UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DOCTORADO EN CIENCIAS EN AGRICULTURA MULTIFUNCIONAL PARA EL DESARROLLO SOSTENIBLE

EL CARBONO AZUL EN MANGLARES: CONTRIBUCIÓN A SU ESTUDIO EN MARISMAS NACIONALES

TESIS

Que como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN AGRICULTURA MULTIFUNCIONAL PARA EL DESARROLLO SOSTENIBLE

Presenta:

ELISEO HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ

Bajo la supervisión del:

Dr. Eduardo Valdés Velarde

APROBADA

Chapingo, Texcoco, Estado de México, noviembre de 2026

EL CARBONO AZUL EN MANGLARES: CONTRIBUCIÓN A SU ESTUDIO EN MARISMAS NACIONALES

Tesis realizada por **ELISEO HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ** bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN AGRICULTURA MULTIFUNCIONAL PARA EL DESARROLLO SOSTENIBLE

DIRECTOR: **DR. EDUARDO VALDÉS VELARDE**

ASESOR: **DR. SAÚL UGALDE LEZAMA**

ASESOR: **DR. SERGIO ROBERTO MÁRQUEZ BERBER**

ASESOR: **DR. GIOVANNI ÁVILA FLORES**

LECTOR EXTERNO: **DR. CLAUDIO ROMERO DÍAZ**

CONTENIDO

1 INTRODUCCIÓN GENERAL 1

1.1 Preguntas de investigación 6

1.2 Objetivos 6

1.3 Hipótesis 7

1.4 Presentación 8

1.5 Literatura citada 10

2 GLOBAL TRENDS IN BLUE CARBON RESEARCH IN MANGROVES 17

2.1 Abstract 17

2.2 Introduction 18

2.3 Materials and methods 18

2.4 Results and discussion 19

2.5 Conclusions 26

2.6 References 26

3 ESTRUCTURA FORESTAL Y CARBONO ARBÓREO EN MANGLARES BAJO DIFERENTES FACTORES DE CAMBIO EN MARISMAS NACIONALES 31

3.1 Abstract 31

3.2 Resumen 32

3.3 Introducción 33

3.4 Materiales y métodos 34

3.5 Resultados 39

3.6 Discusión 48

3.7 Agradecimientos 56

3.8 Referencias 56

4 ALMACENES ELEMENTALES Y ESTEQUIOMETRÍA C:N:P EN SUELOS DE MANGLAR BAJO DIFERENTES FACTORES DE CAMBIO EN MARISMAS NACIONALES 71
4.1 Resumen 71
4.2 Abstract 72
4.3 Introducción 73
4.4 Materiales y métodos 74
4.5 Resultados 79
4.6 Discusión 87
4.7 Conclusiones 93
4.8 Financiación, potenciales conflictos de interés y agradecimientos 94
4.9 Referencias 94
5 CONCLUSIONES GENERALES 104

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Authors who produced the highest number of publications on carbon in mangroves during the 1986-2023 period..... 22
Cuadro 2. Most cited articles in research on blue carbon in mangroves during the 1986-2023 period..... 22
Cuadro 3. Most productive journals in blue carbon research in mangroves during the period 1986-2023..... 23
Cuadro 4. Caracterización de los factores de cambio en los sitios de muestreo de manglar en Marismas Nacionales, Nayarit. 36
Cuadro 5. Valores de mediana de los atributos dasométricos por factor de cambio y especie en manglares de Marismas Nacionales, Nayarit. 40
Cuadro 6. Índices de estructura forestal en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit. 44
Cuadro 7. Índices de diversidad arbórea en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit. 46
Cuadro 8. Significancia del índice de heterogeneidad H´ entre manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit. 46
Cuadro 9. Características fisicoquímicas del agua intersticial en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México. 80
Cuadro 10. Densidad aparente y almacenes de carbono orgánico, nitrógeno y fósforo totales en suelos de manglar bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México. 81
Cuadro 11. Relaciones estequiométricas (C:N, C:P, N:P) en suelo de manglar bajo diferentes factores en Marismas Nacionales, Nayarit, México. 85

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Historical global scientific production and research areas on carbon in mangroves during the period 1986-2023 20

Figura 2. Countries that published on carbon in mangroves during the period 1986-2023 21

Figura 3. Co-occurrence network map based on articles related to carbon in mangroves during the period 1986-2023 25

Figura 4. Overlay map of the co-occurrence network based on articles related to carbon in mangroves during the period 1986-2023 26

Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio y de los sitios de muestreo en Marismas Nacionales, Nayarit, México. 35

Figura 6. Estratificación vertical de individuos en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México. Las líneas representan la estructura de alturas de individuos de *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm). 41

Figura 7. Distribución horizontal promedio del número de individuos por categoría diamétrica en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México. Eje vertical en escala logarítmica. Las líneas en las barras indican el error estándar 43

Figura 8. Relación entre índice de esbeltez (IE) y diámetro normal (DN) de especies arbóreas en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México. 45

Figura 9. Almacenes de carbono en biomasa arbórea de manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México: (a) carbono aéreo; (b) carbono subterráneo; (c) carbono total. EXT = extracción de madera, REH = rehabilitación hidrológica, COM = competencia biótica, DES =

desequilibrio sedimentario, SPA = sin perturbación aparente. La línea horizontal que atraviesa la caja corresponde a la mediana y el rectángulo al rango intercuartílico. Letras minúsculas distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las medianas de los factores según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm. .. 48

Figura 10. Mapa de la ubicación geográfica del área de estudio y de los sitios de muestreo en Marismas Nacionales, Nayarit. 75

Figura 11. Densidad aparente (DAP) (A) y almacenes de carbono orgánico (COS) (B), nitrógeno total (NT) (C) y fósforo total (PT) (D) en el perfil de suelo hasta 1 m de profundidad en manglares de Marismas Nacionales, Nayarit, México. La línea horizontal que atraviesa la caja corresponde a la mediana y el rectángulo al rango intercuartílico. Letras minúsculas distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las medianas de los factores según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm. EXT = extracción de madera, REH = rehabilitación hidrológica, COM = competencia biótica, DES = desequilibrio sedimentario, SPA = sin perturbación aparente.....83

Figura 12. Matriz de correlación de Spearman entre las variables fisicoquímicas del agua intersticial y los almacenes de COS, NT, PT y estequiometría edáfica en manglares de Marismas Nacionales, Nayarit, México. El color de cada celda representa la magnitud y dirección del coeficiente de relación (ρ) de Spearman. Los asteriscos indican correlaciones que se mantuvieron estadísticamente significativas tras la corrección de la tasa de descubrimiento falso de Benjamini-Hochberg ($p < 0.05$). COS = carbono orgánico del suelo; NT = nitrógeno total; PT = fósforo total; C:N = relación C:N; C:P = relación C:P; N:P = relación N:P; DAP: densidad aparente; pH = potencial de hidrógeno; CE = conductividad eléctrica; SDT = sólidos disueltos totales. 86

DEDICATORIAS

Con el grado más alto de respeto y admiración, a mis padres:

Margarita Victoria Hernández Gijón y **Genaro Hernández Martínez**

por su confianza inquebrantable y por darme la libertad de buscar mi propio camino lejos de casa.

Con profundo afecto, a mis hermanos menores:

Belén y **Adrián**

Confíen en sus propios pasos, sean pacientes con sus tiempos y manténganse siempre en el camino.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), por la beca otorgada para desarrollar mis estudios de doctorado (CVU: 1028457).

Al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), con recursos del Bezos Earth Fund, a través de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por el financiamiento otorgado para el desarrollo y ejecución de esta investigación.

A la Universidad Autónoma Chapingo, y de manera muy especial al Doctorado en Agricultura Multifuncional para el Desarrollo Sostenible, por abrirme sus puertas y brindarme una formación académica rigurosa y de alto nivel.

Al Dr. Eduardo Valdés Velarde, por la dirección de este trabajo de investigación y su constante respaldo académico desde la licenciatura. Mi más sincero agradecimiento por su incansable gestión para hacer posible el financiamiento de este proyecto y por su confianza incondicional. De manera especial, le agradezco por enseñarme que la formación académica va mucho más allá de la investigación; que el liderazgo, la gestión y la labor administrativa son pilares fundamentales del quehacer científico.

Al Dr. Saúl Ugalde Lezama, por ser un mentor generoso, paciente y cercano en este proceso formativo. Le agradezco profundamente la confianza brindada al incorporarme en la asesoría y evaluación de tesis, un voto de fe invaluable en mi trayectoria. Gracias por compartir su experiencia y por transmitirme una de las mayores lecciones de este proceso: que el éxito en la investigación científica se construye desde el trabajo colaborativo y la humildad académica.

Al Dr. Sergio R. Márquez Berber, por su destacada dedicación como asesor y por fortalecer con sus observaciones este trabajo de investigación. Agradezco su

gentileza y su sensibilidad formativa con la que siempre atendió mis avances académicos, brindándome en cada oportunidad un estímulo sincero y motivador. Gracias por creer con firmeza en mi capacidad y por ser un pilar de respeto y respaldo absoluto durante mi trayectoria doctoral.

Al Dr. Giovanni Ávila Flores, por su impulso temprano y constante en mi formación académica, así como sus acertadas aportaciones técnicas y críticas en la asesoría de esta tesis. De manera muy especial, le agradezco su generosa confianza y las invaluables oportunidades que me ha brindado para integrarme en diversos espacios de colaboración científica, siendo siempre un referente en mi desarrollo profesional.

Al Dr. Claudio Romero Díaz, por su disposición y rigor en la revisión de esta tesis como lector externo. Agradezco sinceramente cada una de sus acertadas observaciones para enriquecer este manuscrito, así como sus valiosos consejos transmitidos desde la experiencia. De manera muy especial, reconozco en su destacada y temprana trayectoria científica un auténtico ejemplo de disciplina, excelencia y motivación a lo largo de mis estudios doctorales.

Al Dr. Juan Ignacio Valdez Hernández, con mi más profunda admiración y respeto intelectual. Agradezco su continuo respaldo y sus certeras observaciones durante la revisión de los manuscritos derivados de esta investigación. Gracias por inculcarme el rigor metodológico, la tenacidad autodidactica y la convicción de que todo trabajo científico es un proceso de mejora continua. Valoro de corazón su confianza y el invaluable regalo de su colección bibliográfica sobre manglares, un legado que atesoro con enorme respeto y gratitud.

A los ejidatarios, autoridades y pobladores de las comunidades de Nayarit: Arenitas, San Miguelito, Pericos, Unión de Corrientes, Mexcaltitán, Laureles y Góngora y San Blas. Gracias infinitas por su invaluable respaldo logístico y su

guía experta durante las demandantes jornadas de muestreo en los manglares. Mi reconocimiento sincero por abrirnos las puertas de su territorio, por compartir con generosidad su profundo conocimiento del entorno y por brindarnos siempre una cálida hospitalidad. Sin el esfuerzo conjunto y el apoyo de su gente, esta investigación no habría sido posible.

A mis amigos que enfrentaron con determinación cada desafío en el terreno: estuvieron siempre firmes en las múltiples salidas a campo: la M. C. Olivia García Jurado, el Ing. Carlos Gustavo Salmerón Rodríguez, la Ing. Jhoselin Sugeidy Yama Aguilar, por su lealtad, entusiasmo y entrega incondicional a lo largo de las múltiples e intensas jornadas de trabajo; su energía y respaldo hicieron posible el éxito de cada muestreo entre el lodo y la marea. De igual manera, mi más sincero agradecimiento a la M. C. Citlali Guadalupe Carrillo y la M. C. Rita Lorena Salas Roblero, cuya disposición, compromiso y valioso esfuerzo durante la primera salida a campo sentaron las bases para el desarrollo de la investigación.

A mis amigos y compañeros de generación del doctorado: la M. C Selene del Carmen Arrazate Jimenez y el M. C. Jahaziel Saucedo Ibarra. Gracias infinitas por su calidez humana, su empatía y por hacer de este trayecto un camino mucho más ligero y entrañable; atesoro profundamente cada plática y las innumerables vivencias académicas y personales que compartimos a lo largo de estos años formativos.

A Francisco Mártinez Pérez, por su constante respaldo, su comprensión y su valioso apoyo a lo largo del desarrollo de este proyecto doctoral. Agradezco sinceramente su compañía en cada etapa de este proceso, así como su capacidad para aportar serenidad, perspectiva y un firme sentido de equilibrio en los momentos de mayor exigencia académica.

DATOS BIOGRÁFICOS



Eliseo Hernández Hernández nació el 8 de julio de 1993 en el municipio de Miahuatlán de Porfirio Díaz, Oaxaca. Es Ingeniero Agrónomo Especialista en Fitotecnia por la Universidad Autónoma Chapingo (2013-2017), título que obtuvo con Mención Honorífica. De marzo a abril de 2017 realizó una estancia de investigación en la Universidad de Almería, España. Posteriormente, cursó la Maestría en Ciencias Forestales en el Colegio de Postgraduados Campus Montecillos (2019-2022), donde también obtuvo el grado con Mención Honorífica. Actualmente, es candidato a Doctor en Ciencias en Agricultura Multifuncional para el Desarrollo Sostenible por la Universidad Autónoma Chapingo (2022-2026) y se desempeña como docente de posgrado en la Maestría en Seguridad y Soberanía Alimentarias de la Universidad Nacional Rosario Castellanos desde marzo de 2026. Sus líneas de investigación se centran en el carbono azul, la ecología y la biogeoquímica de manglares.

RESUMEN GENERAL

EL CARBONO AZUL EN MANGLARES: CONTRIBUCIÓN A SU ESTUDIO EN MARISMAS NACIONALES[1]

Esta tesis doctoral evalúa el carbono azul desde una perspectiva multiescala, contrastando el panorama científico global con la respuesta estructural y biogeoquímica de los manglares en Marismas Nacionales, Nayarit, bajo diferentes factores de cambio en relación con rodales sin perturbación aparente (SPA). A escala global, el análisis bibliométrico (1986-2023) reveló un crecimiento exponencial de publicaciones centradas en inventarios estáticos en países desarrollados, dejando vacíos críticos sobre dinámicas de flujo, biogeoquímica y gobernanza en regiones con amplia cobertura de manglar. En Marismas Nacionales, las evaluaciones dasométricas demostraron que las perturbaciones simplifican la estructura vertical del dosel e inducen condiciones monoespecíficas con menor diversidad (H´ ≤ 0.36) respecto a SPA (H´ = 0.74). La pérdida de carbono arbóreo no fue lineal: SPA y desequilibrio sedimentario (DES) mantuvieron los mayores almacenes (82.72 y 73.39 Mg ha^{-1}, respectivamente), mientras que rehabilitación hidrológica (REH) registró el valor mínimo (4.77 Mg ha^{-1}) por su incipiente desarrollo estructural. En el suelo (perfil a 1 m de profundidad), el impacto fue heterogéneo. La mayoría de los factores de cambio mantuvieron almacenes de carbono orgánico (COS) y fósforo total (PT) comparables a SPA (252.16 Mg COS ha^{-1} y 5.97 Mg PT ha^{-1}). Las excepciones se limitaron a REH, con el almacén total de COS más bajo (109.73 Mg ha^{-1}), y a DES en los primeros 30 cm, donde la intrusión de arenas redujo el COS superficial a < 1.5 Mg ha^{-1}. Por el contrario, el nitrógeno total (NT) incrementó bajo perturbación, alcanzando 22.49 Mg ha^{-1} en extracción de madera (EXT). La condición SPA exhibió relaciones C:N más altas (> 40) que favorecen la recalcitrancia y estabilidad del carbono, mientras que C:P (< 200) y N:P (< 6) descartaron limitaciones severas por fósforo. Se concluye que el carbono azul responde de manera asimétrica entre la biomasa arbórea y el almacén edáfico, evidenciando un desfase temporal decenal en la recuperación de los horizontes orgánicos profundos del suelo. Resulta imperativo establecer marcos de gobernanza comunitaria y manejo adaptativo que integren la restauración hidrológica con la valoración de estos humedales costeros.

Palabras clave: estructura forestal, estequiometría, nitrógeno, fósforo, factor de cambio

[1]Tesis de Doctorado en Ciencias en Agricultura Multifuncional para el Desarrollo Sostenible, Universidad Autónoma Chapingo

Autor: Eliseo Hernández Hernández

Director: Dr. Eduardo Valdés Velarde

GENERAL ABSTRACT

BLUE CARBON IN MANGROVES: CONTRIBUTION TO ITS STUDY IN MARISMAS NACIONALES[2]

This doctoral dissertation evaluates blue carbon through a multiscale perspective, contrasting the global scientific landscape with the structural and biogeochemical response of mangroves in Marismas Nacionales, Nayarit, under different change drivers relative to stands with no apparent disturbance (SPA). At the global scale, bibliometric analysis (1986-2023) revealed exponential growth in publications primarily centered on static inventories in developed countries, leaving critical gaps regarding flux dynamics, biogeochemistry, and governance across regions with extensive mangrove coverage. In Marismas Nacionales, forest structural assessments demonstrated that disturbances simplify vertical canopy architecture and induce monospecific conditions with lower tree diversity ($H' \leq 0.36$) compared to SPA ($H' = 0.74$). The loss of tree carbon was non-linear: SPA and sediment imbalance (DES) retained the highest stocks (82.72 and 73.39 Mg ha^{-1}, respectively), whereas hydrological rehabilitation (REH) recorded the minimum value (4.77 Mg ha^{-1}) due to its early stage of structural development. In the soil (1 m depth profile), the impact was heterogeneous. Most change drivers retained soil organic carbon (SOC) and total phosphorus (TP) stocks comparable to SPA (252.16 Mg SOC ha^{-1} and 5.97 Mg TP ha^{-1}). Exceptions were confined to REH, which exhibited the lowest integrated SOC stock (109.73 Mg ha^{-1}), and to DES within the top 30 cm, where sand intrusion depleted surface SOC to < 1.5 Mg ha^{-1}. Conversely, total nitrogen (TN) increased under disturbance, peaking at 22.49 Mg ha^{-1} under wood extraction. The SPA baseline exhibited higher C:N ratios (> 40), promoting carbon recalcitrance and stability, while C:P (< 200) and N:P (< 6) ratios ruled out severe phosphorus limitation. It is concluded that blue carbon responds asymmetrically between tree biomass and the edaphic pool, showing a decadal time lag in the recovery of deep organic soil horizons. Establishing community governance and adaptive management frameworks that integrate hydrological restoration with the valuation of these coastal wetlands is imperative.

Keywords: forest structure, stoichiometry, nitrogen, phosphorus, change driver.

[2]Thesis of Doctor in Sciences in Multifunctional Agriculture for Sustainable Development, Universidad Autónoma Chapingo

Autor: Eliseo Hernández Hernández

Director: Dr. Eduardo Valdés Velarde

1 INTRODUCCIÓN GENERAL

Los manglares son formaciones vegetales boscosas y arbustivas halófitas que colonizan las zonas intermareales de lagunas costeras, estuarios, deltas y bahías protegidas en las regiones tropicales y subtropicales del planeta (Lugo & Snedaker, 1974; Tomlinson, 1986). Estos ecosistemas ocupan una posición de interfase dinámica y altamente productiva entre las cuencas continentales y el medio marino, regulada por gradientes hidrodinámicos de marea, fluctuaciones de salinidad y aportes periódicos de agua dulce y sedimentos (Chowdhury et al., 2017). A pesar de que los manglares representan menos del 1 % de la superficie forestal del planeta, su relevancia funcional sobrepasa ampliamente su extensión territorial, siendo reconocidos globalmente por la diversidad y magnitud de sus servicios ecosistémicos de aprovisionamiento, regulación, soporte y valor sociocultural (Alongi, 2014; Mitra, 2013).

En el ámbito de los servicios ecosistémicos de soporte y provisión, los manglares albergan una compleja red trófica y proveen hábitats críticos de crianza, alimentación y refugio para numerosas especies de peces, moluscos y crustáceos. Dichas especies sostienen tanto las pesquerías ribereñas de subsistencia como las de valor comercial e industrial a escala regional y global (Rao et al., 2022). Asimismo, las copas y raíces aéreas sustentan una notable diversidad de fauna, reptiles y mamíferos asociados a zonas húmedas (Chowdhury et al., 2017).

En cuanto a los servicios de regulación y amortiguamiento biofísico, el dosel y los intrincados sistemas de soporte radicular actúan como barreras vivas capaces de disipar la energía hidrodinámica del oleaje, atenuar los vientos huracanados y mitigar la erosión del litoral (Mitra, 2013; Reed et al., 2025). Paralelamente, desempeñan una función esencial de filtración biogeoquímica al retener sedimentos en suspensión e inmovilizar diversos contaminantes antes de que alcancen aguas abiertas (Arifanti et al., 2022). Este proceso regula activamente el flujo de nutrientes hacia pastos marinos y formaciones arrecifales adyacentes, favoreciendo la estabilidad ecológica integral de la franja costera (Alongi, 2014).

Ante el escenario actual de cambio climático antropogénico, los manglares han cobrado una relevancia científica prioritaria debido a su sobresaliente capacidad para capturar y secuestrar dióxido de carbono de la atmósfera (Alongi, 2020b; Macreadie et al., 2021). El concepto de carbono azul fue introducido para distinguir el carbono orgánico fijado por la fotosíntesis y retenido a largo plazo en ecosistemas costeros y marinos vegetados, principalmente manglares, marismas salobres y praderas de pastos marinos (Kuwae et al., 2022; McLeod et al., 2011; Nellemann et al., 2009). Aunque la cobertura geográfica combinada de estos humedales es reducida en comparación con los grandes biomas forestales terrestres, sus tasas de captura y acumulación por unidad de superficie superan notablemente a las de la mayoría de los bosques continentales, consolidándose como una de las soluciones naturales más efectivas para la mitigación climática (Donato et al., 2011; Duarte de Paula Costa & Macreadie, 2022).

La elevada eficiencia de los manglares como sumideros de carbono azul reside en el acoplamiento sinérgico entre la vegetación viva y el reservorio edáfico (Kauffman et al., 2020). En la vegetación, la elevada productividad primaria neta favorecida por la radiación solar continua y la disponibilidad hídrica promueve una rápida acumulación de biomasa aérea y subterránea (Komiyama et al., 2005; Ren et al., 2010). A diferencia de los bosques terrestres, los manglares asignan una proporción excepcionalmente alta de su biomasa a sistemas de raíces densos, los cuales no solo aseguran la estabilidad mecánica en sustratos fangosos inestables, sino que facilitan el intercambio de gases y la tolerancia a la salinidad, constituyendo un reservorio subterráneo de carbono considerable (Alongi, 2014; Sreelekshmi et al., 2025).

