592-1608. Consultado 14 nov. 2021. Disponible en DOI 10.15517/RBT.V65I4.26653

Urrego, L. E; Molina, E.C; Suárez, J. A. 2014. Environmental and anthropogenic influences on the distribution, structure, and floristic composition of mangrove forests of the Gulf of Urabá (Colombian Caribbean) (en línea). *Aquatic Botany* 114: 42-49. Consultado 26 oct. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.12.006>

Vargas Fonseca, E. 2015. Capacidad de regeneración natural del bosque de manglar del estero Tortuga, Osa, Puntarenas, Costa Rica (en línea). *Revista de Biología Tropical* 63 (1): 209-218. Consultado 16 nov. 2021. Disponible en <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i1.23104>

Valiela, I; Elmstrom, E; Lloret, J; Stone, T; Camilli, L. 2018. Tropical land-sea couplings: Role of watershed deforestation, mangrove estuary processing, and marine inputs on N fluxes in coastal Pacific Panama (en línea). *Science of the Total Environment* 630: 126-140. Consultado 12 nov. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.189>

- Vovides, A; Bashan, Y; Lopez, J.P; Guevara, R. 2011. Nitrogen fixation in preserved, reforested, naturally regenerated and impaired mangroves as an indicator of functional restoration in mangroves in an arid region of México (en línea). *Restoration Ecology* 19 (201): 236-244. Consultado 17 oct. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00713.x>
- Ward, R; Friess, D; Day, R; Mackenzie, R. 2016. Impacts of climate change on mangrove ecosystems: a region-by-region overview (en línea). *Ecosystem Health and sustainability* 2:4. Consultado 18. Nov. 2021. Disponible en <https://doi.org/10.1002/ehs2.1211>
- Yaney, AK; Santidrián, PT; Marshal, JM; Paladino, FV. 2019. Using Unmanned Aerial Systems (UAS) to assay mangrove estuaries on the Pacific coast of Costa Rica (en línea). *PLoS ONE* 14 (6): e0217310. Consultado 28 ene. 2020. Disponible en <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217310>
- Yáñez, AA; Day, JW; Twilley, RR; Day, RH. 2014. Manglares: ecosistema centinela frente al cambio climático, Golfo de México (en línea). *Madera y Bosques* 20(1):39-75. Consultado 27 jun. 2020. Disponible en <http://www.scielo.org.mx/pdf/mb/v20nspe/v20nspea3.pdf>
- Zaldívar, MAJ; Herrera, JAS; Teutli, CH; Comín, FA; Andrade, JL; Coronado, CM; Pérez, RC. 2010. Conceptual framework for mangrove restoration in the Yucatán Peninsula (en línea). *Ecological Restoration* 28 (3): 333-342. Consultado 26 jun. 2020. Disponible en DOI: 10.3368 / er.28.3.333
- Zamora, P.T; Cortés, J. 2009. Los manglares de Costa Rica: el Pacífico norte (en línea). *Revista de Biología Tropical* 57 (3): 473-488. Consultado 12 oct. 2021. Disponible en https://tropicalstudies.org/rbt/attachments/volumes/vol33-1/05_Jimenez_Manglares.pdf

VIII. Anexos

Cuadro 12. Existencias de carbono por componente del ecosistema (MgC/ha) en los sitios en proceso de restauración del Humedal Nispero-San Buenaventura-Colorado del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Variables	Estanques Regeneración Media (MgC/ha)	Estanques Suelo desnudo Media (Mg/ha)	Promedio Media (Mg/ha)	Manglar enano Media (Mg/ha)
Árboles	-	-	-	0
Regeneración	1.94 ± 0.9	-	0.95 ± 0.45	0.14 ± 0.04
Raíces	1.32 ± 0.66	-	0.66 ± 0.33	-
Madera caída	-	-	-	-
Sedimento 1 m	150.98 ± 23.76	106.25 ± 31.43	126.72 ± 22.13	52.31 ± 6.69
Sedimento 2 m	319.01 ± 49.04	225.65 ± 64.87	269.90 ± 45.48	-
Carbono total 1 m	154.23 ± 24.09	106.25 ± 31.86	128.33 ± 22.37	52.46 ± 6.71
Carbono total 2 m	322.26 ± 49.56	225.65 ± 65.56	271.51 ± 45.74	-