No obstante, el compartimento más significativo y persistente del carbono azul es el suelo. El carbono orgánico del suelo (COS) representa comúnmente entre el 50 % y más del 85 % del inventario total del ecosistema (Beloto et al., 2023; Donato et al., 2011; Meng et al., 2026). Esta acumulación prolongada obedece a procesos biofísicos y biogeoquímicos fundamentales que interactúan de forma

sinérgica en el medio edáfico, garantizando la retención del elemento a escalas temporales muy amplias (Alongi, 2020a).

En primer término, las condiciones hidromórficas y la anoxia sostenida constituyen el principal freno metabólico para la degradación de la materia orgánica. El anegamiento recurrente por mareas satura los macroporos del suelo y restringe fuertemente la difusión del oxígeno libre (Alongi, 2020b). Bajo este escenario anóxico, la descomposición aeróbica se interrumpe y los procesos biológicos quedan dominados por vías microbianas anaeróbicas sumamente lentas, permitiendo la preservación del COS durante siglos e incluso milenios (de Melo et al., 2026; Osório-Ferreira et al., 2022; Taillardat et al., 2018).

A esta limitación metabólica se suma la naturaleza recalcitrante del material vegetal incorporado. La materia orgánica aportada por los manglares está constituida primordialmente por madera, cortezas y densos sistemas radiculares ricos en lignina, celulosa y taninos polifenólicos (Qin et al., 2024; Y. Wang et al., 2026). La complejidad estructural de dichos polímeros los hace intrínsecamente resistentes al ataque enzimático, lo que promueve su estabilidad molecular y facilita su enterramiento prolongado en el sustrato (Langley et al., 2026).

De manera complementaria, la retención física y la acreción de sedimentos consolidan la fijación en el sustrato a lo largo del tiempo. Las estructuras radiculares aéreas disminuyen la velocidad hidrodinámica del agua durante los ciclos de mareas e inundaciones, favoreciendo el entrampamiento físico y la disposición vertical continua de partículas orgánicas autóctonas y limos alóctonos (Alongi, 2014). Esta dinámica asegura el secuestro continuo y progresivo del carbono en la columna edáfica, permitiendo que el humedal funcione como un sumidero permanente frente a las dinámicas costeras (Ray et al., 2023).

La magnitud de los reservorios de carbono azul arbóreo no es estática; depende estrechamente del desarrollo de la estructura forestal (Zhang et al., 2026). Atributos dasométricos tales como el diámetro normal (DN), la altura total, la densidad de individuos y el área basal determinan la cantidad de biomasa viva que el bosque puede sustentar (Sreelekshmi et al., 2025). En condiciones

maduras y conservadas, los rodales suelen exhibir una estratificación vertical multiestrato y una mayor riqueza arbórea, maximizando la captación de luz y albergando individuos adultos de grandes dimensiones que concentran la mayor fracción de las reservas de biomasa (Conroy et al., 2025; Farhath et al., 2025).

No obstante, la capacidad de los manglares para sostener estos almacenes de biomasa está sujeta a la influencia de diversos factores de cambio naturales y antropogénicos (Asadi et al., 2025; Kirwan & Gedan, 2019). Presiones de origen humano como el aprovechamiento forestal no regulado modifican la fisonomía y la densidad de las masas arbóreas (Basyuni et al., 2025). En contraste, las intervenciones orientadas a la recuperación asistida, tales como la rehabilitación hidrológica, dan lugar a rodales en etapas de repoblación tempranas con trayectorias estructurales y de biomasa contrastantes respecto a los bosques maduros (Chávez-Barrera et al., 2026).

De forma simultánea, perturbaciones biofísicas asociadas a desequilibrios sedimentarios en la zona costera alteran el régimen de acumulación del sustrato y comprometen la permanencia del arbolado (Ellison, 1999). A esto se añaden las presiones bióticas derivadas de la proliferación de especies trepadoras o invasoras sobre el dosel, las cuales generan estrés mecánico sobre la vegetación y alteran la composición y la arquitectura del bosque (Millán-Aguilar et al., 2025). Evaluar de qué manera estos distintos tensores modifican los atributos dasométricos resulta fundamental para dimensionar su efecto sobre los reservorios arbóreos de carbono azul.

Por otra parte, un análisis integral del carbono azul no puede limitarse al estrato aéreo, ya que la mayor proporción del carbono se encuentra almacenada en el sustrato edáfico (Alongi, 2014; Kauffman et al., 2020). Sin embargo, la persistencia de estos reservorios subterráneos también puede ser vulnerable a las alteraciones antropogénicas y naturales. Frecuentemente, las evaluaciones del suelo se restringen a estratos superficiales, omitiendo los almacenes en horizontes profundos donde la anoxia sostenida preserva grandes volúmenes de materia orgánica (Kauffman et al., 2013; Yimatsa et al., 2026).

La acumulación de este carbono orgánico está estrechamente ligada a las propiedades físicas del sustrato, como la densidad aparente, la cual modula la porosidad y la capacidad de almacenamiento edáfico (Wang et al., 2021). Asimismo, las condiciones fisicoquímicas del agua en términos de salinidad, pH y temperatura regulan el ambiente físico y la actividad metabólica de las comunidades biológicas en el suelo (Herrera-Silveira et al., 2025). Por lo tanto, la caracterización de estas variables resulta fundamental para entender las respuestas del sustrato ante posibles perturbaciones ecológicas.

Asimismo, la estabilidad del carbono orgánico del suelo depende de las interacciones biogeoquímicas con los ciclos de nutrientes, particularmente la estequiometría ecológica de carbono, nitrógeno y fósforo (Cleveland & Liptzin, 2007; Maxwell et al., 2022). Las proporciones entre estos elementos actúan como indicadores del grado de descomposición de la materia orgánica, de la actividad de los microorganismos del suelo y de la disponibilidad o limitación de nutrientes para la vegetación (Langley et al., 2026; Lu et al., 2018). Cuando los factores de cambio alteran la entrada de materia orgánica o las condiciones hídricas del sustrato, el balance de nutrientes puede modificarse, influyendo sobre las tasas de inmovilización o mineralización del carbono edáfico (Chen et al., 2026; Macreadie et al., 2025).

Para analizar la interacción entre estos procesos, el sistema estuarino y humedal de Marismas Nacionales en el noreste de México representa un modelo biogeográfico prioritario (Rubio-Cisneros et al., 2017; Servicio de Información sobre Sitios Ramsar, 2001). Este complejo costero alberga la superficie de manglar más extensa del Pacífico nororiental, caracterizada por la presencia de *Laguncularia racemosa* (L.) C.F.Gaertn, *Avicennia germinans* (L.) L. y *Rhizophora mangle* L. (Troche-Souza et al., 2025; Vizcaya-Martínez et al., 2022). No obstante, su relevancia ecológica y su estatus formal de protección internacional como Sitio Ramsar y Reserva de la Biosfera, el humedal exhibe una marcada contradicción entre la legislación ambiental y el deterioro ecológico observado en campo, como resultado de presiones antropogénicas directas y tensores naturales que operan

a escala de paisaje (Valderrama-Landeros et al., 2024; Villarreal-Rosas et al., 2024).

En este territorio convergen rodales sometidos a extracción no regulada de madera, áreas bajo proyectos de rehabilitación hidrológica mediante canales, masas forestales afectadas por la proliferación de lianas trepadoras (*Cissus verticillata* (L.) Nicolson y C.E. Jarvis) y sectores litorales con severo desequilibrio sedimentario (Millán-Aguilar et al., 2025; Valderrama-Landeros et al., 2020). Pese a que Marismas Nacionales es considerado un enclave estratégico de carbono azul (Adame et al., 2024; Troche-Souza et al., 2025), los estudios previos se han enfocado predominantemente en inventarios estáticos por percepción remota o en mediciones de suelo superficiales (Agraz-Hernández et al., 2020; Valdés-Velarde et al., 2011). En consecuencia, persiste una necesidad imperante de evaluar de manera simultánea cómo estos factores de cambio modifican la estructura dasométrica del arbolado, la magnitud de la biomasa arbórea y la biogeoquímica del perfil de suelo a 1 m de profundidad en relación con condiciones sin perturbación aparente.

1.1 Preguntas de investigación

¿Cómo están conformados los almacenes de carbono azul, nitrógeno y fósforo totales de los manglares de Marismas Nacionales? ¿Qué impacto han tenido los factores de cambio antropogénicos y naturales en los reservorios de carbono y en las relaciones estequiométricas C:N:P del suelo del ecosistema?

1.2 Objetivos

General

Evaluar los atributos dasométricos de la vegetación y las concentraciones edáficas de carbono orgánico, nitrógeno y fósforo totales mediante muestreos de campo y análisis de laboratorio bajo diferentes factores de cambio (naturales y antropogénicos) frente a una condición de referencia sin perturbación aparente, para estimar la estructura forestal, los almacenes de carbono azul (arbóreo y

edáfico) y las relaciones estequiométricas (C:N:P) en Marismas Nacionales, Nayarit, México.

Específicos

1. Caracterizar cuantitativa y cualitativamente la producción científica global sobre el carbono azul en manglares mediante un análisis bibliométrico para determinar las líneas temáticas prioritarias y las tendencias de investigación.
2. Evaluar los atributos dasométricos de la vegetación mediante muestreos de campo para estimar la estructura forestal y los almacenes de carbono arbóreo en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales.
3. Cuantificar las concentraciones de carbono, nitrógeno y fósforo del suelo a 1 m de profundidad mediante muestreos de campo para estimar los almacenes elementales y las relaciones estequiométricas (C:N:P) en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales.

1.3 Hipótesis

General

Los factores de cambio simplifican la estructura forestal y reducen la diversidad arbórea, lo que genera una disminución significativa en los almacenes de carbono azul (tanto en la biomasa como en el suelo) y altera las relaciones estequiométricas C:N:P al disminuir los cocientes de referencia sin perturbación aparente en Marismas Nacionales, Nayarit, México.

Específicas

1. La producción científica global sobre carbono azul en manglares exhibe un crecimiento exponencial, concentrándose en la cuantificación de almacenes de carbono y dejando vacíos temáticos en dinámicas de flujo.
2. Los factores de cambio provocan una simplificación de la estructura forestal; además de que dichas perturbaciones conllevan una disminución

significativa en los almacenes de carbono en la biomasa arbórea en comparación con manglares sin perturbación aparente.

3. Los factores de cambio reducen los almacenes de carbono orgánico en el suelo y alteran las relaciones estequiométricas C:N:P, disminuyendo las proporciones C:N y C:P respecto a los sitios de referencia como consecuencia de una mayor degradación y mineralización de la materia orgánica.

1.4 Presentación

El capítulo uno corresponde a la introducción general, donde se plantea la relevancia del carbono azul en los manglares, la problemática asociada a la degradación antrópica y natural en Marismas Nacionales, las preguntas de investigación, los objetivos y las hipótesis de trabajo que guían la tesis.

El segundo capítulo presenta una revisión bibliométrica global sobre el estado del arte de la investigación del carbono azul en manglares en el periodo 1986–2023. A partir de 1,128 documentos obtenidos de Scopus, se aplicaron herramientas de mapeo científico en R Studio (Bibliometrix) y VOSviewer para identificar indicadores de productividad, redes de coocurrencia y tendencias temáticas. Los resultados revelaron un crecimiento exponencial de publicaciones a partir de acuerdos climáticos globales y definieron cuatro clústeres temáticos principales: almacenamiento de carbono, sedimentación, dinámica del carbono, e impacto antropogénico y cambio climático, evidenciando vacíos de investigación en aspectos sociopolíticos y económicos.

El tercer capítulo evalúa el efecto de diferentes factores de cambio (extracción no regulada de madera, rehabilitación hidrológica, competencia biótica y desequilibrio sedimentario) sobre la estructura forestal y los almacenes de carbono arbóreo frente a manglares sin perturbación aparente en Marismas Nacionales. Mediante inventarios dasométricos en unidades de 400 m², índices estructurales y modelos alométricos, se determinaron los reservorios aéreos y subterráneos de biomasa. Los resultados mostraron que las perturbaciones simplifican la estructura vertical y reducen la diversidad arbórea, aunque la

pérdida de carbono no es inmediata cuando persisten fustes maduros remanentes, contrastando con almacenes mínimos en etapas tempranas de rehabilitación.

El cuarto capítulo analiza la variabilidad de los almacenes edáficos de carbono orgánico (COS), nitrógeno total (NT), fósforo total (PT) y las relaciones estequiométricas (C:N:P) hasta 1 m de profundidad bajo los diferentes factores de cambio y condiciones de referencia. A partir del análisis de núcleos de suelo por estratos y la caracterización fisicoquímica estacional del agua intersticial, los resultados evidenciaron que el impacto es heterogéneo a lo largo del perfil. Mientras los sitios de referencia sostienen relaciones C:N altas que favorecen la estabilidad de la materia orgánica, las perturbaciones incrementan la retención de NT y modifican el balance elemental, evidenciando la necesidad de monitorear conjuntamente las propiedades físicas, químicas y el balance de nutrientes para evaluar la persistencia del carbono azul edáfico.

En el quinto y último capítulo se sintetizan e integran los principales hallazgos derivados de los componentes bibliométrico, dasométrico y biogeoquímico abordados a lo largo de la investigación. Se ofrece una visión integradora sobre la respuesta del carbono azul ante diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales frente a condiciones de referencia sin perturbación aparente, contrastando el comportamiento de los almacenes arbóreos y edáficos con las dinámicas globales de investigación. Asimismo, se articulan las implicaciones ecológicas y de manejo adaptativo que emergen del estudio, destacando la relevancia de la gobernanza local y la estequiometría de nutrientes como herramientas clave para la conservación y valoración de estos humedales costeros.

1.5 Literatura citada

Adame, M. F., Troche-Souza, C., Santini, N. S., Acosta-Velázquez, J., Vázquez-Lule, A., Villarreal-Rosas, J., Worthington, T., Andradi-Brown, D., & Lovelock, C. E. (2024). The role of blue carbon in reversing mangrove degradation trends in Mexico. *Biological Conservation*, 298, Article 110775. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110775

Agraz-Hernández, C. M., Chan-Keb, C. A., Chávez-Barrera, J., Osti-Sáenz, J., Expósito-Díaz, G., Alonso-Campos, V. A., Muñiz Salazar, R., Ruiz Fernández, A. C., Pérez Bernal, L. H., Sánchez Cabeza, J. A., & Rivera Arriaga, E. (2020). Carbon stocks in a mangrove ecosystem in northern Mexico: Environmental changes for 35 years. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, Article e912910. https://doi.org/10.22201/IB.20078706E.2020.91.2910

Alongi, D. M. (2014). Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annual Review of Marine Science*, 6, 195–219. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020

Alongi, D. M. (2020a). Carbon balance in salt marsh and mangrove ecosystems: A global synthesis. *Journal of Marine Science and Engineering*, 8(10), 1–21. https://doi.org/10.3390/jmse8100767

Alongi, D. M. (2020b). Global significance of mangrove blue carbon in climate change mitigation. *Sci*, 2(3), Article 67. https://doi.org/10.3390/sci2030067

Arifanti, V. B., Kauffman, J. B., Subarno, J. B., Ilman, M., Tosiani, A., & Novita, N. (2022). Contributions of mangrove conservation and restoration to climate change mitigation in Indonesia. *Global Change Biology*, 28(15), 4523–4538. https://doi.org/10.1111/gcb.16216

Asadi, M. A., Jasmine, A. N., Widodo, A. T., Isdianto, A., Rafinaldo, R., Rozi, H. F., & Firdaus, M. (2025). Mangrove diversity and structure of Karimunjawa National Park, Indonesia: Conserving forest patches in small island ecosystem. *Biodiversitas*, 26(10), 5350–5359. https://doi.org/10.13057/biodiv/d261047

Basyuni, M., Amelia, R., Aznawi, A. A., Wirasatriya, A., Iryanthony, S. B., Slamet, B., Mustaniroh, S. S. Al, Rahmania, R., Rahmila, Y. I., Sumarga, E., Larkeng, S. H., Salmo III, S., Kajita, T., Sivaipram, I., & Ali, H. M. (2025). Reduction of mangrove carbon stock ecosystems due to illegal logging using a combination of unmanned aerial vehicle imagery and field surveys. *Global Journal of Environmental Science and Management*, 11(1), 225–242. https://doi.org/10.22034/gjesm.2025.01.14

Beloto, N., Cotovicz, L. C., Machado-Rodrigues, J. V., Gmach, M. R., Zimmer, M., Helfer, V., Soares, M. O., & Arruda-Bezerra, L. E. (2023). Blue carbon stock heterogeneity in Brazilian mangrove forests: A systematic review. *Marine Pollution Bulletin*, 197, Article 115694. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115694

Chávez-Barrera, J. C., Gallardo-Lancho, J. F., Osti-Sáenz, J., Gallegos-Martínez, M. E., Ruiz-Fernandez, A. C., Puschendorf, R., & Agraz-Hernández, C. M. (2026). Restoration enhances carbon storage in mangroves after hurricane impacts. *Frontiers in Marine Science*, 12, Article 1722651. https://doi.org/10.3389/fmars.2025.1722651

Chen, H.-Y., Ge, Z.-M., Zhu, K.-H., Zhao, W., Chen, X.-C., Li, X.-Z., Xin, P., Zhou, Z., Chen, S., & Bellerby, R. (2026). Ecosystem carbon and nitrogen recovery in restored coastal wetlands. *Communications Earth & Environment*, 7, Article 8. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/s43247-025-03036-z

Chowdhury, R. R., Uchida, E., Chen, L., Osorio, V., & Yoder, L. (2017). Anthropogenic drivers of mangrove loss: Geographic patterns and implications for livelihoods. In V. H. Rivera-Monroy, S. Y. Lee, E. Kristensen, & R. R. Twilley (Eds.), *Mangrove ecosystems: A global biogeographic perspective*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4

Cleveland, C. C., & Liptzin, D. (2007). C:N:P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252. https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0

Conroy, B. M., Hamylton, S. M., Kelleway, J. J., Asbridge, E. F., Woodroffe, C. D., & Rogers, K. (2025). Mangrove above‐ground biomass and production are related to forest age at Low Isles, Great Barrier Reef. *Ecology and Evolution*, 15, Article e72048. https://doi.org/10.1002/ece3.72048

de Melo, R. C. P., Piscoya, V. C., Feitosa, A. A. N., Yogui, G. T., da Costa, B. V. M., Pereira, L. M., Fernandes, M. M., & de Araújo-Filho, R. N. (2026). Blue carbon stocks along flooding gradients in mangrove forests of ilha de Itamaracá, Pernambuco, Brazil. *Revista Caatinga*, 39, Article e14015. https://doi.org/10.1590/1983-21252026v3914015rc

Donato, D. C., Kauffman, J. B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., & Kanninen, M. (2011). Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience*, 4(5), 293–297. https://doi.org/10.1038/ngeo1123

Duarte de Paula Costa, M., & Macreadie, P. I. (2022). The evolution of blue carbon science. *Wetlands*, 42, Article 109. https://doi.org/10.1007/s13157-022-01628-5

Ellison, J. C. (1999). Impacts of sediment burial on mangroves. *Marine Pollution Bulletin*, 37(8–12), 420–426. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(98)00122-2

Farhath, A. A., Nandan, S. B., Sreelekshmi, S., Rifga, M., Naeem, I., Hershey, N. R., & Ntakirutimana, R. (2025). Mangrove ecosystems in the maldives: A nationwide assessment of diversity, habitat typology and conservation priorities. *Earth*, 6, Article 66. https://doi.org/10.3390/earth6030066

Herrera-Silveira, J. A., Pech-Cárdenas, M., Cinco-Castro, S. G., Pech-Poot, E., Árcega-Cabrera, F., Iturria-Dawn, R., Canul-Cabrera, A., Mendoza-Martínez, J. E., Dótor-Almazán, A., Day, J. W., Canty, S., Cifuentes-Jara, M., & Teutli-Hernández, C. (2025). Mangrove blue carbon in Laguna de Términos, México, a protected area: spatial variability, sources and factors related. *Regional Studies in Marine Science*, 90, Article 104390. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104390

Kauffman, J. B., Adame, M. F., Arifanti, V. B., Schile-Beers, L. M., Bernardino, A. F., Bhomia, R. K., Donato, D. C., Feller, I. C., Ferreira, T. O., Jesus Garcia, M. del C., MacKenzie, R. A., Megonigal, J. P., Murdiyarso, D., Simpson, L., & Hernández Trejo, H. (2020). Total ecosystem carbon stocks of mangroves across broad global environmental and physical gradients. *Ecological Monographs*, 90(2), 1–18. https://doi.org/10.1002/ecm.1405

Kauffman, J. B., Donato, D. C., & Adame, M. F. (2013). *Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares*. Center for International Forestry Research.

Kirwan, M. L., & Gedan, K. B. (2019). Sea-level driven land conversion and the formation of ghost forests. *Nature Climate Change*, 9(6), 450–457. https://doi.org/10.1038/s41558-019-0488-7

Komiyama, A., Poungparn, S., & Kato, S. (2005). Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves. *Journal of Tropical Ecology*, 21(4), 471–477. https://doi.org/10.1017/S0266467405002476

Kuwae, T., Watanabe, A., Yoshihara, S., Suehiro, F., & Sugimura, Y. (2022). Implementation of blue carbon offset crediting for seagrass meadows, macroalgal beds, and macroalgae farming in Japan. *Marine Policy*, 138, Article 104996. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2022.104996

Langley, J. A., Chapman, S. K., Wang, L., Maxwell, T. L., Rivera, P., & Adame, M. F. (2026). Blue nitrogen follows the fate of tidal wetlands. *Earth's Future*, 14, Article e2025EF006747. https://doi.org/10.1029/2025EF006747

Lu, Q., Bai, J., Zhang, G., Zhao, Q., & Wu, J. (2018). Spatial and seasonal distribution of carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur and their ecological stoichiometry in wetland soils along a water and salt gradient in the Yellow River Delta, China. *Physics and Chemistry of the Earth*, 104, 9–17. https://doi.org/10.1016/j.pce.2018.04.001

Lugo, A. E., & Snedaker, S. C. (1974). The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 39–64. https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000351

Macreadie, P. I., Akhand, A., Trevathan-Tackett, S. M., Duarte, C. M., Baldock, J., Bowen, J. L., & Connolly, R. M. (2025). Stabilisation and destabilisation of coastal blue carbon: The key factors. *Earth-Science Reviews*, 265, Article 105133. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2025.105133

Macreadie, P. I., Costa, M. D. P., Atwood, T. B., Friess, D. A., Kelleway, J. J., Kennedy, H., Lovelock, C. E., Serrano, O., & Duarte, C. M. (2021). Blue carbon as a natural climate solution. *Nature Reviews Earth and Environment*, 2(12), 826–839. https://doi.org/10.1038/s43017-021-00224-1

Maxwell, T. L., Canarini, A., Bogdanovic, I., Böckle, T., Martin, V., Noll, L., Prommer, J., Séneca, J., Simon, E., Piepho, H.-P., Herndl, M., Pötsch, E. M., Kaiser, C., Richter, A., Bahn, M., & Wanek, W. (2022). Contrasting drivers of belowground nitrogen cycling in a montane grassland exposed to a multifactorial global change experiment with elevated CO_2, warming, and drought. *Global Change Biology*, 28, 2425–2441. https://doi.org/10.1111/gcb.16035

McLeod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C. M., Lovelock, C. E., Schlesinger, W. H., & Silliman, B. R. (2011). A blueprint for blue carbon: Toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO_2. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(10), 552–560. https://doi.org/10.1890/110004

Meng, C., Jiang, J., Lv, S., Liu, P., Lin, G., Lei, K., & Li, X. (2026). Microbial mechanisms regulate soil carbon dynamics under nitrogen addition in mangrove wetlands of Dongzhai Harbor, Southern China. *Marine Pollution Bulletin*, 229, Article 119709. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2026.119709

Millán-Aguilar, O., Ordóñez-Rosas, M. L., Castillo-Cruz, I., Rodríguez-Arredondo, L., Ruiz-Domínguez, M., Hurtado-Oliva, M. Á., & Manzano-Sarabia, M. (2025). Nuisance growth of *Cissus verticillata* (Vitaceae) negatively affects the structure of mangroves in Marismas Nacionales Nayarit, Mexico. *Diversity*, 17, Article 407. https://doi.org/10.3390/ d17060407

Mitra, A. (2013). *Sensitivity of mangrove ecosystem to changing climate*. Springer. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-81-322-1509-7

Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C. M., Valdés, L., De Young, C., Fonseca, L., & Grimsditch, G. (Eds.). (2009). *Blue carbon: The role of healthy oceans in binding carbon. A rapid response assessment*. United Nations Environment Programme, GRID-Arendal.

Osório-Ferreira, T., Melo-Queiroz, H., Nuto-Nóbrega, G., de Souza-Júnior, V. S., Barcellos, D., Duim-Ferreira, A., & Otero, X. L. (2022). Litho-climatic characteristics and its control over mangrove soil geochemistry: A macro-scale approach. *Science of the Total Environment*, 811, Article 152152. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152152

Qin, G., Lu, Z., Gan, S., Zhang, L., Zhang, J., Zhou, J., Ding, R., Huang, X., Chen, H., He, H., Yu, M., Li, H., Lovelock, C. E., & Wang, F. (2024). Fate of soil organic carbon in estuarine mangroves: Evidences from stable isotopes and lignin biomarkers. *Catena*, 246, Article 108401. https://doi.org/10.1016/j.catena.2024.108401

Rao, J. K., Manjula, R. R., Suneetha, J., & Reddi, T. V. V. S. (2022). Ethnobotany of Mangroves: A Review. In S. C. Das, P. Thammineni, & E. C. Ashton (Eds.), *Mangroves: Biodiversity, livelihoods and conservation* (1st Ed, pp. 107–138). Springer. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-981-19-0519-3

Ray, R., Suwa, R., Miyajima, T., Munar, J., Yoshikai, M., San Diego-Mcglone, M. L., & Nadaoka, K. (2023). Sedimentary blue carbon dynamics based on chronosequential observations in a tropical restored mangrove forest. *Biogeosciences*, 20(4), 911–928. https://doi.org/10.5194/bg-20-911-2023

Reed, D., Chavez, S., Castañeda-Moya, E., Oberbauer, S. F., Troxler, T., & Malone, S. (2025). Resilience to hurricanes is high in mangrove blue carbon forests. *Global Change Biology*, 31, Article e70124. https://doi.org/10.1111/gcb.70124

Ren, H., Chen, H., Li, Z., & Han, W. (2010). Biomass accumulation and carbon storage of four different aged *Sonneratia apetala* plantations in Southern China. *Plant and Soil*, 327(1), 279–291. https://doi.org/10.1007/s11104-009-0053-7

Rubio-Cisneros, N. T., Aburto-Oropeza, O., Jackson, J., & Ezcurra, E. (2017). Coastal exploitation throughout Marismas Nacionales Wetlands in Northwest Mexico. *Tropical Conservation Science*, 10, 1–10. https://doi.org/10.1177/1940082917697261

Servicio de Información sobre Sitios Ramsar. (2001). *Marismas Nacionales*. https://rsis.ramsar.org/es/ris/732?language=en

Sreelekshmi, M., Ganguly, D., Bonthu, S., Muruganandam, R., Manodheepan, K. K., Prasad, M. H. K., Selvam, A. P., & Purvaja, R. (2025). Assessing carbon stocks and their economic value of mangrove ecosystem in the Krishna Delta: A blue carbon ecosystem service modelling approach. *Regional Studies in Marine Science*, 89, Article 104406. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104406

Taillardat, P., Friess, D. A., & Lupascu, M. (2018). Mangrove blue carbon strategies for climate change mitigation are most effective at the national scale. *Biology Letters*, 14(10) Article 20180251. https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0251

Tomlinson, P. B. (1986). *The botany of mangroves*. In Cambridge University Press.

Troche-Souza, C., Villeda-Chávez, E., Vázquez-Balderas, B., Velázquez-Salazar, S., Vázquez-Morán, V. H., Rosas-Aceves, O. G., & Flores-de-Santiago, F. (2025). Spatial distribution of mangrove forest carbon stocks in Marismas Nacionales, Mexico: Contributions to climate change adaptation and mitigation. *Forests*, 16, Article 1224. https://doi.org/https://doi.org/10.3390/f16081224

Valderrama-Landeros, L., Blanco y Correa, M., Flores-Verdugo, F., Álvarez-Sánchez, L. F., & Flores-de-Santiago, F. (2020). Spatiotemporal shoreline dynamics of Marismas Nacionales, Pacific coast of Mexico, based on a remote sensing and GIS mapping approach. *Environmental Monitoring and Assessment*, 192, Article 123. https://doi.org/10.1007/s10661-020-8094-8

Valderrama-Landeros, L., Flores-de-Santiago, F., Ávila-Flores, G., Flores-Verdugo, F., Alcántara-Maya, J. A., Troche-Souza, C., Velázquez-Salazar, S., Vázquez-Balderas, B., Villeda-Chávez, E., Manzano-Sarabia, M., Valdez-Hernández, J. I., Millán-Aguilar, O., & Suárez, E. L. (2024). IUCN red list of ecosystems, mangroves of the warm temperate Northeast Pacific. *EcoEvoRxiv*, Advance online publication. https://doi.org/https://doi.org/10.32942/X2B03V

Valdés-Velarde, E., Valdez-Hernández, J. I., Ordaz-Chaparro, V. M., Gallardo-Lancho, J. F., Pérez-Nieto, J., & Ayala-Sánchez, C. (2011). Evaluación del

carbono orgánico en suelos de los manglares de Nayarit. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2(8), 47–58. https://doi.org/10.29298/rmcf.v2i8.540

Villarreal-Rosas, J., Brown, C. J., Andradi-Brown, D. A., Domínguez, R., Jacobo, P., Martínez, A., Mascote, C., Najera, E., Paiz, Y., Vázquez Moran, V. H., Villarreal, J., & Adame, M. F. (2024). Integrating socioeconomic and ecological data into restoration practice. *Conservation Biology*, 38(14), Article e14286. https://doi.org/10.1111/cobi.14286

Vizcaya-Martínez, D. A., Flores-de-Santiago, F., Valderrama-Landeros, L., Serrano, D., Rodríguez-Sobreyra, R., Álvarez-Sánchez, L. F., & Flores-Verdugo, F. (2022). Monitoring detailed mangrove hurricane damage and early recovery using multisource remote sensing data. *Journal of Environmental Management*, 320, Article 115830. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115830

Wang, Q., Wen, Y., Zhao, B., Hong, H., Liao, R., Li, J., Liu, J., Lu, H., & Yan, C. (2021). Coastal soil texture controls soil organic carbon distribution and storage of mangroves in China. *Catena*, 207, Article 105709. https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105709

Wang, Y., Feng, J., Wang, Z., Xu, Y., Tan, Q., Gao, M., & Yang, Q. (2026). Distinct partitioning of sediment organic carbon fractions (POC vs. MAOC) across a tidal gradient from mangrove to mudflats: Implications for carbon stock stability. *Gondwana Research*, 155, 300–309. https://doi.org/10.1016/j.gr.2026.02.004

Yimatsa, N., Watanabe, Y., Kida, M., Kondo, M., Umnouysin, S., Suchewaboripont, V., Rodtassana, C., Iimura, Y., Yoshitake, S., Fujitake, N., Poungparn, S., & Ohtsuka, T. (2026). Ecosystem carbon storage including soil to 3 m depth and carbon increment along a young mangrove restoration in Central Thailand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 341, Article 110158. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2026.110158

Zhang, X., Yin, Z., Chen, Y., Liu, J., Liu, S., Li, F., Fu, C., & Wang, Y. (2026). Carbon stock spatial patterns in mangroves of Shankou, Guangxi. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 19, 3402–3413. https://doi.org/10.1109/JSTARS.2025.3649309

2 GLOBAL TRENDS IN BLUE CARBON RESEARCH IN MANGROVES

Este capítulo fue publicado como:

Hernández-Hernández, E., Valdés-Velarde, E., Ugalde-Lezama, S., Márquez-Berber, S. R., & Ávila-Flores, G. (2024). Global trends in blue carbon research in mangroves. *Agro Productividad*, 17(6), 131-140. https://doi.org/10.32854/agrop.v17i6.2818

2.1 Abstract

Objective: To identify the central themes and research trends on blue carbon in mangroves through a bibliometric análisis of the existing global scientific literature. **Design/methodology/approach**: A total of 1,128 scientific documents from the period 1986-2023 were analyzed, obtained from the Scopus database. The Bibliometrix package in R Studio and VOSviewer were used for processing. **Results**: The results, encompassing 4,602 authors, 94 countries, 64 research areas, and 346 journals, indicated an exponential growth (R^2=0.99) in mangrove carbon research. The most productive author, country, research area, and journal were Lovelock, L. C., the United States of America, environmental sciences, and Science of The Total Environment, respectively. The studies focused on four thematic clusters: carbon storage, sedimentation, carbon dynamics, and climate change and anthropogenic impact. Topics related to blue carbon, carbon stores, climate change, restoration, and remote sensing are currently of significant interest to the scientific community. **Limitations on study/implications**: While Scopus covers a vast number of peer-reviewed journals, it may omit some relevant research on the topic. Although the main research themes were identified, more in-depth information on each of them is still needed. **Findings/conclusions:** Four globally relevant themes in blue carbon research in mangroves were identified, providing a roadmap for researchers to strategically direct efforts and funding in future scientific investigations.

Keywords: Carbon stores, sediments, carbon dynamics, climate change, anthropogenic impact

---

Sometido a: Agro Productividad

Estado: Publicado

2.2 Introduction

Since the second half of the last century, Lugo & Snedaker (1974) pointed out that mangroves are wetlands composed of halophytic plants that develop along the tropical and subtropical intertidal zones of the planet. These ecosystems have a significant capacity to capture and store carbon dioxide (CO_2) from the atmosphere (Duarte de Paula Costa & Macreadie, 2022), thus playing a crucial role in climate change mitigation and adaptation (Macreadie et al., 2021).

The organic carbon (C) captured and stored by mangroves is termed “blue carbon” a concept introduced to underscore the significant contribution of ocean and coastal ecosystems with vegetation to carbon capture (Nellemann et al., 2009). Global interest from various stakeholders in blue carbon has spurred the scientific community to address a breadth of uncertainties surrounding carbon science in mangroves (Macreadie et al., 2019). While some important topics have been well-documented in abundant scientific literature (Duarte de Paula Costa & Macreadie, 2022; Yin et al., 2023), there are still areas that require greater attention.

Bibliometrics is considered one of the most effective tools for the quantitative and qualitative analysis of academic literature. Through statistical methods based on computer science, bibliometrics allows exploration of the current state of scientific research (De Moya-Anegón et al., 2007). This analysis also helps identify gaps and trends to strategically guide efforts and budgets for scientific research (Chen, 2017). Therefore, the objective of this study was to identify the central themes and research trends on blue carbon in mangroves through bibliometric analysis of the existing global scientific literature.

2.3 Materials and methods

The document search was conducted on September 6, 2023, using Scopus, which is widely recognized for its authority and importance in the international scientific community. An advanced search strategy with Boolean operators was employed, using the following equation: TITLE-ABS-KEY (“mangrove” OR “mangroves” AND “carbon sink” OR “carbon storage” OR “carbon sequest” OR “blue carbon” OR “carbon burial” OR “carbon pool” OR “carbon stock” OR “carbon

accumulation" OR "carbon drawdown" OR "carbon cycl"). Additionally, a filter was applied for document type, selecting only research and review articles.

For the processing and analysis of the documents, eight indicators were utilized: number of documents, language, historical scientific production, research area, geographical distribution, most productive authors, most cited articles, and most productive journals. To perform a quantitative and statistical analysis of these indicators, the Bibliometrix package in RStudio was employed (Aria & Cuccurullo, 2017).

Cluster analysis was conducted to identify thematic groups in the current state of research using the keyword co-occurrence technique in VOSviewer (van Eck & Waltman, 2010). Additionally, to identify current topics of interest among researchers, an overlaid visualization of the co-occurrence network was utilized. Keyword co-occurrence included all terms from titles, abstracts, and keywords of the documents, with a minimum occurrence threshold set at 14 to facilitate network visualization.

2.4 Results and discussion

A total of 1,281 documents related to blue carbon in mangroves were recorded (1,172 research articles and 109 reviews) over a period of 37 years (1986-2023), with the majority published in English (1,241). Historical scientific production shows exponential growth (R^2=0.99, Figure 1) in the number of publications. Publication trends can be categorized into three distinct periods.

Firstly, the exploratory phase (1986-2008) saw a maximum of five documents published per year. Secondly, the phase of steady growth (2009-2014) began after Nellemann et al. (2009) first introduced the term "blue carbon" to the literature. Lastly, the period of rapid development (2015-2023) which started following the 21st United Nations Climate Change Conference and the Paris Agreement, events that led to the official recognition of the role of blue carbon ecosystems in climate change mitigation and adaptation (Zhong et al., 2023).

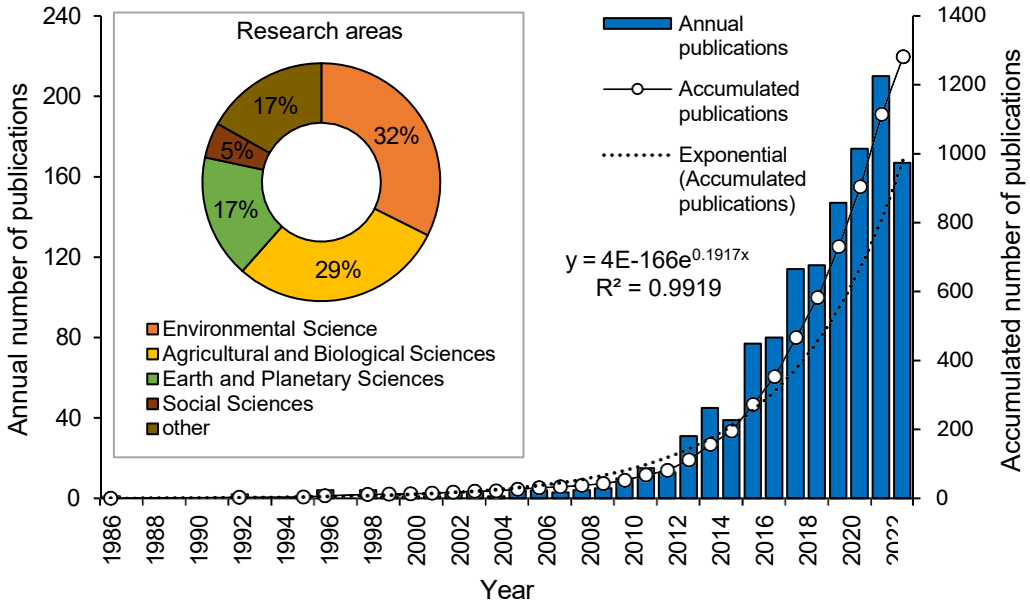

Figura 1. Historical global scientific production and research areas on carbon in mangroves during the period 1986-2023.

Studies were classified into 64 research areas related to the topic of interest, demonstrating that blue carbon science in mangroves is a multidisciplinary field, similar to findings reported by Jiang et al. (2022). The most popular research areas were environmental sciences and agricultural and biological sciences, accounting for over 60 % of the scientific production (Figure 1). Social sciences showed significant growth, ranking fourth, highlighting the importance of including mangroves in national greenhouse gas inventories (Friess, 2023) and their connection with rural communities (Herrera-Silveira et al., 2020). Moreover, there is a need to enhance research in the field of economics to reduce uncertainty in carbon valuation (Macreadie et al., 2019).

Regarding geographical distribution, a total of 94 countries were identified as involved in research on this topic (Figure 2). More than 50 % of the total publications were jointly produced by the three most productive nations: United States of America (348), Australia (284), and China (242). Indonesia, United Kingdom, and Brazil followed in the ranking. Mexico ranked 11th with 61 documents.

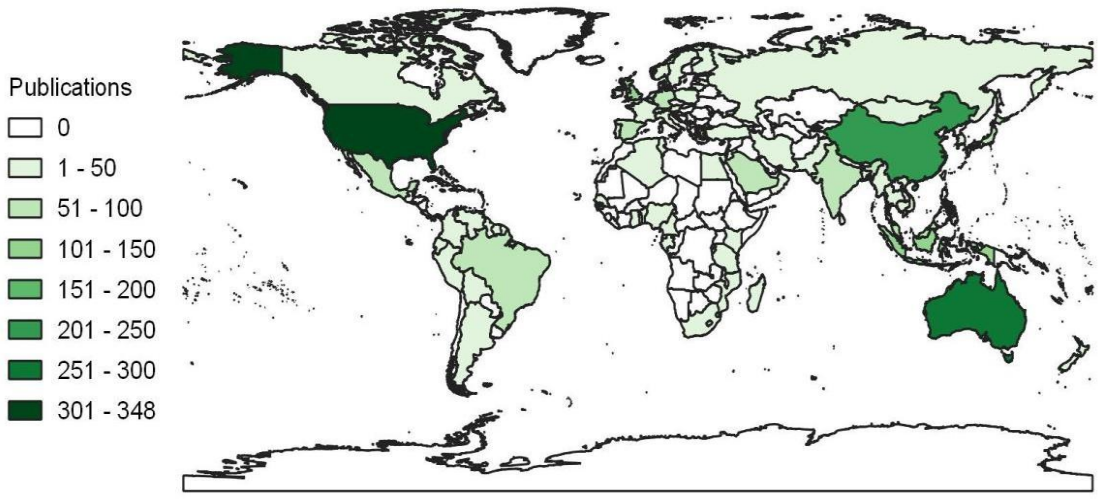

Figura 2. Countries that published on carbon in mangroves during the period 1986-2023.

This distribution responds to two main reasons: the level of economic development of the country and the extent of mangrove coverage they have. Thus, developed countries like the United States of America, China, and the United Kingdom, which have little to no mangrove coverage, benefited from their strong economic base facilitating high scientific output (Yin et al., 2023). Conversely, the extensive mangrove ecosystems in Indonesia, Australia, and Brazil —ranked first, second, and third globally in terms of area— explain their high number of publications (Bunting et al., 2018). In contrast, Mexico ranks fourth in mangrove area but studies on this topic are considered scarce, indicating a need for more assessments to promote climate change adaptation, in Mexico and other developing countries rich in blue carbon (Herrera-Silveira et al., 2020).

Out of the 4,602 authors involved in the research, the top ten most productive in terms of number of publications come from five different countries (Cuadro 1). Six of these authors are affiliated with institutions in Australia, the second most productive country globally. The strong performance of Australian researchers in blue carbon science was also noted by Jiang et al. (2022).

Within the top ten most cited articles, the primary one addresses methodology for estimating tree carbon in tropical forests (Cuadro 2). Only two of these articles

exclusively studied mangroves, while the others evaluated them alongside other coastal ecosystems. Moreover, four out of the ten were published before the term “blue carbon” was first introduced in the literature (2009), including the most cited and inf luential article in blue carbon science (Duarte de Paula Costa & Macreadie, 2022).

Cuadro 1. Authors who produced the highest number of publications on carbon in mangroves during the 1986-2023 period.

Number	Authors	Affiliation	Publications	Citations
1	Lovelock, C. E.	The University of Queensland, Australia	51	2117
2	Sanders, C. J.	Southern Cross University, Australia	48	1020
3	Duarte, C. M.	King Abdullah University, Arabia Saudí	39	2307
4	Macreadie, P. I.	Deakin University, Australia	35	909
5	Friess, D. A.	Tulane University, United States of America	33	1169
6	Santos, I. R.	Southern Cross University, Australia	32	770
7	Serrano, O.	Spanish National Research Council, Spain	25	704
8	Maher, D. T.	Southern Cross University, Australia	24	686
9	Rogers, K.	University of Wollongong, Australia	23	712
10	Murdiyarso, D.	IPB University, Indonesia	21	1214

Cuadro 2. Most cited articles in research on blue carbon in mangroves during the 1986-2023 period.

Number	Article	Authors	Citations
1	Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests	Chave et al. (2005)	2139
2	A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO_2	Mcleod et al. (2011)	2051
3	Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics	Donato et al. (2011)	1765
4	Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils	Chmura et al. (2003)	1178
5	Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock	Fourqurean et al. (2012)	1159
6	The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation	Duarte et al. (2013)	1151
7	Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle	Duarte et al. (2005)	962
8	Estimating Global “Blue Carbon” Emissions from Conversion and Degradation of Vegetated Coastal Ecosystems	Pendleton et al. (2012)	958
9	Carbon cycling and storage in mangrove forests	Alongi (2014)	862
10	Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystem	Gattuso et al. (1998)	804

The ten journals (out of a total of 346) with the highest scientific impact related to blue carbon in mangroves represented 25.9 % of the total production (Cuadro 3). The research landscape was dominated by Elsevier (four journals) and Springer (two journals), while other publishers had only one journal each in the top 10 list. Science of The Total Environment and Estuarine, Coastal and Shelf Science were the most productive, similar to findings highlighted by Jiang et al. (2022).

Cuadro 3. Most productive journals in blue carbon research in mangroves during the period 1986-2023.

Number	Journal	Impact factor	Quartile	Publications
1	Science of The Total Environment (Elsevier)	9.8	Q1	67
2	Estuarine, Coastal and Shelf Science (Elsevier)	2.8	Q1	53
3	Forests (MDPI)	2.9	Q1	35
4	Global Change Biology (Wiley Online Library)	11.6	Q1	31
5	Frontiers in Marine Science (Frontiers)	3.7	Q1	29
6	Wetlands (Springer)	2.0	Q2	25
7	Regional Studies in Marine Science (Elsevier)	2.1	Q2	24
8	Wetlands Ecology and Management (Springer)	1.8	Q2	24
9	Forest Ecology and Management (Elsevier)	3.7	Q1	23
10	Biodiversitas (Society for Indonesian Biodiversity)	1.5	Q3	21

Regarding the current state of blue carbon science in mangroves, from a total of 6,520 keywords and 275 terms retained through co-occurrence, four clusters of research were identified (Figura 3):

I) Carbon storage (red cluster). This thematic group comprises the largest number of studies, primarily related to the estimation of carbon stocks in tree biomass and soil components across different regions worldwide (Akhand et al., 2023). Long-term accumulation rates are reported to a lesser extent due to their difficulty in obtaining, yet Adame et al. (2015) emphasize their critical role in carbon payment programs. Globally, approximate values between 856 and 1,023 Mg ha^{-1} of total ecosystem carbon reservoirs are noted (Alongi, 2014; Kauffman et al., 2020). Remote sensing is also addressed in this cluster as an emerging technological

opportunity to enhance the accuracy of carbon measurement and monitoring in mangroves (Araya-Lopez et al., 2023).

II) Sedimentation (green cluster). Sediment in mangroves accounts for between 70 and 85 % of the total ecosystem carbon stocks (Beloto et al., 2023), making it the focus of the majority of publications analyzed in this group. Recent studies in this cluster have implemented stable isotopes to effectively distinguish the origin of organic matter in sediments (Tang et al., 2023). As noted by Huang et al. (2023), mangrove sediments derive from a variety of terrestrial, limnetic, and marine sources, including leaf litter and mangrove roots, algae, microalgae, and phytoplankton. On the other hand, some studies assess the impact of sea level rise on sediment accretion and its potential effect on carbon reservoirs (Saintilan et al., 2023).

III) Carbon dynamics (blue cluster). An important theme in this cluster is the study of vertical and horizontal carbon fluxes in mangroves to understand their complex cycle. Studies highlight the significance of lateral exchange of dissolved and particulate organic carbon between mangroves and other coastal ecosystems (Lu et al., 2023; Ray et al., 2021). Regarding greenhouse gas flux measurements, in addition to carbon dioxide (CO_2), methane (CH_4) and nitrous oxide (N_2O) have been addressed, though they remain limited in many regions (Sugiana et al., 2023). Multiple factors control carbon flux in these ecosystems, prominently biotic factors (Zhao et al., 2023), as well as spatial-temporal and physical factors (Nie et al., 2023).

IV) Climate change and anthropogenic impact (yellow cluster). This group addresses the study of carbon in mangroves as a nature-based solution to mitigate climate change (Zeng et al., 2021), a topic of significant interest in achieving the global goal of limiting the increase in global temperature to no more than 1.5 °C by 2035. Relevant studies include those evaluating the impact of mangrove loss and land use change on CO_2 emissions to the atmosphere (Adame et al., 2021; Das et al., 2023), as well as those focusing on the conservation and restoration of these wetlands as a

measure for carbon sequestration (Ray et al., 2023; Sharma et al., 2023). Additionally, the effects of climate change on future carbon stocks are analyzed through modeling approaches (Chatting et al., 2022).

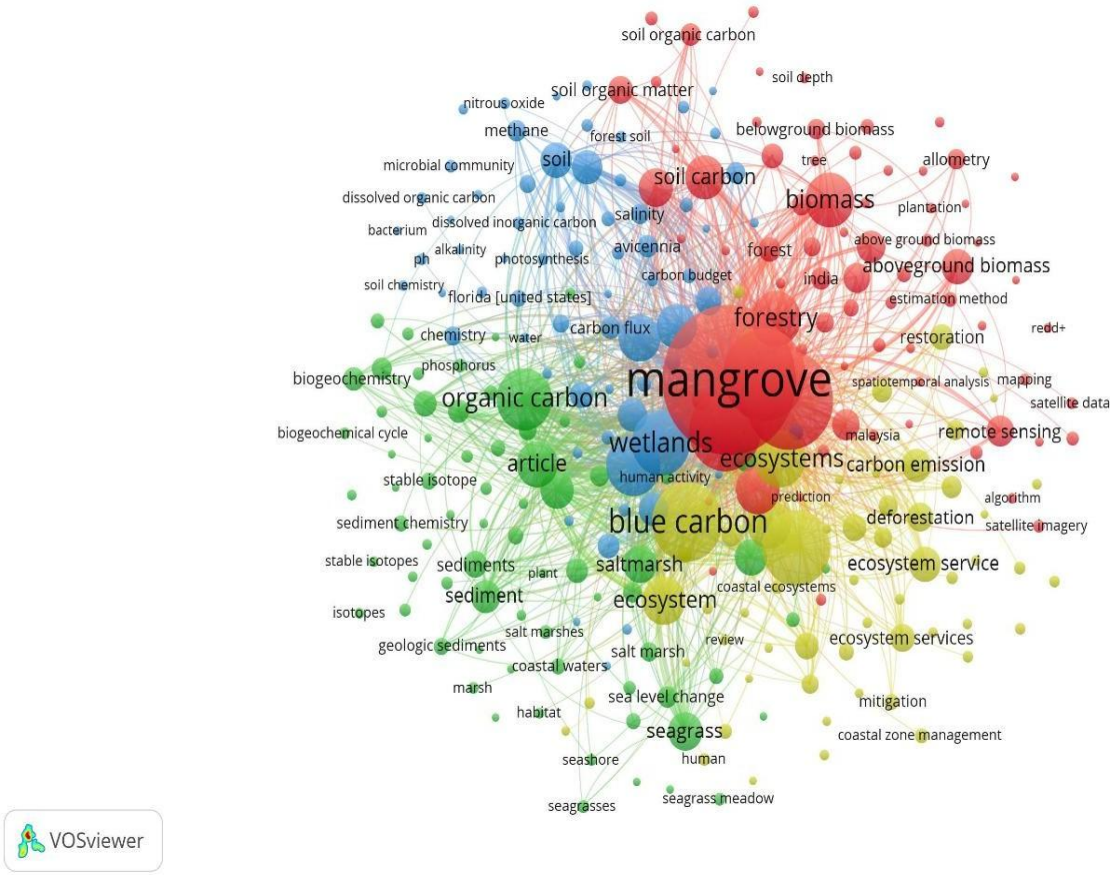

Figura 3. Co-occurrence network map based on articles related to carbon in mangroves during the period 1986-2023.

Regarding current research interests, the overlay map of the co-occurrence network depicts them in yellow circles (Figura 4). Notably among these are blue carbon and carbon stocks, which, despite being extensively studied, still have regions of the world where such research is scarce (Herrera-Silveira et al., 2020). Other recent topics of interest include climate change, greenhouse gas emissions, sea level rise, eutrophication, nutrients, restoration, conservation, biodiversity, microbial community, and remote sensing. Future research is expected to focus on addressing these topics.

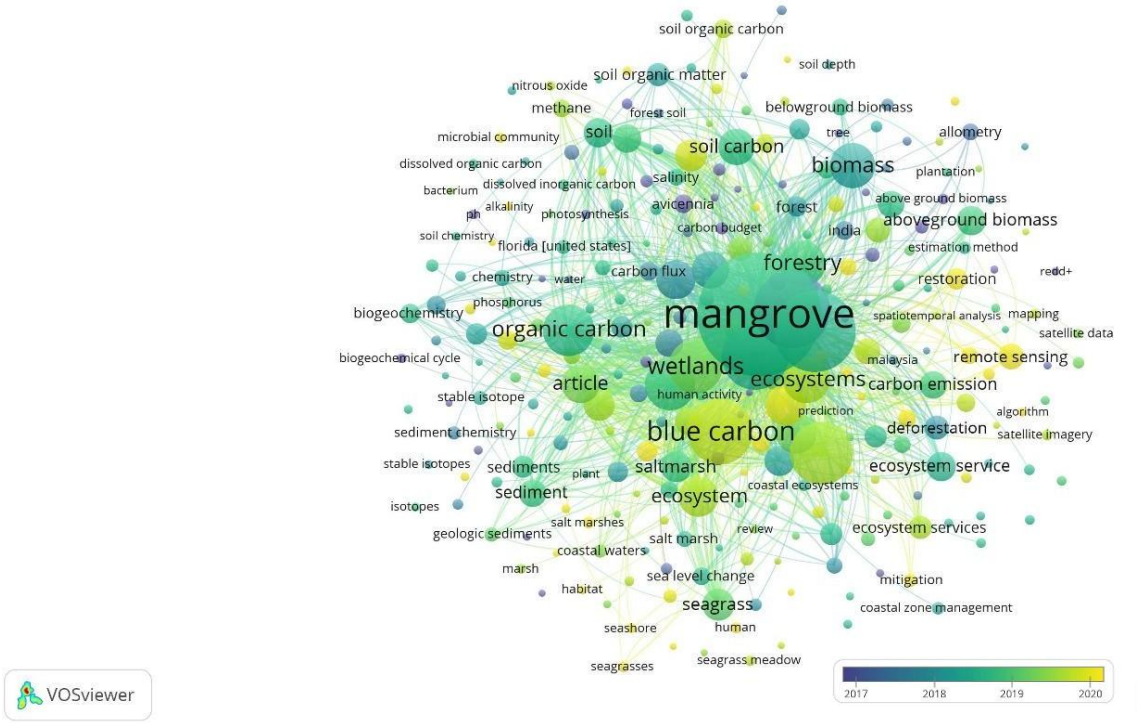

Figura 4. Overlay map of the co-occurrence network based on articles related to carbon in mangroves during the period 1986-2023.

2.5 Conclusions

The study successfully identified four key thematic trends in global research on blue carbon in mangroves, which can serve as a roadmap for researchers to strategically allocate efforts and funding in the future. Significant research has focused on carbon stock estimations, yet there is a need to increase studies providing insights into capture rates. Future research should target regions with scarce data to promote conservation and restoration efforts for these ecosystems. This study also highlights the importance of addressing research gaps related to the sociopolitical aspects of blue carbon science in these wetlands.

2.6 References

Adame, M. F., Connolly, R. M., Turschwell, M. P., Lovelock, C. E., Fatoyinbo, T., Lagomasino, D., Goldberg, L. A., Holdorf, J., Friess, D. A., Sasmito, S. D., Sanderman, J., Sievers, M., Buelow, C., Kauffman, J. B., Bryan-Brown, D., & Brown, C. J. (2021). Future carbon emissions from global mangrove forest loss. *Global Change Biology*, 27(12), 2856-2866. https://doi.org/10.1111/gcb.15571

Adame, M. F., Santini, N. S., Tovilla, C., Vázquez-Lule, A., Castro, L., & Guevara, M. (2015). Carbon stocks and soil sequestration rates of tropical riverine wetlands. *Biogeosciences*, 12(12), 3805-3818. https://doi.org/10.5194/bg-12-3805-2015

Akhand, A., Chanda, A., Jameel, Y., & Dasgupta, R. (2023). The present state-of-the-art of blue carbon repository in India: a meta-analysis. *Sustainability Science*, 18(2), 1031-1042. https://doi.org/10.1007/s11625-022-01181-4

Alongi, D. M. (2014). Carbon cycling and storage in mangrove forests. Annual Review of Marine Science, 6, 195-219. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020

Araya-Lopez, R., de Paula Costa, M. D., Wartman, M., & Macreadie, P. I. (2023). Trends in the application of remote sensing in blue carbon science. Ecology and Evolution, 13(9), 1-13. https://doi.org/10.1002/ece3.10559

Aria, M., & Cuccurullo, C. (2017). bibliometrix: An R-tool for comprehensive science mapping analysis. Journal of Informetrics, 11(4), 959–975. https://doi.org/10.1016/j.joi.2017.08.007

Beloto, N., Cotovicz, L. C., Rodrigues, J. V. M., Gmach, M. R., Zimmer, M., Helfer, V., Soares, M. O., & Bezerra, L. E. A. (2023). Blue carbon stock heterogeneity in Brazilian mangrove forests: A systematic review. Marine Pollution Bulletin, 197, 115694. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115694

Bunting, P., Rosenqvist, A., Lucas, R. M., Rebelo, L. M., Hilarides, L., Thomas, N., Hardy, A., Itoh, T., Shimada, M., & Finlayson, C. M. (2018). The global mangrove watch - A new 2010 global baseline of mangrove extent. Remote Sensing, 10(10), 1669. https://doi.org/10.3390/rs10101669

Chatting, M., Al-Maslamani, I., Walton, M., Skov, M. W., Kennedy, H., Husrevoglu, Y. S., & Le Vay, L. (2022). Future Mangrove Carbon Storage Under Climate Change and Deforestation. Frontiers in Marine Science, 9, 781876. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.781876

Chen, C. (2017). Science Mapping: A Systematic Review of the Literature. Journal of Data and Information Science, 2(2), 1-40. https://doi.org/10.1515/jdis-2017-0006

Das, N., Mondal, A., Saha, N. C., Ghosh, S., & Mandal, S. (2023). Decadal loss of above-ground biomass and subsequent potential CO2 emission from the Sundarbans mangrove ecosystem, India. Acta Ecologica Sinica, 43(3), 452-458. https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.11.002

De Moya-Anegón, F., Chinchilla-Rodríguez, Z., Vargas-Quesada, B., Corera-Álvarez, E., Muñoz-Fernández, F. J., González-Molina, A., & Herrero-Solana, V. (2007). Coverage analysis of Scopus: A journal metric approach. Scientometrics, 73(1), 53-78. https://doi.org/10.1007/s11192-007-1681-4

Duarte de Paula Costa, M., & Macreadie, P. I. (2022). The Evolution of Blue Carbon Science. Wetlands, 42, 109. https://doi.org/10.1007/s13157-022-01628-5

Friess, D. A. (2023). The potential for mangrove and seagrass blue carbon in Small Island States. Current Opinion in Environmental Sustainability, 64, 101324. https://doi.org/10.1016/j.cosust.2023.101324

Herrera-Silveira, J. A., Pech-Cardenas, M. A., Morales-Ojeda, S. M., Cinco-Castro, S., Camacho-Rico, A., Sosa, J. P. C., Mendoza-Martinez, J. E., Pech-Poot, E. Y., Montero, J., & Teutli-Hernandez, C. (2020). Blue carbon of Mexico, carbon stocks and f luxes: A systematic review. PeerJ, 8, e8790. https://doi.org/10.7717/peerj.8790

Huang, R., He, J., Wang, N., Christakos, G., Gu, J., Song, L., Luo, J., Agusti, S., Duarte, C. M., & Wu, J. (2023). Carbon sequestration potential of transplanted mangroves and exotic saltmarsh plants in the sediments of subtropical wetlands. Science of the Total Environment, 904(1), 166185. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166185

Jiang, L., Yang, T., & Yu, J. (2022). Global trends and prospects of blue carbon sinks: a bibliometric analysis. Environmental Science and Pollution Research, 29(44), 65924-65939. https://doi.org/10.1007/s11356-022-22216-4

Kauffman, J. B., Adame, M. F., Arifanti, V. B., Schile-Beers, L. M., Bernardino, A. F., Bhomia, R. K., Donato, D. C., Feller, I. C., Ferreira, T. O., Jesus Garcia, M. del C., MacKenzie, R. A., Megonigal, J. P., Murdiyarso, D., Simpson, L., & Hernández Trejo, H. (2020). Total ecosystem carbon stocks of mangroves across broad global environmental and physical gradients. Ecological Monographs, 90(2), 1–18. https://doi.org/10.1002/ecm.1405

Lu, Z., Xiao, K., Wang, F., Wang, Y., Yu, Q., & Chen, N. (2023). Salt marsh invasion reduces recalcitrant organic carbon pool while increases lateral export of dissolved inorganic carbon in a subtropical mangrove wetland. Geoderma, 437, 116573. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116573

Lugo, A. E., & Snedaker, S. C. (1974). The Ecology of Mangroves. Annual Review of Ecology and Systematics, 5, 39-64. https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000351

Macreadie, P. I., Anton, A., Raven, J. A., Beaumont, N., Connolly, R. M., Friess, D. A., Kelleway, J. J., Kennedy, H., Kuwae, T., Lavery, P. S., Lovelock, C. E., Smale, D. A., Apostolaki, E. T., Atwood, T. B., Baldock, J., Bianchi, T. S., Chmura, G. L., Eyre, B. D., Fourqurean, J. W.,..... Duarte, C. M. (2019). The future of Blue Carbon science. Nature Communications, 10(1), 1-13. https://doi.org/10.1038/s41467-019-11693-w

Macreadie, P. I., Costa, M. D. P., Atwood, T. B., Friess, D. A., Kelleway, J. J., Kennedy, H., Lovelock, C. E., Serrano, O., & Duarte, C. M. (2021). Blue carbon as a natural climate solution. Nature Reviews Earth and Environment, 2(12), 826-839. https://doi.org/10.1038/s43017-021-00224-1

Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C. M., Valdés, L., De Young, C., Fonseca, L., & Grimsditch, G. (2009). Blue carbon: A Rapid Response Assessment. In Environment. http://www.grida.no/files/publications/blue-carbon/BlueCarbon_screen.pd

Nie, S., Ouyang, X., Wang, W., Zhu, Z., Guo, F., Yang, Z., & Lee, S. Y. (2023). Sediment CO2 Flux from a Mangrove in Southern China: Is It Controlled by Spatiotemporal, Biotic or Physical Factors? Forests, 14(4). https://doi.org/10.3390/f14040782

Ray, R., Miyajima, T., Watanabe, A., Yoshikai, M., Ferrera, C. M., Orizar, I., Nakamura, T., San Diego-McGlone, M. L., Herrera, E. C., & Nadaoka, K. (2021). Dissolved and particulate carbon export from a tropical mangrove-dominated riverine system. Limnology and Oceanography, 66(11), 3944-3962. https://doi.org/10.1002/lno.11934

Ray, R., Suwa, R., Miyajima, T., Munar, J., Yoshikai, M., San Diego-Mcglone, M. L., & Nadaoka, K. (2023). Sedimentary blue carbon dynamics based on chronosequential observations in a tropical restored mangrove forest. Biogeosciences, 20(4), 911-928. https://doi.org/10.5194/bg-20-911-2023

Saintilan, N., Horton, B., Törnqvist, T. E., Ashe, E. L., Khan, N. S., Schuerch, M., Perry, C., Kopp, R. E., Garner, G. G., Murray, N., Rogers, K., Albert, S., Kelleway, J., Shaw, T. A., Woodroffe, C. D., Lovelock, C. E., Goddard, M. M., Hutley, L. B., Kovalenko, K., ... Guntenspergen, G. (2023). Widespread retreat of coastal habitat is likely at warming levels above 1.5 °C. Nature, 621(7977), 112-119. https://doi.org/10.1038/s41586-023-06448-z

Sharma, S., Ray, R., Martius, C., & Murdiyarso, D. (2023). Carbon stocks and f luxes in Asia-Pacific mangroves: current knowledge and gaps. Environmental Research Letters, 18(4), 044002. https://doi.org/10.1088/1748-9326/acbf6c

Sugiana, I. P., Faiqoh, E., Adame, M. F., Indrawan, G. S., Andiani, A. A. E., Dewi, I. G. A. I. P., & Dharmawan, I. W. E. (2023). Soil greenhouse gas f luxes to the atmosphere during the wet season across mangrove zones in Benoa Bay, Indonesia. Asian Journal of Atmospheric Environment, 17, 13. https://doi.org/10.1007/s44273-023-00014-9

Tang, D., Liu, X., Xia, Z., Hou, J., Yang, X., Li, P., & Yuan, X. (2023). Sources of organic matter and carbon stocks in two mangrove sediment cores and surface sediment samples from Qinglan Bay, China. Science of the Total Environment, 893, 164897. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164897

van Eck, N. J., & Waltman, L. (2010). Software survey: VOSviewer, a computer program for bibliometric mapping. Scientometrics, 84(2), 523-538. https://doi.org/10.1007/s11192-009-0146-3

Yin, S., Wang, J., & Zeng, H. (2023). A bibliometric study on carbon cycling in vegetated blue carbon ecosystems. Environmental Science and Pollution Research, 30(30), 74691-74708. https://doi.org/10.1007/s11356-023-27816-2

Zeng, Y., Friess, D. A., Sarira, T. V., Siman, K., & Koh, L. P. (2021). Global potential and limits of mangrove blue carbon for climate change mitigation. Current Biology, 31(8), 1737-1743.e3. https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.01.070

Zhao, X., Chen, Z., Xu, Y., Zhai, X., Song, X., Xu, H., Lü, X., & Li, X. (2023). Linkages between organic carbon composition and microbial community structure in two contrasting subtropical mangrove sediments in southern China. Regional Studies in Marine Science, 66, 103159. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.103159

Zhong, C., Li, T., Bi, R., Sanganyado, E., Huang, J., Jiang, S., Zhang, Z., & Du, H. (2023). A systematic overview, trends and global perspectives on blue carbon: A bibliometric study (2003-2021). Ecological Indicators, 148, 110063. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110063

3 ESTRUCTURA FORESTAL Y CARBONO ARBÓREO EN MANGLARES BAJO DIFERENTES FACTORES DE CAMBIO EN MARISMAS NACIONALES

3.1 Abstract

Introduction: Mangroves are strategic blue carbon sinks whose storage capacity in tree biomass depends on structural complexity. However, various natural and anthropogenic factors alter this structure and compromise this ecosystem service. **Objectives:** To evaluate the effect of different change factors on forest structure and tree carbon stocks in the mangroves of Marismas Nacionales, Nayarit. **Methods:** In February 2024, eight sampling sites were assessed within 400 m^2 units under five factors: no apparent disturbance (SPA), wood extraction (EXT), hydrological rehabilitation (REH), biotic competition (COM), and sedimentary imbalance (DES). All individuals with normal diameter (DN) ≥ 2.5 cm were measured to determine tree features, structural indices, diversity, and arboreal carbon stocks. **Results:** All tree features differed significantly ($p < 0.05$). The SPA condition exhibited greater structural development (heights up to 19 m), higher diversity (H´= 0.74; S= 3), maximum basal area (21.90 m^2 ha^{-1}), and total carbon (82.72 Mg ha^{-1}). Change factors simplified vertical canopy structure and reduced diversity (H´ ≤ 0.36), resulting in monospecific conditions in REH and DES. In DES, low density (650 ind ha^{-1}) was offset by remnant mature stems retaining high carbon stocks (73.39 Mg ha^{-1}), statistically comparable to SPA ($p > 0.05$). EXT and COM accumulated 26.65 and 44.15 Mg ha^{-1}, while REH recorded the lowest basal area (3.08 m^2 ha^{-1}) and carbon (4.77 Mg ha^{-1}) due to its early recovery stage. **Conclusions:** Change factors significantly simplify mangrove structure and reduce tree diversity. However, such degradation does not necessarily trigger an immediate loss of carbon, varying according to the regeneration stage or the presence of remnant mature individuals. Bridging the gap between legal protection and ecological decline requires local governance and adaptive management.

Keywords: blue carbon; sedimentary imbalance; biotic competition; wood extraction; hydrological rehabilitation; diversity.

Sometido a: Revista de Biología Tropical

Estado: Enviado

3.2 Resumen

Introducción: Los manglares son sumideros estratégicos de carbono azul, cuya capacidad de almacenamiento en la biomasa arbórea depende de la complejidad estructural. Sin embargo, diversos factores naturales y antropogénicos alteran esta estructura y comprometen este servicio ecosistémico. **Objetivos:** Evaluar el efecto de diferentes factores de cambio sobre la estructura forestal y los almacenes de carbono arbóreo en los manglares de Marismas Nacionales, Nayarit. **Métodos:** En febrero de 2024, se evaluaron ocho sitios de muestreo en unidades de 400 m^2 bajo cinco factores: sin perturbación aparente (SPA), extracción de madera (EXT), rehabilitación hidrológica (REH), competencia biótica (COM) y desequilibrio sedimentario (DES). Se midieron todos los individuos con diámetro normal (DN) ≥ 2.5 cm para determinar atributos dasométricos, índices estructurales, de diversidad y almacenes de carbono arbóreo. **Resultados:** Todos los atributos dasométricos difirieron significativamente ($p < 0.05$). SPA presentó mayor desarrollo estructural (alturas hasta 19 m), mayor diversidad (H´= 0.74; S= 3), máxima área basal (21.90 m^2 ha^{-1}) y carbono total (82.72 Mg ha^{-1}). Los factores de cambio simplificaron la estructura vertical y redujeron la diversidad (H´ ≤ 0.36), con condiciones monoespecíficas en REH y DES. En DES, la baja densidad (650 ind ha^{-1}) fue compensada por fustes adultos remanentes con un almacén alto de carbono (73.39 Mg ha^{-1}), estadísticamente similar a SPA ($p > 0.05$). EXT y COM acumularon 26.65 y 44.15 Mg ha^{-1}, mientras que REH registró los mínimos de área basal (3.08 m^2 ha^{-1}) y carbono (4.77 Mg ha^{-1}) por su incipiente recuperación. **Conclusiones:** Los factores de cambio simplifican significativamente la estructura del manglar y reducen la diversidad arbórea. No obstante, dicha degradación no siempre implica una pérdida inmediata de carbono, variando según la fase de repoblación o la presencia de individuos adultos remanentes. Superar la brecha entre protección legal y deterioro ecológico exige gobernanza y manejo adaptativo local.

Palabras clave: carbono azul; desequilibrio sedimentario; competencia biótica; extracción de madera; rehabilitación hidrológica; diversidad.

3.3 Introducción

Los manglares se posicionan como uno de los ecosistemas más dinámicos y productivos del planeta, actuando como importantes almacenes de carbono azul con capacidades de secuestro que superan significativamente a los bosques terrestres (Kauffman et al., 2020; Rahim et al., 2024). Sin embargo, la eficiencia de estos humedales para mitigar el cambio climático no es uniforme, ya que la magnitud de sus almacenes de carbono arbóreo está intrínsecamente ligada a la complejidad de su estructura forestal (Zhang et al., 2026). Parámetros como el diámetro normal (DN), la altura del dosel y la densidad de individuos definen la biomasa total (Sreelekshmi et al., 2025), y estos a su vez, son el resultado de la interacción entre factores biofísicos y de perturbación (Rao et al., 2022).

En las últimas décadas, la estructura forestal de estos ecosistemas ha sido moldeada por diversos factores de cambio. Por un lado, los factores de origen natural ejercen un control determinante: los huracanes modifican la estratificación vertical y la distribución horizontal, al inducir mortalidad arbórea y alterar la composición de especies (Asbridge et al., 2025; Gao et al., 2025; Reed et al., 2025). Mientras que la proliferación de plantas invasoras y problemáticas constituye un factor biótico que compite por el espacio y los recursos (Barroso et al., 2023; Millán-Aguilar et al., 2025).

Por otro lado, los factores antropogénicos representan una dualidad. Mientras actividades como el cambio de uso de suelo por urbanización (Hernández-Nava et al., 2022), la construcción de infraestructura (Basáñez-Muñoz et al., 2021), el sobrepastoreo (Senger et al., 2021) y la tala (Inaku et al., 2026) degradan la estructura forestal, las intervenciones orientadas a la recuperación asistida, buscan revertir estos daños y potenciar nuevamente el almacenamiento de carbono (Chávez-Barrera et al., 2026). La influencia de cada uno de estos factores determina si el manglar funciona como sumidero resiliente o como fuente de emisiones de gases de efecto invernadero.

En el contexto del Pacífico Mexicano, Marismas Nacionales destaca como uno de los sistemas de manglar más extensos y productivos (Lithgow et al., 2019;

Vizcaya-Martínez et al., 2022). A pesar de su estatus de protección internacional, este sistema presenta un mosaico de sitios con diferentes factores de cambio, tanto naturales como antropogénicos (Adame et al., 2024; Villarreal-Rosas et al., 2024). Comprender cómo estos factores controlan la estructura forestal y los almacenes de carbono arbóreo es fundamental para transitar de una conservación generalista a un manejo adaptativo basado en la caracterización específica del sitio (Asadi et al., 2025; Matta et al., 2025). Por lo anterior, el presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de diferentes factores de cambio sobre la estructura forestal y los almacenes de carbono arbóreo en los manglares de Marismas Nacionales, Nayarit. Se plantean dos hipótesis de trabajo: en primer término, que los factores de cambio provocan una simplificación de la estructura forestal; y en segundo término, que dichas perturbaciones conllevan una disminución significativa en los almacenes de carbono en la biomasa arbórea en comparación con manglares sin perturbación aparente.

3.4 Materiales y métodos

Área de estudio: El área de estudio corresponde al Sitio Ramsar número 732 denominado Marismas Nacionales (Figura 5), el cual presenta una superficie de 200,000 hectáreas y se localiza en las coordenadas 22°07’N y 105°31’W (Servicio de Información sobre Sitios Ramsar, 2001). Además, parte del área de estudio se encuentra dentro de la influencia de la Reserva de la Biosfera Marismas Nacionales Nayarit, la cual abarca 133,854 hectáreas de superficie (Jakes-Cota et al., 2025). Esta región se caracteriza por un clima semicálido y subhúmedo con una temperatura media anual de 26 a 28 °C (Millán-Aguilar et al., 2025). Las lluvias son abundantes y rara vez menores a 1,000 mm al año (Carmona et al., 2017), con más del 80 % de la precipitación anual de junio a octubre (la estación lluviosa) (Hernández-Guzmán & Ruiz-Luna, 2024). La vegetación dominante es manglar, con tres especies de mangle principalmente en todo el sistema estuarino: *Avicennia germinans* (L.) L. (puyeque, mangle negro), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F.Gaertn (mangle, mangle blanco) y *Rhizophora mangle* L. (candelón, mangle rojo) (Vizcaya-Martínez et al., 2022).

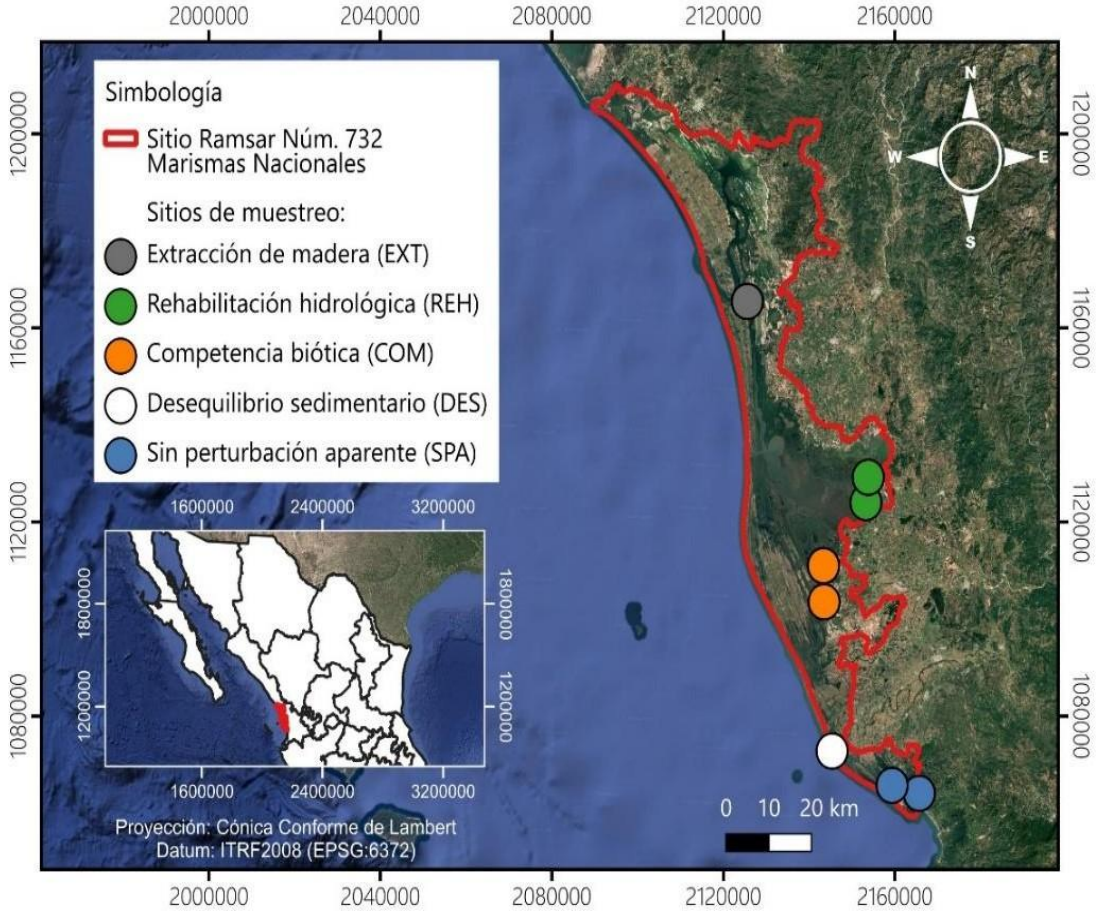

Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio y de los sitios de muestreo en Marismas Nacionales, Nayarit, México.

Establecimiento de unidades de muestreo (UM): Se establecieron ocho sitios de muestreo dentro de áreas representativas de manglar integradas en el Sistema de Monitoreo de Manglares de México (SMMM), liderado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Troche-Souza et al., 2025). Los factores de cambio predominantes y su caracterización en estos sitios se detallan en el Cuadro 4. En cada sitio se delimitó una UM de 20 x 20 m (400 m^2) (Millán-Aguilar et al., 2025; Rodríguez-Zúñiga et al., 2022); para optimizar el registro de los datos dasométricos, cada una de ellas se dividió en cuatro subunidades (SUM) de 10 x 10 m (100 m2), de acuerdo con los criterios de Valdez-Hernández (2002).

Cuadro 4. Caracterización de los factores de cambio en los sitios de muestreo de manglar en Marismas Nacionales, Nayarit.

ID	Factores de cambio	Contexto del factor de cambio	Sitios	Coordenadas	Geoforma*
EXT	Extracción de madera	Extracción no regulada, caracterizada por la tala inmoderada de individuos de *L. racemosa*.	Arenitas	22.467694° N, 105.657597° O	Cuenca pantanosa
REH	Rehabilitación hidrológica	Estrategia de recuperación ecosistémica basada en el restablecimiento del flujo de agua mediante la apertura de canales en el año 2016. Se fundamenta en la sucesión natural asistida.	San Miguelito	22.145327° N, 105.373861° O	Orilla de canal
			Pericos	22.098089° N, 105.378016° O	Orilla de canal
COM	Competencia biótica	Interferencia mecánica y lumínica sobre el dosel por la trepadora *Cissus verticillata* (L.) Nicolson y C.E. Jarvis	Unión de Corrientes	21.977801° N, 105.471433° O	Cuenca pantanosa
			Mexcaltitán	21.910399° N, 105.468208° O	Orilla de laguna
DES	Desequilibrio sedimentario	Alteración de los procesos de erosión y acreción costera derivada de la interrupción del transporte de sedimentos continentales por infraestructura hidráulica.	Boca del Asadero	21.631816° N, 105.442970° O	Barra arenosa
SPA	Sin perturbación aparente	Sitios de referencia sin perturbación aparente, ausencia de indicios de extracción de madera, libre flujo hídrico y sin presencia de especies invasoras.	Vena del Diablo	21.570593° N 105.305542° O	Orilla de canal
			El Cuatro	21.557077° N, 105.243574° O	Cuenca pantanosa

*Nota: clasificación de geoforma basada en Valdés-Velarde et al. (2011).

Recopilación de datos en campo: Los atributos estructurales de la vegetación se midieron en febrero de 2024, de acuerdo con la metodología para la caracterización de los manglares mexicanos de la CONABIO (Rodríguez-Zúñiga et al., 2018). En cada SUM se contaron e identificaron todos los individuos con diámetro normal (DN) ≥ 2.5 cm. El DN se midió con una cinta diamétrica a 1.30 m sobre el suelo; en el caso de *R. mangle*, la lectura se realizó a 30 cm por encima de la raíz de apoyo más alta anclada al suelo. La altura total se estimó con un hipsómetro Haga, mientras que las dimensiones de la copa se determinaron midiendo sus ejes mayor y menor con una cinta métrica. Con estos datos se calcularon la densidad de individuos, el área de copa (ecuación 1) y el área basal individual (ecuación 2), los cuales se escalaron a nivel de hectárea (ha^{-1}).

$AC = \frac{\pi}{4}(DC)^2; DC = \frac{W_1+W_2}{2}$ …..... ecuación 1

$\mathrm{AB} = \frac{\pi}{4}(\frac{DN}{100})^2$ ….....ecuación 2

Donde AC = área de copa (m^2), DC = diámetro de copa promedio (m), W_1 = eje mayor de copa (m), W_2 = eje menor de copa (m), AB = área basal (m^2), π = 3.1416 y DN = diámetro normal (cm).

Estructura forestal: Para cada factor de cambio, se examinó la formación de estratos verticales mediante las inflexiones de la curva de acumulación del número de individuos contra su altura total (Sánchez-Gutiérrez et al., 2017). La distribución horizontal se analizó mediante el establecimiento de siete categorías diamétricas con 5 cm de amplitud (Téllez-García & Valdez-Hernández, 2012). Para determinar el peso ecológico y el desarrollo de la masa forestal, se calcularon el índice de valor de importancia (IVI) (Jayadi et al., 2024; Matatula et al., 2023) y el índice de valor forestal (IVF) (Corella-Justavino et al., 2001; Vásquez-Cortez et al., 2018). Así mismo, se calculó el índice de esbeltez (IE) para evaluar la estabilidad mecánica y el vigor de los individuos por factor de cambio (Cristinel et al., 2024; Ficko et al., 2024).

Diversidad de especies: Se evaluó la abundancia de especies, definida como el número de individuos que pertenecen a una especie en particular (Sandaruwan et al., 2025). Para comparar la estructura en la riqueza y diversidad entre manglares con distintos factores de cambio se aplicaron los siguientes índices: riqueza de especies (S) (Pototan et al., 2021), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H´) (Shannon, 1948), índice de Simpson (1/D) (Simpson, 1949) y número efectivo de especies (NE) (Asadi et al., 2025). Paralelamente se calculó el índice de equidad de Pielou (J´) (Pielou, 1966) para determinar la homogeneidad de las especies presentes en cada condición analizada.

Almacenes de carbono en biomasa arbórea: El carbono arbóreo total se estimó mediante la suma de los dos compartimentos: biomasa aérea (B_a) y biomasa subterránea de raíces (B_r). Para el cálculo de ambos componentes en las tres especies de mangle, se emplearon ecuaciones alométricas generales: la ecuación 3 (Chave et al., 2005) para B_a y la ecuación 4 (Komiyama et al., 2005) para B_r. Los valores de densidad de la madera (ρ) utilizados fueron de 0.87 g cm^{-}

^{3} para *A. germinans*, 0.70 g cm^{-3} para *L. racemosa* y 1.01 g cm^{-3} para *R. mangle*, conforme a lo reportado por Ordóñez-Díaz et al. (2015) para especies mexicanas. El almacén de carbono se obtuvo mediante el factor de conversión de biomasa a carbono de 0.48 para la biomasa aérea y de 0.39 para la biomasa subterránea (Kauffman et al., 2013). Dicho almacén se determinó inicialmente por individuo; posteriormente los valores se integraron al área de cada SUM (100 m^{2}) y se escalaron para expresar los resultados en megagramos por hectárea (Mg ha^{-1}).

$B_a = 0.509\ (\rho)\ (DN^2)(H)$.....ecuación 1

$B_r = 0.199(\rho^{0.899})(DN^{2.22})$..... ecuación 2

Donde B_a = biomasa aérea del mangle en peso seco (kg), B_r = biomasa de la raíz subterránea en peso seco (kg), ρ = densidad de la madera (g cm^{-3}), DN = diámetro normal (cm) y H = altura total (m).

Análisis estadístico: Las variables dasométricos (DN, altura total, área basal, área de copa y densidad de individuos) y los almacenes de carbono (aéreo, subterráneo y total) se sometieron a pruebas de Shapiro-Wilk y Bartlett para verificar los supuestos de normalidad y homocedasticidad, respectivamente. Debido al incumplimiento de estos supuestos, se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, seguida de comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm para identificar diferencias significativas entre los factores de cambio. La relación entre el DN y el IE promedio por categoría diamétrica (intervalo de 2 cm) se modeló mediante regresión semilogarítmica, evaluando la bondad de ajuste a través del coeficiente de determinación (R2) y el nivel de significancia de la regresión (Hernández-Ramos et al., 2020). Para evaluar diferencias significativas en la diversidad (H´) entre los distintos factores de cambio, se aplicó la prueba de t modificada por Hutcheson (Tadeo-Noble et al., 2019). El nivel de significancia para todos los análisis se estableció en α = 0.05. Todas las pruebas se ejecutaron en el software R Studio versión 4.5.2 (R Core Team, 2025).

3.5 Resultados

Estructura forestal: La composición florística incluyó tres especies, cuya presencia varió según el factor evaluado (Cuadro 5). Mientras que *A. germinans* y *L. racemosa* mostraron una distribución amplia (ausentes solo en rehabilitación hidrológica y desequilibrio sedimentario, respectivamente), *R. mangle* se limitó a zonas con extracción de madera y sin perturbación aparente.

El DN mostró variaciones significativas ($p < 0.05$) entre los distintos factores de cambio (Cuadro 5). Desequilibrio sedimentario destacó con la mediana más alta (11.60 cm), lo que lo posiciona como el factor con los individuos de mayor grosor. En contraste, rehabilitación hidrológica presentó los valores más bajos (3.00 cm), lo que refleja una composición de individuos jóvenes de fustes delgados. Competencia biótica (4.30 cm) superó significativamente a las condiciones sin perturbación aparente (3.50 cm) y extracción de madera (3.40 cm). A nivel de especie, *A. germinans* exhibió su mayor desarrollo diamétrico bajo el factor desequilibrio sedimentario (11.60 cm, $p < 0.05$), mientras que *L. racemosa* alcanzó su máximo valor en la condición sin perturbación aparente (8.65 cm).

La altura total también presentó diferencias significativas entre factores ($p < 0.05$) (Cuadro 5). Desequilibrio sedimentario (7.75 m) y extracción de madera (5.30 m) mostraron las mayores medianas, sin diferencias estadísticas entre sí ($p > 0.05$). Estas condiciones superaron los factores sin perturbación aparente (4.50 m) y competencia biótica (3.80 m). La altura más baja se registró en rehabilitación hidrológica (3.00 m). Por especie, *A. germinans* fue más alta bajo el factor desequilibrio sedimentario (7.75 m), mientras que *L. racemosa* alcanzó su máximo valor en sin perturbación aparente (12.00 m).

El área basal y el área de copa siguieron una tendencia estadística similar ($p < 0.05$), con valores máximos en la condición sin perturbación aparente (21.90 m^2 ha^{-1} y 19,085 m^2 ha^{-1}, respectivamente) (Cuadro 5). Los factores de competencia biótica, extracción de madera y desequilibrio sedimentario se agruparon como niveles intermedios sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0.05$). Rehabilitación hidrológica presentó los valores mínimos para ambas variables

(3.62 m^2 ha^{-1} y 1,683 m^2 ha^{-1}), diferenciándose estadísticamente de la condición sin perturbación aparente. Individualmente, *L. racemosa* en condición sin perturbación aparente alcanzó los valores más altos de área basal (14.00 m^2 ha^{-1}) y de copa (11,693 m^2 ha^{-1}) de todo el estudio.

La densidad de individuos presentó diferencias significativas ($p < 0.05$), con una tendencia inversa a la observada en el DN y altura total (Cuadro 5). La mayor concentración se registró bajo el factor extracción de madera (10,550 individuos ha^{-1}), mientras que en desequilibrio sedimentario se presentó la densidad más baja (650 individuos ha^{-1}), con una diferencia estadística clara entre ambas. La condición sin perturbación aparente, rehabilitación hidrológica y competencia biótica mostraron valores intermedios, sin diferencias significativas entre sí ($p > 0.05$).

Cuadro 5. Valores de mediana de los atributos dasométricos por factor de cambio y especie en manglares de Marismas Nacionales, Nayarit.

ID	*Especie*	DN (cm)	Altura total (m)	Área basal (m^2ha^{-1})	Área de copa (m^2ha^{-1})	Densidad ($indha^{-1}$)
EXT	*Ag*	4.25 (1.38) bc	4.80 (3.08) abc	0.18 (1.13) a	216 (437) a	150 (400) a
	Lr	3.30 (1.00) c	5.30 (2.40) b	10.80 (5.99) a	13,935 (3,090) a	10,250 (4,125) a
	Rm	4.50 (3.62) a	6.50 (2.00) a	0.19 (0.57) a	349 (901) a	150 (325) a
	Mediana	3.40 (1.10) **D**	5.30 (2.40) **A**	11.60 (6.20) **AB**	14,871 (2,282) **AB**	10,550 (4,200) **A**
REH	*Lr*	3.00 (0.50) d	3.00 (0.90) d	3.08 (6.20) ab	1,683 (2,598) ab	4,500 (4,425) ab
	Mediana	3.00 (0.50) **E**	3.00 (0.90) **D**	3.08 (5.39) **B**	1,683 (2,598) B	4,500 (4,425) **AB**
COM	*Ag*	4.30 (2.80) b	3.60 (1.90) c	13.60 (13.70) a	7,501 (9,401) a	2,650 (3,175) a
	Lr	4.30 (1.85) b	4.05 (1.85) c	0.61 (1.72) b	727 (1,430) b	350 (1,100) c
	Mediana	4.30 (2.60) **B**	3.80 (2.00) **C**	15.60 (13.20) **AB**	8,545 (9,487) **AB**	2,950 (3,450) **AB**
DES	*Ag*	11.60 (12.7) a	7.75 (10.20) a	13.10 (7.12) a	11,181 (9,891) a	650 (500) a
	Mediana	11.60 (12.7) **A**	7.75 (10.20) **A**	13.10 (7.12) **AB**	11,181 (9,891) **AB**	650 (500) **B**
SPA	*Ag*	3.20 (1.10) c	4.00 (1.50) b	3.78 (9.26) a	5,343 (14,635) a	3,500 (7,350) a
	Lr	8.65 (10.70) a	12.00 (8.00) a	14.00 (26.10) a	11,963 (14,730) a	850 (725) bc
	Rm	4.90 (2.05) a	6.90 (4.06) a	0.99 (2.53) a	2,185 (5,976) a	150 (500) a
	Mediana	3.50 (2.25) **C**	4.50 (2.30) **B**	21.90 (20.70) **A**	19,085 (10,625) **A**	5,650 (7,200) **AB**

Nota: EXT = extracción de madera, REH = rehabilitación hidrológica, COM = competencia biótica, DES = desequilibrio sedimentario, SPA = sin perturbación aparente, DN = diámetro normal. Ag = *A. germinans*, Lr = *L. racemosa*, Rm = *R. mangle*. Los valores representan la mediana y, entre paréntesis, el rango intercuartílico. Letras minúsculas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) para una misma especie entre los diferentes factores de cambio; letras mayúsculas indican diferencias entre las medianas generales de los factores según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm.

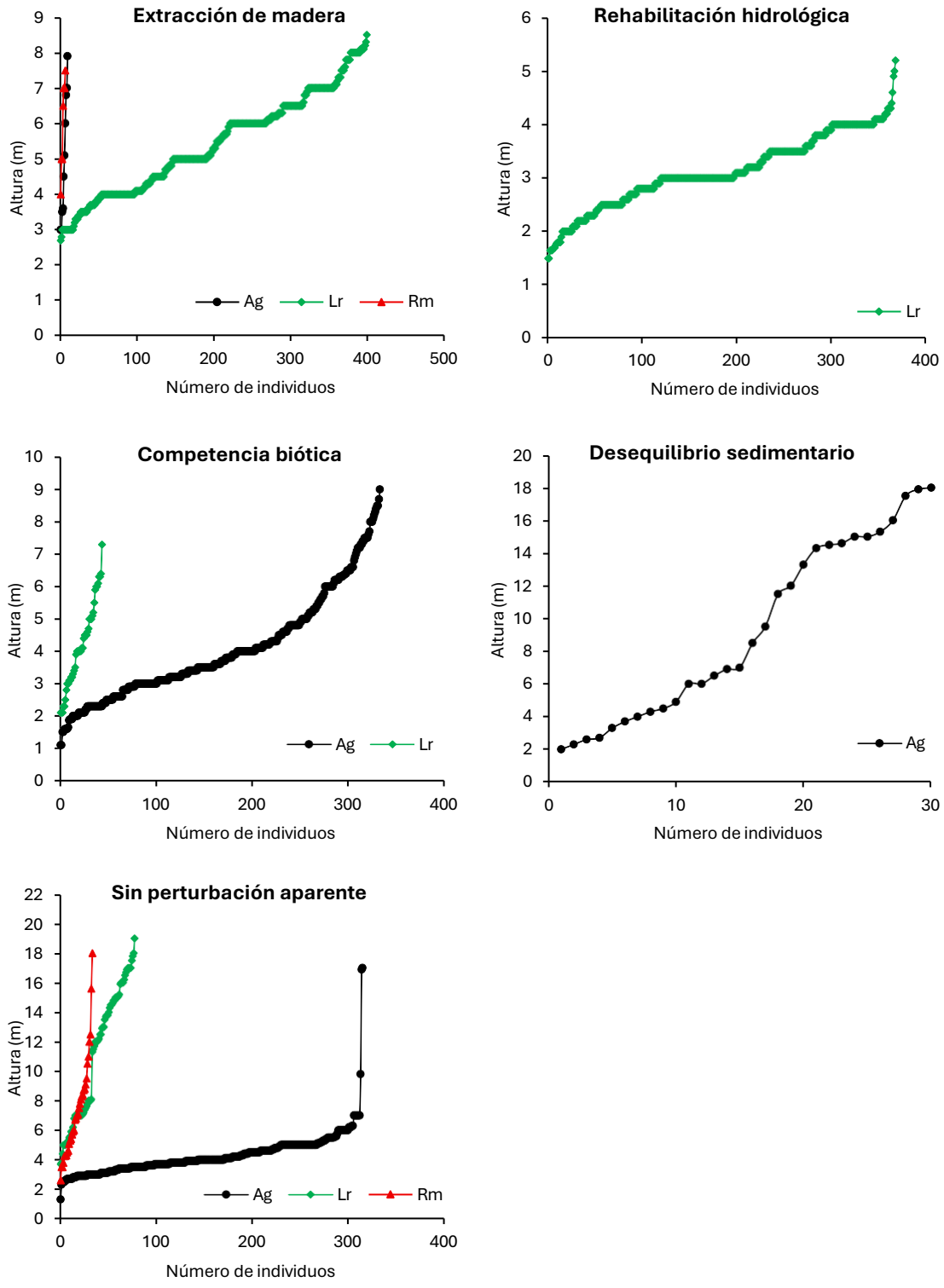

Figura 6. Estratificación vertical de individuos en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México. Las líneas representan la estructura de alturas de individuos de *Avicennia germinans* (Ag), *Laguncularia racemosa* (Lr) y *Rhizophora mangle* (Rm).

Los estratos verticales presentaron variabilidad entre factores de cambio (Figura 6). En rehabilitación hidrológica se observó una estructura vertical poco desarrollada, con un intervalo de altura entre 2 y 4 metros para la mayoría de los individuos. Extracción de madera presentó una estructura dominada por *L. racemosa*, con individuos entre 3 y 8 m de altura, con pocos individuos de *A. germinans* y *R. mangle* dentro del mismo intervalo. En competencia biótica, *A. germinans* dominó el estrato vertical con individuos desde los 1.5 hasta los 9 metros de altura, mientras que *L. racemosa* alcanzó un máximo de 7 metros con menor densidad poblacional. En desequilibrio sedimentario, la mitad de los individuos se encontró en un estrato inferior con un intervalo de altura de 2 a 7 m, y la otra mitad en un estrato superior de 8.5 a 18 metros. En la condición sin perturbación aparente se observaron estratos verticales más definidos donde *L. racemosa* y *R. mangle* alcanzaron el estrato superior entre 14 y 19 metros, mientras que *A. germinans* mantuvo una abundante población de individuos en el estrato medio y bajo, de 2 a 7 metros, con pocos ejemplares que alcanzaron los 17 metros.

La distribución horizontal por categorías diamétricas también mostró variaciones notables en la densidad de individuos según el factor de cambio (Figura 7). En rehabilitación hidrológica la totalidad de individuos se concentró en la categoría de 2.5-7.4 cm. En extracción de madera, aunque predominó la misma categoría diamétrica para las tres especies, se observó menor densidad en otras dos categorías superiores (7.5-12.4 cm y 17.5-22.4 cm). En competencia biótica, *A. germinans* presentó una distribución más continua a través de cinco categorías diamétricas (con individuos de hasta 32.5-37.5 cm), mientras que *L. racemosa* se limitó a las dos categorías diamétricas más pequeñas. Bajo desequilibrio sedimentario, la población de *A. germinans* mostró una presencia constante con individuos desde los 2.5 hasta los 37.5 cm de DN. Finalmente, la condición sin perturbación aparente exhibió la mayor diversidad diamétrica, con las tres especies distribuidas en la mayoría de las categorías; destaca *A. germinans* con la mayor abundancia en la clase inicial y *L. racemosa* en las categorías de ND mayor.

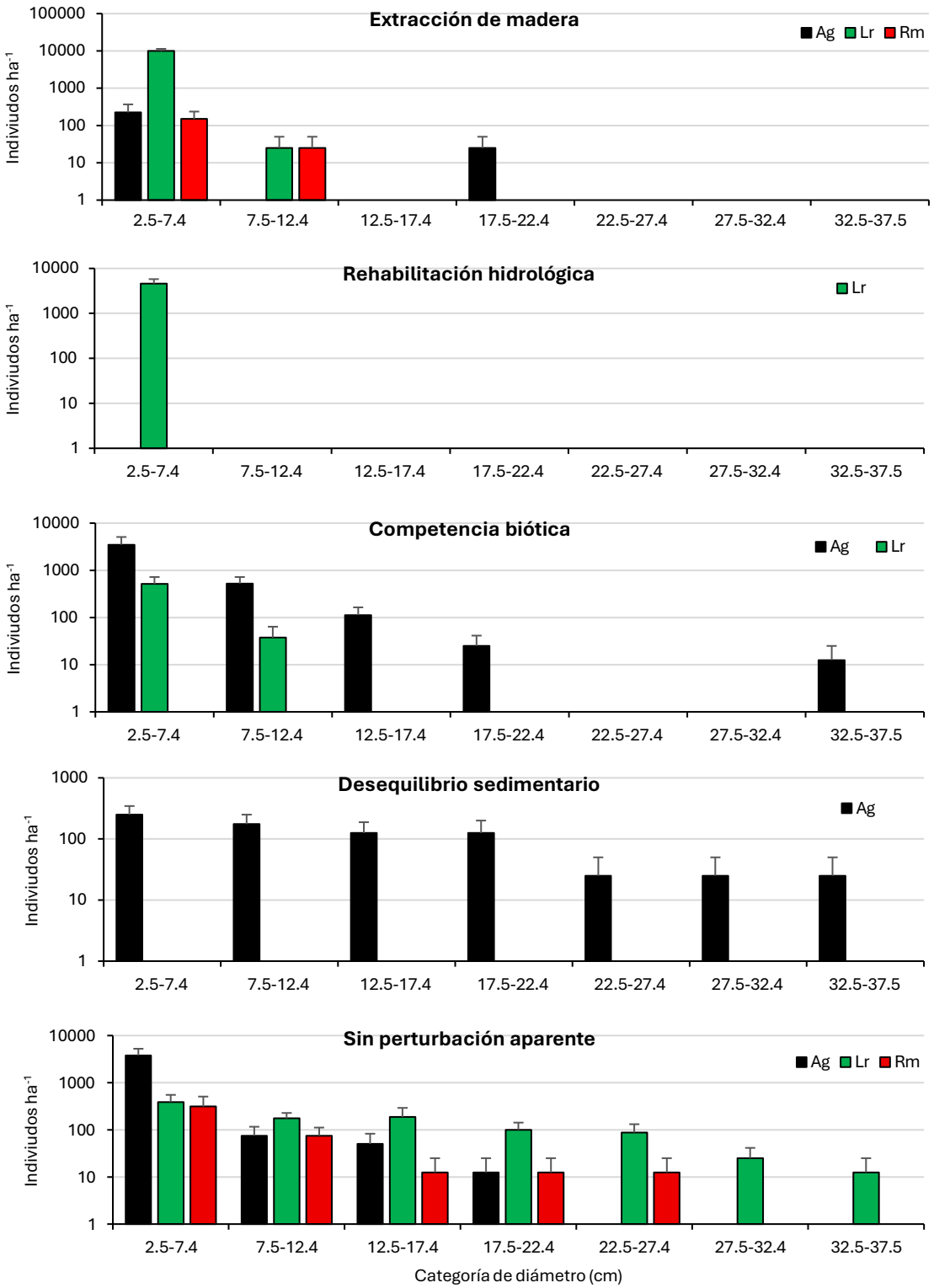

Figura 7. Distribución horizontal promedio del número de individuos por categoría diamétrica en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México. Eje vertical en escala logarítmica. Las líneas en las barras indican el error estándar.

Los índices estructurales (Cuadro 6) mostraron una distribución equilibrada de la importancia ecológica y el desarrollo forestal entre *L. racemosa* y *A. germinans* en la condición sin perturbación aparente, con una menor representación de *R. mangle*. En contraste, bajo el factor de extracción de madera se evidenció una marcada dominancia de *L. racemosa*, mientras que en competencia biótica predominó ampliamente *A. germinans*. Por su parte, las condiciones de rehabilitación hidrológica y desequilibrio sedimentario reflejaron una dominancia monoespecífica exclusiva de *L. racemosa* y *A. germinans*, respectivamente.

Cuadro 6. Índices de estructura forestal en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit.

Factor de cambio	Especie	Índice de valor de importancia (IVI)	Índice de valor forestal (IVF)
Extracción de madera	*A. germinans*	35	7
	L. racemosa	235	285
	R. mangle	30	8
Rehabilitación hidrológica	*L. racemosa*	300	300
Competencia biótica	*A. germinans*	243	270
	L. racemosa	57	30
Desequilibrio sedimentario	*A. germinans*	300	300
Sin perturbación aparente	*A. germinans*	126	130
	L. racemosa	133	133
	R. mangle	41	37

Por otro lado, el IE presentó una relación decreciente respecto al aumento del DN en todas las especies en los factores evaluados, ajustándose a modelos semilogarítmicos con R^2 de entre 0.56 y 0.95 (Figura 8). Esta tendencia fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$) en la condición sin perturbación aparente para las tres especies evaluadas, así como para *A. germinans* bajo los factores de competencia biótica ($p < 0.001$) y desequilibrio sedimentario ($p = 0.0051$). En contraste, los ajustes no fueron significativos ($p > 0.05$) bajo los factores extracción de madera, rehabilitación hidrológica, ni para *L. racemosa* en competencia biótica, lo cual se atribuye principalmente a una menor representatividad de fustes en las categorías diamétricas superiores.

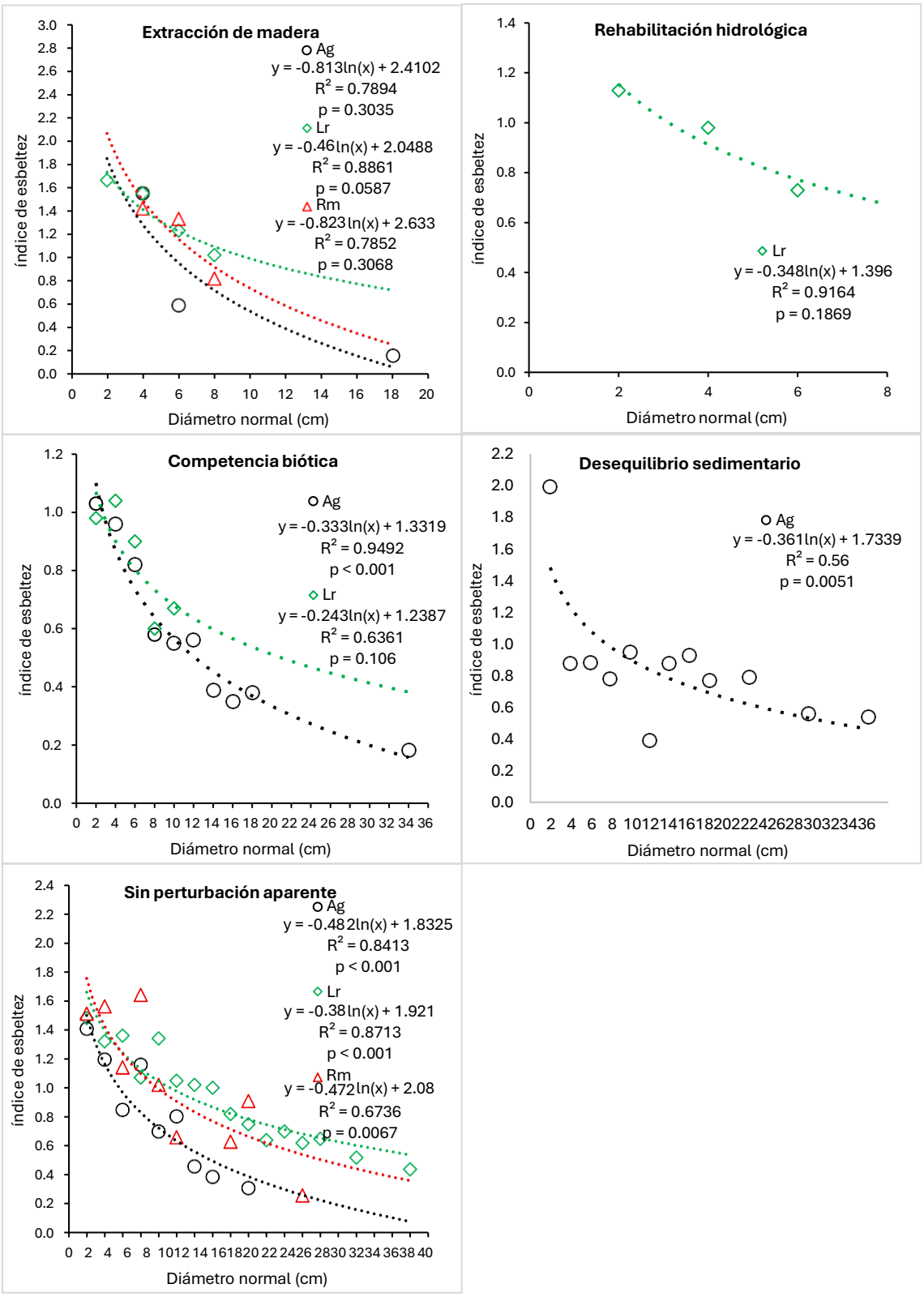

Figura 8. Relación entre índice de esbeltez (IE) y diámetro normal (DN) de especies arbóreas en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México.

Diversidad de especies: Los descriptores de diversidad confirmaron variabilidad entre los factores de cambio (Cuadro 7). La tendencia registrada para el estimador de riqueza analizado puntualiza un mayor número de especies para la condición sin perturbación aparente y extracción de madera (S= 3), mientras que los factores rehabilitación hidrológica y desequilibrio sedimentario exhibieron una composición monoespecífica (S= 1).

Cuadro 7. Índices de diversidad arbórea en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit.

Factor de cambio	Abundancia de individuos (N)	Riqueza (S)	Índice de Simpson (D)	Índice de Shannon-Wiener (H´)	Número efectivo de especies (NE)	Índice de equidad de Pielou (J´)
Extracción de madera	416	3	1.09	0.20	1.22	0.03
Rehabilitación hidrológica	368	1	1.00	0.00	1.00	0.00
Competencia biótica	377	2	1.26	0.36	1.43	0.06
Desequilibrio sedimentario	30	1	1.00	0.00	1.00	0.00
Sin perturbación aparente	427	3	1.72	0.74	2.09	0.12

Cuadro 8. Significancia del índice de heterogeneidad H´ entre manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit.

Factor de cambio		Heterogeneidad H´		
Factor A	Factor B	t calculada	gl	probabilidad
Extracción de madera	Rehabilitación hidrológica	5.31	416.00	< 0.001
Extracción de madera	Competencia biótica	3.23	790.34	< 0.001
Extracción de madera	Desequilibrio sedimentario	5.31	416.00	< 0.001
Extracción de madera	Sin perturbación aparente	10.32	841.79	< 0.001
Rehabilitación hidrológica	Competencia biótica	10.75	377.00	< 0.001
Rehabilitación hidrológica	Desequilibrio sedimentario	nd	nd	nd
Rehabilitación hidrológica	Sin perturbación aparente	20.23	427.00	< 0.001
Competencia biótica	Desequilibrio sedimentario	10.75	377.00	< 0.001
Competencia biótica	Sin perturbación aparente	7.60	803.67	< 0.001
Desequilibrio sedimentario	Sin perturbación aparente	20.23	427.00	< 0.001

Nota: nd= no determinado debido a la condición monoespecífica de ambos factores contrastados (H´= 0, Var= 0). Probabilidad < 0.05 indica diferencias significativas.

De manera consistente, la condición sin perturbación aparente registró valores más altos de diversidad (H´= 0.74, 1/D= 1.72, NE= 2.09), por el contrario, los sitios monoespecíficos presentaron diversidad nula (H´= 0.00) y un número efectivo de especies unitario (NE= 1.00). El índice de equidad se mantuvo bajo en todos los factores (0.00 a 0.12), evidenciando una fuerte dominancia estructural de una especie en la masa forestal. La prueba de t modificada por Hutcheson confirmó que las variaciones en la heterogeneidad de Shannon-Wiener fueron estadísticamente significativas ($p < 0.001$) en todas las comparaciones evaluadas (Cuadro 8).

Almacenes de carbono en biomasa arbórea: La prueba de Kruskal-Wallis reveló que los factores de cambio influyen significativamente en los almacenes de carbono ($p < 0.05$), con un patrón de acumulación similar en la fracción de biomasa aérea, subterránea y total (Figura 9a, b y c). En términos de carbono total, los almacenes mayores se presentaron en la condición sin perturbación aparente (82.71 Mg ha^{-1}) y el factor desequilibrio sedimentario (73.39 Mg ha^{-1}), los cuales no presentaron diferencias significativas entre sí ($p > 0.05$). En contraste, rehabilitación hidrológica presentó el almacén más bajo (4.77 Mg ha^{-1}), lo que mostró una diferencia significativa respecto a los sitios de mayor productividad. Por otra parte, los factores competencia biótica (44.15 Mg ha^{-1}) y extracción de madera (26.65 Mg ha^{-1}) exhibieron valores intermedios, sin diferencias significativas entre sí ($p > 0.05$). Cabe destacar que, en la fracción subterránea, el factor competencia biótica mostró una capacidad de almacenamiento comparable a la condición sin perturbación aparente.

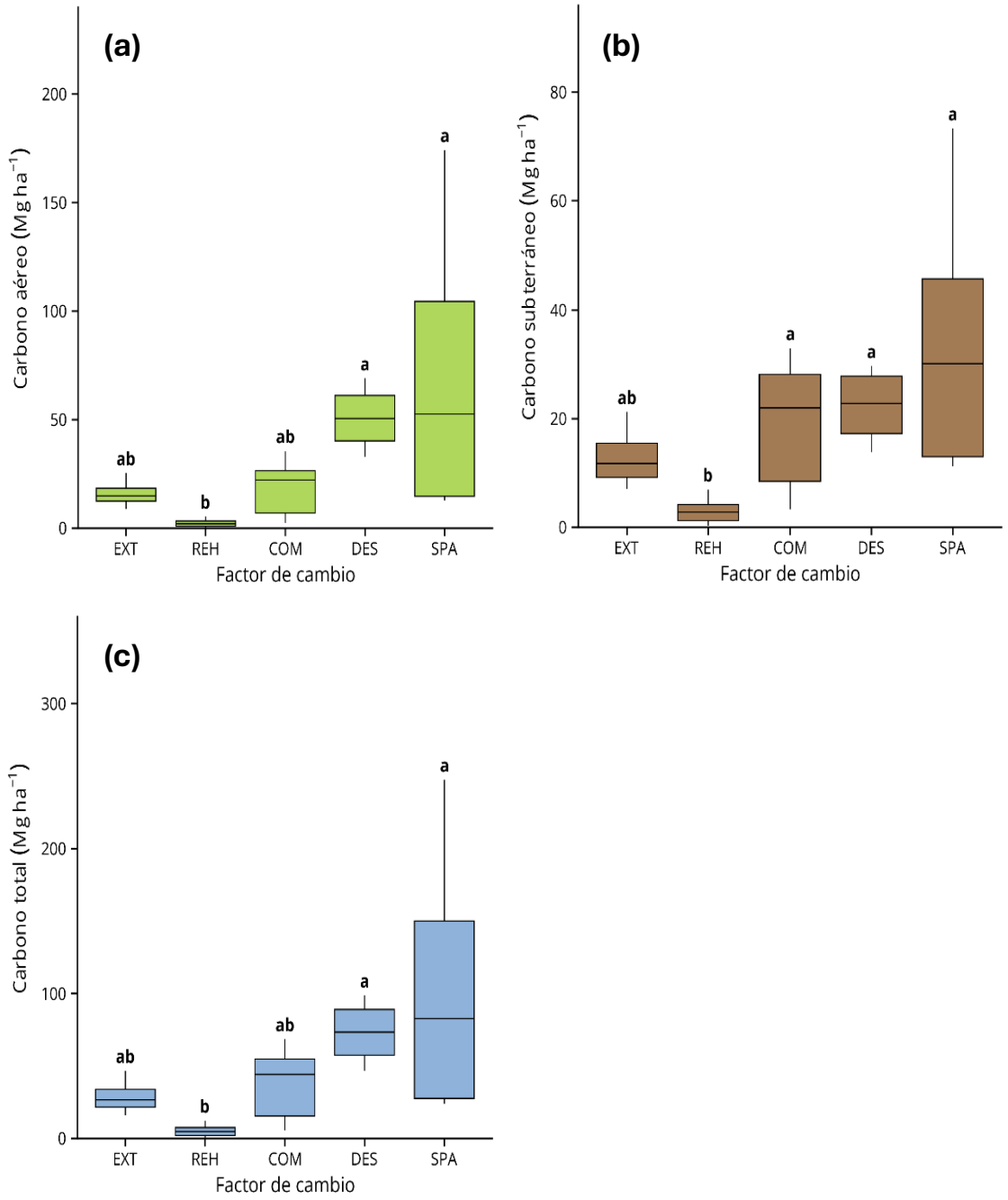

Figura 9. Almacenes de carbono en biomasa arbórea de manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México: (a) carbono aéreo; (b) carbono subterráneo; (c) carbono total. EXT = extracción de madera, REH = rehabilitación hidrológica, COM = competencia biótica, DES = desequilibrio sedimentario, SPA = sin perturbación aparente. La línea horizontal que atraviesa la caja corresponde a la mediana y el rectángulo al rango intercuartílico. Letras minúsculas distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las medianas de los factores según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm.

La composición florística registrada en este estudio confirma que los manglares de Marismas Nacionales están integrados principalmente por *L. racemosa*, *A. germinans* y *R. mangle*. Esta riqueza específica es consistente con las asociaciones vegetales típicas de la región del Pacífico Norte de México (Agraz-Hernández et al., 2020; Valderrama-Landeros et al., 2024) y representa a las especies de mayor distribución y dominancia en los sistemas de manglar del país (Herrera-Silveira et al., 2020; Rodríguez-Medina et al., 2020). No obstante, la importancia ecológica de cada especie varió significativamente según el factor de cambio analizado.

De acuerdo con el IVI y el IVF, *L. racemosa* fue la especie dominante en la condición sin perturbación aparente, así como en los factores de extracción de madera y rehabilitación hidrológica. Su dominancia en la primera condición refleja su papel estructural fundamental en la región (Agraz-Hernández et al., 2020; Valdez-Hernández, 2004), en extracción de madera su prevalencia se debe a su rápido crecimiento en claros de luz (McGowan et al., 2010; Murray et al., 2003; Rasquinha & Mishra, 2021), mientras que en rehabilitación hidrológica esto se explica por su alta capacidad de establecimiento natural tras una perturbación (Teutli-Hernández et al., 2019), sumado a que requiere un tiempo considerablemente menor para desarrollar raíces en comparación con otras especies de mangle (Flores-de-Santiago et al., 2023).

Por el contrario, *A. germinans* adquirió relevancia bajo los factores de competencia biótica y desequilibrio sedimentario. La dominancia de esta especie bajo tales factores de cambio sugiere una respuesta adaptativa superior a condiciones de estrés ambiental. En el caso del desequilibrio sedimentario, la presencia de neumatóforos, su conocida tolerancia a la hipersalinidad y a la asfixia radicular parcial le han permitido persistir en sitios donde el flujo hídrico y de sedimentos se ha visto interrumpido (Basáñez-Muñoz et al., 2021; Romero-Uribe et al., 2022). Asimismo, su importancia en competencia biótica podría estar vinculada a una mayor resiliencia fisiológica frente a los daños provocados por la proliferación de *C. verticillata*; como señalan Valderrama-Landeros et al. (2025),

los cristales de sal que *A. germinans* libera a través de sus hojas podrían afectar directamente las raíces de la planta invasora. Además, Millán-Aguilar et al. (2025) han reportado que esta especie ha mostrado causar una mayor mortalidad en *L. racemosa* que en individuos de *A. germinans*.

Los resultados de la estructura de la vegetación y diversidad permitieron aceptar la primera hipótesis de trabajo, al demostrar que los factores de cambio analizados simplifican la estructura forestal, manteniendo una diversidad menor que la condición sin perturbación aparente. Este patrón es consistente con lo reportado por Qur´ani et al. (2026) para manglares de Indonesia. En ese mismo sentido, Sarno et al. (2026) afirman que las actividades antropogénicas conducen a la reducción de la biodiversidad en ecosistemas similares. Farhath et al. (2025) sostienen que los manglares conservados albergan mayor diversidad y son estructuralmente más complejos, a diferencia de los degradados. Respecto a los atributos dasométricos, Rahman et al. (2025) señalan que la degradación de los manglares genera tendencias de disminución de individuos adultos, densidad de individuos, altura total y DN. En el presente estudio, los valores de DN y altura total para las tres especies registradas fueron inferiores a los máximos señalados por Valdez-Hernández (2016) para el ejido San Blas, en la misma región.

En cuanto a la esbeltez de los individuos, que es un indicador de estabilidad y resistencia a los vientos (Dudek et al., 2021; Mezei et al., 2014), en el presente estudio solo los ejemplares juveniles con DN reducido presentaron valores superiores a 1.0, umbral considerado crítico (Slodicak & Novak, 2006). Diversos autores han señalado que los valores altos del IE derivan de la competencia por recursos producto de la alta densidad de individuos (Mitchell, 2013; Vospernik et al., 2010), tal como sucede con los juveniles en Marismas Nacionales. En el caso de individuos adultos con DN superiores, los valores de IE fueron inferiores a 1.0, lo que indica que son individuos de mayor vigor y sistema de raíces mejor desarrollados (Ezenwenyi & Chukwu, 2017; Zhang et al., 2020). Lo anterior es consistente con la evidencia que resalta la resistencia de los manglares ante perturbaciones por vientos y huracanes (Reed et al., 2025).

En cuanto a los almacenes de carbono arbóreo, los resultados permitieron aceptar solo parcialmente la segunda hipótesis, dado que la reducción significativa respecto a la condición sin perturbación aparente se constató únicamente en el factor bajo rehabilitación hidrológica. Los reservorios totales de carbono arbóreo estimados en este estudio (4.77 a 82.77 Mg ha^{-1}) se encuentran dentro del intervalo reportado por Agraz-Hernández et al. (2020) para la misma región (19.73 a 159.90 Mg ha^{-1}), con excepción del factor de rehabilitación hidrológica, cuyos valores se situaron por debajo de este umbral. En concordancia con este panorama, Chávez-Barrera et al. (2026) reportaron mayores reservorios de carbono en biomasa arbórea en manglares conservados, seguidos de los restaurados mediante rehabilitación hidrológica y reforestación (con 14 años) y, finalmente los degradados.

A escala internacional, diversas investigaciones respaldan este patrón. En Guyana, Dookie et al. (2024) reportaron almacenes superiores de carbono en ecosistemas naturales (37.23 Mg ha^{-1}), seguidos por sistemas restaurados (7.38 Mg ha^{-1}) y degradados (3.87 Mg ha^{-1}). Asimismo, Fatonah et al. (2023) señalan en Indonesia que las reservas en manglares naturales (70-128 Mg ha^{-1}) son notablemente superior a los de manglares degradados y rehabilitados (12-37 Mg ha^{-1}). No obstante, Ram et al. (2021) concluyeron que sitios bajo rehabilitación activa (103 Mg ha^{-1}) pueden almacenar más carbono que sitios conservados (89.4 Mg ha^{-1}) y degradados (0.12 Mg ha^{-1}). Por su parte, Beloto et al. (2023) indican que, aunque la degradación representa una disminución de las reservas de carbono en la biomasa, esto no necesariamente resulta en una disminución inmediata en los sedimentos.

La madurez estructural de los manglares sin perturbación aparente es una variable determinante en la magnitud de sus almacenes de carbono (Conroy et al., 2025). Existe una correlación alométrica directa entre la edad del rodal y la acumulación de biomasa, la cual se incrementa conforme los individuos alcanzan mayores dimensiones en altura y DN (Ismail et al., 2025; Ren et al., 2010). Este proceso de desarrollo forestal explica por qué la condición sin perturbación

aparente en este estudio registró los mayores reservorios de carbono; una tendencia documentada ampliamente en estudios sobre la cronosecuencia y dinámica de crecimiento (Camacho et al., 2011; Yu et al., 2021). Bajo estas condiciones de estabilidad, los individuos optimizan el uso de los recursos y mantienen un balance positivo en la fijación del carbono con interrupciones mínimas (Dookie et al., 2024).

Sin embargo, esta estabilidad se ve amenazada por alteraciones geofísicas, como el desequilibrio sedimentario. Históricamente, el Río Santiago depositaba sedimentos hacia el borde de la plataforma continental (Valderrama-Landeros et al., 2020), donde se ubica el sitio Boca del Asadero. No obstante, la construcción de seis presas ha reducido drásticamente el aporte de sedimentos finos (Valderrama-Landeros & Flores-de-Santiago, 2019), provocando una erosión costera acelerada (Purnata et al., 2026). Actualmente, el 60 % de la superficie de acreción está representada por depósitos de arena (Valderrama-Landeros & Flores-de-Santiago, 2019), cuya acumulación extrema asfixia los neumatóforos y limita el intercambio gaseoso, provocando la muerte masiva de individuos adultos por anoxia radicular y sofocación (Ellison, 1999).

A pesar de esta degradación geofísica, el factor de desequilibrio sedimentario presentó reservorios de carbono similares a la condición sin perturbación aparente, lo que sugiere que los individuos adultos remanentes aún sostienen almacenes considerables. No obstante, la situación es crítica: de persistir el estrés sedimentario, la mortalidad continua conducirá a un declive irreversible del reservorio (Gao et al., 2020) y a la degradación de la función del ecosistema como barrera natural (Basyuni et al., 2023). Este fenómeno coincide con reportes de degradación de manglares por interrupción de flujos hídricos y sedimentarios en Bangladesh (Purnata et al., 2026; Wahid et al., 2025) y Vietnam (Veettil et al., 2018).

La alteración hidrológica no solo impacta el componente geofísico, sino que facilita la competencia biótica mediante la modificación de gradientes de salinidad. La proliferación de *C. verticillata*, conocida localmente como “tripa de zopilote”,

se asocia estrechamente con la disminución de la salinidad intersticial derivada de la interrupción de los flujos hidrológicos (Millán-Aguilar et al., 2025; Valderrama-Landeros et al., 2024). Mecánicamente, *C. verticillata* actúa como una competidora agresiva que ejerce una interferencia sobre el estrato arbóreo; al cubrir densamente el dosel, genera una exclusión lumínica que reduce drásticamente la tasa fotosintética de los hospederos (Villarreal-Rosas et al., 2024). Este sombreado, sumado a la inducción de deshidratación foliar por competencia de recursos y estrés mecánico, conduce a la senescencia y muerte de los individuos (Valderrama-Landeros et al., 2025). Desde esta perspectiva, la competencia biótica analizada en este estudio se traduce en una interrupción directa de la fijación de carbono orgánico y una pérdida neta de biomasa arbórea viva. Este mecanismo explica la reducción en la mediana de carbono respecto a la condición sin perturbación aparente.

Este patrón de degradación mediada por agentes bióticos coincide con reportes globales donde la presencia de especies oportunistas o invasoras altera los balances de carbono. Por ejemplo, la trepadora nativa *Derris trifoliata* en China (Tao et al., 2025) representa un caso crítico donde la interferencia mecánica induce mortalidad de individuos, de manera similar a lo observado con *C. verticillata*. Asimismo, la invasión de *Paspalum vaginatum* (Chávez-Barrera et al., 2025) en China y *Spartania alterniflora* (Xia et al., 2021) en Benín reduce significativamente los reservorios de carbono del suelo, mientras que *Nypa fruticans* ha sido identificada como una planta invasora que desplaza la flora nativa en manglares de Nigeria (Nwobi et al., 2020). Si bien el mecanismo de afectación difiere entre especies (algunas impactan el compartimento aéreo y otras el suelo), todas convergen en una disminución de la capacidad de acumulación de carbono del ecosistema.

Aunque el reservorio de carbono arbóreo bajo extracción no regulada de madera no difirió significativamente de la condición sin perturbación aparente, se observó una tendencia hacia valores menores. Esta reducción en la magnitud del almacén responde a la remoción de individuos con mayores dimensiones en DN y altura

(Basyuni et al., 2025). Al tratarse de una actividad no autorizada, la tala no responde a criterios silvícolas, lo que impide que el ecosistema mantenga un balance positivo entre la pérdida de biomasa y la incorporación. Este aprovechamiento no regulado actúa como un motor de degradación que prioriza fustes de calidad, mientras reduce los almacenes de carbono. Patrones similares de pérdida de carbono por aprovechamiento no autorizado se han reportado en otros estados de México, también con especial interés en *L. racemosa* (Rodríguez-Arredondo et al., 2026). A nivel global, la tala inmoderada supone una amenaza crítica para la captura de carbono en Indonesia (Basyuni et al., 2025; Inaku et al., 2025), Colombia (Gómez-García et al., 2025), Camerún (Mumbang et al., 2025) y Madagascar (Ramihangihajason et al., 2025). Asimismo, la extracción de tallos grandes reduce la biomasa arbórea incluso bajo esquemas de aprovechamiento rotacional planificado, como ocurre en Malasia (Zhou et al., 2025).

El valor significativamente menor registrado en el factor de rehabilitación hidrológica evidencia que la biomasa acumulada aún no alcanza los niveles del manglar sin perturbación aparente. Esta disparidad se atribuye principalmente a la corta edad de los individuos, una tendencia reportada por Basyuni et al. (2023), donde rodales de siete años apenas alcanzan reservorios de 9.42 Mg ha^{-1}, o Suprayogi et al. (2022), quienes señalan almacenes de 3.7 Mg ha^{-1} en sitios de dos años frente a 136.8 Mg ha^{-1} en sitios con 30 años de recuperación, ambos en Indonesia. Al respecto, Bourgeois et al. (2024) indican que la recuperación mediante reforestación puede requerir entre 20 y 40 años para recuperar del 71 al 73 % de la biomasa original. En contraste, Sasmito et al. (2019) señalan que la recuperación activa mediante siembra de propágulos puede reemplazar la pérdida en 15 a 40 años, mientras que Azman et al. (2021) afirman que la sucesión natural puede prolongarse entre 60 y 70 años. Consecuentemente, las estrategias deben priorizar la reconexión hidrológica antes de las iniciativas de plantación extensiva (Chantarot et al., 2026) y la gobernanza local (Astiani et al., 2024) para asegurar la viabilidad a largo plazo.

A pesar de que Marismas Nacionales es un sitio Ramsar, los manglares siguen experimentando procesos de degradación antropogénica. Esta contradicción entre el estatus de protección y la realidad en campo es compartida con otras naciones (Padonou et al., 2025) y se debe a la dependencia de las comunidades costeras de estos recursos para su subsistencia. En los últimos 50 años esta presión ha provocado la desaparición de aproximadamente un tercio de los manglares del mundo (Gouvêa et al., 2022), y se proyecta que el efecto sinérgico del cambio climático agrave esta vulnerabilidad en los próximos años (Singh et al., 2022; Ward et al., 2016). Por lo tanto, remediar las perturbaciones locales representa una oportunidad de intervención urgente.

Ante este escenario global, es imperante transitar hacia una gestión sostenible que armonice la conservación de los almacenes de carbono con el bienestar económico de las comunidades. Este enfoque ha sido propuesto en Marismas Nacionales a través de las Unidades de Manejo para la Conservación y el Aprovechamiento de la Vida Silvestre (UMA), para el aprovechamiento de *L. racemosa* (Valdez-Hernández, 2016). Diversas investigaciones respaldan este modelo, siempre y cuando la planificación favorezca la producción primaria neta (Camacho et al., 2011; Khan et al., 2024; Murdiyarso et al., 2021). Además, la valorización de los almacenes de carbono mediante proyectos de bonos de carbono representa una oportunidad estratégica para financiar la rehabilitación bajo esquemas de gobernanza climática (Adame et al., 2024; Espinoza-Tenorio et al., 2019). Complementariamente, la adopción de sistemas basados en acuasilvicultura (Nesperos et al., 2023) y silvopesca (Harefa et al., 2022; Sumarga et al., 2024) podría fortalecer la resiliencia socioecológica de la región y garantizar la estabilidad de los servicios ecosistémicos a largo plazo.

Se concluye que los factores de cambio analizados provocan una simplificación de la estructura forestal y una pérdida de diversidad. Sin embargo, dicha degradación estructural no siempre se traduce en una pérdida inmediata de carbono arbóreo, el cual varía en función del estado de la repoblación y de la supervivencia de fustes remanentes. Este estudio subraya que la conservación

efectiva de los manglares frente al cambio climático global requiere, de manera urgente, la resolución de conflictos ambientales locales. La brecha observada entre el estatus de protección legal y el deterioro estructural y funcional de los manglares sugiere que el futuro de Marismas Nacionales depende de una transición hacia un esquema de gobernanza efectiva. En este sentido, la integración de la rehabilitación hidrológica, el manejo sostenible y la valorización de los servicios ecosistémicos podría contribuir a revertir la trayectoria de degradación, promoviendo que estos humedales costeros continúen operando como barreras resilientes y depósitos estratégicos de carbono azul.

3.7 Agradecimientos

Al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), con recursos del Bezos Earth Fund, a través de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por el financiamiento otorgado para la realización de este estudio. A los integrantes de los ejidos por su invaluable apoyo, específicamente a Arenitas, San Miguelito, Pericos, Unión de Corrientes, Mexcaltitán, Laureles y Gongora y San Blas. El primer autor agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca de doctorado otorgada (CVU: 1028457), la cual le permitió desarrollar esta investigación en el programa de Doctorado en Ciencias en Agricultura Multifuncional para el Desarrollo Sostenible en la Universidad Autónoma Chapingo.

3.8 Referencias

Adame, M. F., Troche-Souza, C., Santini, N. S., Acosta-Velázquez, J., Vázquez-Lule, A., Villarreal-Rosas, J., Worthington, T., Andradi-Brown, D., & Lovelock, C. E. (2024). The role of blue carbon in reversing mangrove degradation trends in Mexico. *Biological Conservation*, 298, Article 110775. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110775

Agraz-Hernández, C. M., Chan-Keb, C. A., Chávez-Barrera, J., Osti-Sáenz, J., Expósito-Díaz, G., Alonso-Campos, V. A., Muñiz Salazar, R., Ruiz Fernández, A. C., Pérez Bernal, L. H., Sánchez Cabeza, J. A., & Rivera Arriaga, E. (2020). Carbon stocks in a mangrove ecosystem in northern Mexico: Environmental changes for 35 years. *Revista Mexicana de*

Biodiversidad, 91, Article e912910. https://doi.org/10.22201/IB.20078706E.2020.91.2910

Asadi, M. A., Jasmine, A. N., Widodo, A. T., Isdianto, A., Rafinaldo, R., Rozi, H. F., & Firdaus, M. U. H. (2025). Mangrove diversity and structure of Karimunjawa National Park, Indonesia: Conserving forest patches in small island ecosystem. *Biodiversitas*, 26(10), 5350–5359. https://doi.org/10.13057/biodiv/d261047

Asbridge, E., Krause, C., Lucas, R., Owers, C. J., Rogers, K., Lymburner, L., Mueller, N., Ai, E., & Wong, S. (2025). Characterising the short- and long-term impacts of tropical cyclones on mangroves using the Landsat archive. *Cambridge Prisms: Coastal Futures*, 3(e4), 1–14. https://doi.org/https://doi.org/10.1017/cft.2024.19

Astiani, D., Roslinda, E., Widiastuti, T., Ekamawanti, H. A., Ekyastuti, W. E., Dwianto, W., Alfikri, F., & Ngidu, E. Y. (2024). Stand growth and carbon stocks of community-based mangrove rehabilitation in Singkawang City, West Kalimantan, Indonesia. *Biodiversitas*, 25(7), 2799–2805. https://doi.org/10.13057/biodiv/d250701

Azman, M. S., Sharma, S., Shaharudin, M. A. M., Hamzah, M. L., Adibah, S. N., Zakaria, R. M., & MacKenzie, R. A. (2021). Stand structure, biomass and dynamics of naturally regenerated and restored mangroves in Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 482, Article 118852. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118852

Barroso, S. F., Flores, O., Palmas, P., Pouteau, R., & Meyer, J.-Y. (2023). A comparative study of the floristic diversity and structure of relictual littoral and swamp forests in the Island of Tahiti (French Polynesia, South Pacific). *Pacific Science*, 77(2–3), 233–251. https://doi.org/10.2984/77.2.7

Basáñez-Muñoz, A. de J., Jordán-Garza, A. G., & Serrano, A. (2021). Forest structure and projections of *Avicennia germinans* (L.) L. at three levels of perturbation in a Southwestern Gulf of Mexico mangrove. *Forests*, 12, Article 989. https://doi.org/10.3390/f12080989

Basyuni, M., Amelia, R., Aznawi, A. A., Wirasatriya, A., Iryanthony, S. B., Slamet, B., Mustaniroh, S. S. Al, Rahmania, R., Rahmila, Y. I., Sumarga, E., Larkeng, S. H., Salmo III, S., Kajita, T., Sivaipram, I., & Ali, H. M. (2025). Reduction of mangrove carbon stock ecosystems due to illegal logging using a combination of unmanned aerial vehicle imagery and field surveys. *Global Journal of Environmental Science and Management*, 11(1), 225–242. https://doi.org/10.22034/gjesm.2025.01.14

Basyuni, M., Pandiangan, P., Amelia, R., Mustaniroh, S. S. Al, Larekeng, S. H., Sumarga, E., Slamet, B., & Arifanti, V. B. (2023). Carbon stock potential in rehabilitated mangrove in Lubuk Kertang Village, North Sumatra, Indonesia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 1277, Article 012005. https://doi.org/10.1088/1755-1315/1277/1/012005

Beloto, N., Cotovicz, L. C., Machado-Rodrigues, J. V., Gmach, M. R., Zimmer, M., Helfer, V., Soares, M. O., & Arruda-Bezerra, L. E. (2023). Blue carbon stock heterogeneity in Brazilian mangrove forests: A systematic review. *Marine Pollution Bulletin*, 197, Article 115694. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115694

Bourgeois, C. F., Mackenzie, R. A., Sharma, S., Bhomia, R. K., Johnson, N. G., Rovai, A. S., Worthington, T. A., Krauss, K. W., Analuddin, K., Bukoski, J. J., Castillo, J. A., Elwin, A., Glass, L., Jennerjahn, T. C., Mangora, M. M., Marchand, C., Osland, M. J., Ratefinjanahary, I. A., Ray, R., … Trettin, C. C. (2024). Four decades of data indicate that planted mangroves stored up to 75 % of the carbon stocks found in intact mature stands. *Science Advances*, 10, Article eadk5430. https://doi.org/10.1126/sciadv.adk5430

Camacho, L. D., Gevaña, D. T., Carandang, A. P., Camacho, S. C., Combalicer, E. A., Rebugio, L. L., & Youn, Y. C. (2011). Tree biomass and carbon stock of a community-managed mangrove forest in Bohol, Philippines. *Forest Science and Technology*, 7(4), 161–167. https://doi.org/10.1080/21580103.2011.621377

Carmona, R. C., Mendoza, L. F., Molina, D., Ortega, L., Miramontes, E., & Cruz, M. (2017). Presencia espacial y temporal de aves rapaces diurnas (aves: accipitriformes, falconiformes) en Marismas nacionales, Nayarit-Sinaloa, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 33(1), 27–38. https://doi.org/10.21829/azm.2017.3311009

Chantarot, C., Tharasawatpipat, C., Utarasakul, T., Supfuengfoo, N., Toraninpanich, S., & Javadi, B. (2026). Assessment of aboveground carbon stock in mangrove forests using GIS and environmental monitoring: A case study in Samut Songkhram Province, Thailand. *Marine Pollution Bulletin*, 228, Article 119565. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2026.119565

Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87–99. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x

Chávez-Barrera, J. C., Gallardo-Lancho, J. F., Osti-Sáenz, J., Gallegos-Martínez, M. E., Ruiz-Fernandez, A. C., Puschendorf, R., & Agraz-Hernández, C. M. (2026). Restoration enhances carbon storage in mangroves after hurricane impacts. *Frontiers in Marine Science*, 12, Article 1722651. https://doi.org/10.3389/fmars.2025.1722651

Chávez-Barrera, J. C., Gallardo-Lancho, J. F., Puschendorf, R., & Agraz-Hernández, C. M. (2025). Loss and early recovery of biomass and soil organic carbon in restored mangroves after *Paspalum vaginatum* invasion in West Africa. *Resources*, 14, Article 122. https://doi.org/10.3390/resources14080122

Conroy, B. M., Hamylton, S. M., Kelleway, J. J., Asbridge, E. F., Woodroffe, C. D., & Rogers, K. (2025). Mangrove above-ground biomass and production are related to forest age at Low Isles, Great Barrier Reef. *Ecology and Evolution*, 15, Article e72048. https://doi.org/10.1002/ece3.72048

Corella-Justavino, F., Valdez-Hernández, J. I., Cetina-Alcalá, V. M., González-Cossio, F. V., Trinidad-Santos, A., & Aguirre-Rivera, J. R. (2001). Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 26(90), 73–102. https://cienciasforestales.inifap.gob.mx/index.php/forestales/article/view/914

Cristinel, C., Ciprian, T., Popovici, L., Radu, V., Crisan, V., & Dinca, L. C. (2024). Structural characteristics of the pine stands on degraded lands in the south-east of Romania, in the context of climate changes. *Applied Sciences*, 14, Article 8127. https://doi.org/https://doi.org/ 10.3390/app14188127

Dookie, S., Jaikishun, S., & Ansari, A. A. (2024). Coastal carbon storage in degraded, natural, and restored mangrove ecosystems of Guyana ecosystems of Guyana. *Southern Forests: A Journal of Forest Science*, 86(4), 294–310. https://doi.org/10.2989/20702620.2024.2377678

Dudek, T., Korol, M., Havryliuk, S., Dychkevych, V., & Bobiec, A. (2021). The dendrometric characteristics of oak woods in rural landscapes of the East Carpathians. *Baltic Forestry*, 27(1), Article 336. https://doi.org/10.46490/BF336

Ellison, J. C. (1999). Impacts of sediment burial on mangroves. *Marine Pollution Bulletin*, 37(8–12), 420–426. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(98)00122-2

Espinoza-Tenorio, A., Millán-Vásquez, N. I., Vite-García, N., & Alcalá-Moya, G. (2019). People and blue carbon: Conservation and settlements in the

mangrove forests of Mexico. *Human Ecology*, 47(6), 877–892. https://doi.org/10.1007/s10745-019-00123-6

Ezenwenyi, J. U., & Chukwu, O. (2017). Effects of slenderness coefficient in crown area prediction for *Tectona grandis* Linn. f. in Omo Forest Reserve, Nigeria. *Current Life Science*, 3(4), 65–71. https://doi.org/10.5281/zenodo.996326

Farhath, A. A., Nandan, S. B., Sreelekshmi, S., Rifga, M., Naeem, I., Hershey, N. R., & Ntakirutimana, R. (2025). Mangrove ecosystems in the Maldives: A nationwide assessment of diversity, habitat typology and conservation priorities. *Earth*, 6, Article 66. https://doi.org/10.3390/earth6030066

Fatonah, S., Hamidy, R., Mulyadi, A., & Efriyeldi. (2023). Biomass, carbon stock and sequestration in various conditions of mangrove forests in Sungai Apit, Siak, Riau, Indonesia. *Biodiversitas*, 24(11), 5837–5846. https://doi.org/10.13057/BIODIV/D241101

Ficko, A., Beljan, K., Vedri, M., Cavlovic, J., & Teslak, K. (2024). Neighborhood effects on tree growth in a *Fagus sylvatica* - *Abies alba* forest following an ice storm. *Forest Ecosystems*, 11, Article 100250. https://doi.org/10.1016/j.fecs.2024.100250

Flores-de-Santiago, F., Rodríguez-Sobreyra, R., Álvarez-Sánchez, L. F., Valderrama-Landeros, L., Amezcua, F., & Flores-Verdugo, F. (2023). Understanding the natural expansion of white mangrove (*Laguncularia racemosa*) in an ephemeral inlet based on geomorphological analysis and remote sensing data. *Journal of Environmental Management*, 338, Article 117820. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117820

Gao, X., Leung, F., & Wang, W. (2025). Assessing typhoon impacts on mangroves and post-typhoon recovery patterns to inform projects using mangroves as nature-based solutions. *Global Ecology and Conservation*, 61, Article e03667. https://doi.org/10.1016/j.gecco 2025.e03667

Gao, Y., Skutsch, M., Paneque-Gálvez, J., & Ghilardi, A. (2020). Remote sensing of forest degradation: A review. *Environmental Research Letters*, 15, Article 103001. https://doi.org/10.1088/1748-9326/abaad7

Gómez-García, L. F., Quesada-Mora, C. A., Peña-Salamanca, E. J., Perdomo-Trujillo, L. V., & Mancera-Pineda, J. E. (2025). Carbon reserves in deltaic mangroves of the Colombian Pacific across different disturbance degrees. *Bulletin of Marine Science*, 101(3), 1237–1259. https://doi.org/10.5343/bms.2023.0142

Gouvêa, L. P., Serrão, E. A., Cavanaugh, K., Gurgel, C. F. D., Horta, P. A., & Assis, J. (2022). Global impacts of projected climate changes on the extent and aboveground biomass of mangrove forests. *Diversity and Distributions*, 28, 2349–2360. https://doi.org/10.1111/ddi.13631

Harefa, M. S., Nasution, Z., Mulya, M. B., & Maksum, A. (2022). Mangrove species diversity and carbon stock in silvofishery ponds in Deli Serdang District, North Sumatra, Indonesia. *Biodiversitas*, 23(2), 655–662. https://doi.org/10.13057/biodiv/d230206

Hernández-Guzmán, R., & Ruiz-Luna, A. (2024). Combining multisensor images and social network data to assess the area flooded by a hurricane event. *PeerJ*, 12, Article e17319. https://doi.org/10.7717/peerj.17319

Hernández-Nava, J., Pascual-Barrera, A. E., Zaldívar-Jiménez, A., & Pérez-Ceballos, R. (2022). Structure and carbon sequestration in urban mangroves, fundamentals for conservation in Isla del Carmen Campeche, Mexico. *Botanical Sciences*, 100(4), 899–911. https://doi.org/10.17129/botsci.3048

Hernández-Ramos, J., Valdez-Hernández, J. I., García-Cuevas, X., Quiñónez-Barraza, G., Reyes-Hernández, V. J., & Hernández-Ramos, A. (2020). Modelos altura-diámetro con efectos mixtos para *Lysiloma latisiliquum* (L) Benth. en Quintana Roo, México. *Madera y Bosques*, 26(2), Article e2622046. https://doi.org/10.21829/myb.2020.2622046

Herrera-Silveira, J. A., Pech-Cardenas, M. A., Morales-Ojeda, S. M., Cinco-Castro, S., Camacho-Rico, A., Sosa, J. P. C., Mendoza-Martinez, J. E., Pech-Poot, E. Y., Montero, J., & Teutli-Hernandez, C. (2020). Blue carbon of Mexico, carbon stocks and fluxes: A systematic review. *PeerJ*, 8, Article e8790. https://doi.org/10.7717/peerj.8790

Inaku, D. F., Adrianto, L., Kurnia, R., Kurniawan, F., & Kusumo, S. (2025). Social-ecological system perspective to identify specific factors in building mangrove resilience on a small island. *BIOWeb of Conferences*, 185, Article 06002. https://doi.org/10.1051/bioconf/202518506002

Inaku, D. F., Kurniawan, F., Adrianto, L., Kurnia, R., & Kusumo, S. (2026). Spatial patterns and drivers of small-island mangrove degradation: Implications for adaptive coastal management in Tanakeke Island, Indonesia. *Marine Policy*, 186, Article 107027. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marpol.2025.107027

Ismail, M., Roy, S. K., Dey, T., Basak, J. K., Chowdhury, M. A. A., Ullah, F., & Ahmed, S. (2025). Carbon sequestration potential of *Sonneratia apetala*

plantation forests in the Chakaria Sundarbans: Effects of stand age and structure. *Regional Studies in Marine Science*, 84, Article 104104. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104104

Jakes-Cota, U., Almendarez-Hernández, L. C., & Garcés-Rodríguez, Y. (2025). Length–Weight and Length– Length Relationships of 12 Fish Species caught as bycatch in the artisanal whiteleg shrimp (*Litopenaeus vannamei*) fishery in the Biosphere Reserve Marismas Nacionales, Nayarit, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 2025(1), Article 8823109. https://doi.org/10.1155/jai/8823109

Jayadi, E. M., Rahman, F. A., Ihsan, M. S., Fitriah, L., & Agustini, D. (2024). Structure and composition of mangrove vegetation in the coastal area of Mandalika International Street Circuit, Central Lombok, Indonesia. *Biodiversitas*, 25(6), 2719–2728. https://doi.org/10.13057/biodiv/d250642

Kauffman, J. B., Adame, M. F., Arifanti, V. B., Schile-Beers, L. M., Bernardino, A. F., Bhomia, R. K., Donato, D. C., Feller, I. C., Ferreira, T. O., Jesus Garcia, M. del C., MacKenzie, R. A., Megonigal, J. P., Murdiyarso, D., Simpson, L., & Hernández Trejo, H. (2020). Total ecosystem carbon stocks of mangroves across broad global environmental and physical gradients. *Ecological Monographs*, 90(2), Article e01405. https://doi.org/10.1002/ecm.1405

Kauffman, J. B., Donato, D. C., & Adame, M. F. (2013). Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares. Center for International Forestry Research.

Khan, W. R., Nazre, M., Akram, S., Anees, S. A., Mehmood, K., Ibrahim, F. H., Edrus, S. S. A. O. Al, Latiff, A., Fitri, Z. A., Yaseen, M., Li, P., & Zhu, X. (2024). Assessing the productivity of the Matang Mangrove Forest Reserve: Review of one of the best-managed mangrove forests. *Forests*, 15(5), Article 747. https://doi.org/10.3390/f15050747

Komiyama, A., Poungparn, S., & Kato, S. (2005). Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves. *Journal of Tropical Ecology*, 21(4), 471–477. https://doi.org/10.1017/S0266467405002476

Lithgow, D., de la Lanza, G., & Silva, R. (2019). Ecosystem-based management strategies to improve aquaculture in developing countries: Case study of Marismas Nacionales. *Ecological Engineering*, 130, 296–305. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.06.039

Matatula, J., Wirabuana, P. Y. A. P., Yasin, E. H. E., & Mulyana, B. (2023). Species composition and carbon stock of rehabilitated mangrove forest in Kupang District, East Nusa Tenggara, Indonesia. *Environmental Research,*

Engineering and Management, 79(3), 24–34. https://doi.org/10.5755/j01.erem.79.3.33123

Matta, T. C., Silva, L., Belmonte, Y. C. B., Oliveira, F. De, & Soares, G. (2025). Evaluating terrestrial laser scanning for structural characterization of mangrove forests in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 583, Article 122567. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122567

McGowan, T., Cunningham, S. L., Guzmán, H. M., Mair, J. M., Guevara, J. M., & Betts, T. (2010). Mangrove forest composition and structure in Las Perlas Archipelago, Pacific Panama. *Revista de Biología Tropical*, 58(3), 857–869.

Mezei, P., Grodzki, W., Blazenec, M., & Jakuz, R. (2014). Factors influencing the wind-bark beetles' disturbance system in the course of an *Ips typographus* outbreak in the Tatra Mountains. *Forest Ecology and Management*, 312, 67–77. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.020

Millán-Aguilar, O., Ordóñez-Rosas, M. L., Castillo-Cruz, I., Rodríguez-Arredondo, L., Ruiz-Domínguez, M., Hurtado-Oliva, M. Á., & Manzano-Sarabia, M. (2025). Nuisance growth of *Cissus verticillata* (Vitaceae) negatively affects the structure of mangroves in Marismas Nacionales Nayarit, Mexico. *Diversity*, 17, Article 407. https://doi.org/10.3390/ d17060407

Mitchell, S. J. (2013). Wind as a natural disturbance agent in forests: A synthesis. *Forestry*, 86(2), 147–157. https://doi.org/10.1093/forestry/cps058

Mumbang, C., Ajonina, G. N., & Chuyong, G. B. (2025). Four decades of cover change, degradative, and restitution stages of mangrove forest in Douala-Edea National. *Forests*, 16(4), Article 555. https://doi.org/10.3390/f16040555

Murdiyarso, D., Sasmito, S. D., Sillanpää, M., MacKenzie, R., & Gaveau, D. (2021). Mangrove selective logging sustains biomass carbon recovery, soil carbon, and sediment. *Scientific Reports*, 11, Article 12325. https://doi.org/10.1038/s41598-021-91502-x

Murray, M. R., Zisman, S. A., Furley, P. A., Munro, D. M., Gibson, J., Ratter, J., Bridgewater, S., Minty, C. D., & Place, C. J. (2003). The mangroves of Belize Part 1. Distribution, composition and classification. *Forest Ecology and Management*, 174, 265–279. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00036-1

Nesperos, V. J. C., Visco, R. G., Malabrigo, P. L., Paelmo, R. F., & Pleto, J. V. R. (2023). Blue carbon stock of aquasilviculture-based agroforestry system in

Infanta, Quezon, Philippines. *International Journal of Agricultural Technology*, 19(4), 1697–1714.

Nwobi, C., Williams, M., & Mitchard, E. T. A. (2020). Rapid mangrove forest loss and nipa palm (*Nypa fruticans*) expansion in the Niger Delta, 2007–2017. *Remote Sensing*, 12(14), Article 2344. https://doi.org/10.3390/rs12142344

Ordóñez-Díaz, J. A. B., Galicia-Naranjo, A., Venegas-Mancera, N. J., Hernández-Tejada, T., Ordóñez-Díaz, M. de J., & Dávalos-Sotelo, R. (2015). Densidad de las maderas mexicanas por tipo de vegetación con base en la clasificación de J. Rzedowski: compilación. *Madera y Bosques*, 21, 77–126.

Padonou, E. A., Avocèvou, C. M. A., Clement, A., Hovozounkou, G. M., Akakpo, B. A., & Sinsin, B. (2025). Plant diversity , population structures and carbon stock of mangrove ecosystems of Ramsar Site 1017 in Benin. *Wetlands Ecology and Management*, 33, Article 24. https://doi.org/10.1007/s11273-025-10040-9

Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological colledions. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131–144. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0

Pototan, B. L., Capin, N. C., Delima, A. G. D., & Novero, A. U. (2021). Assessment of mangrove species diversity in Banaybanay , Davao Oriental , Philippines. *Biodiversitas*, 22(1), 144–153. https://doi.org/10.13057/biodiv/d220120

Purnata, S., Suha, S. J., & Shampa, M. T. A. (2026). Ecohydrology & hydrobiology impact of climate change on natural blue carbon resources of Bangladesh. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 26, Article 100747. https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2026.100747

Qur´ani, C. G., Rizal, M., Sugiana, I. P., & Lee, B. (2026). Baseline ecological insights of vegetation and carbon stocks assessment in Probolinggo natural mangrove forests. *Sustainability*, 18, Article 1906. https://doi.org/10.3390/su18041906

R Core Team. (2025). R: A language and environment for statistical computing (Version 4.5.2). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.r-project.org/

Rahim, A., Soeprobowati, T. R., Putranto, T. T., Al Falah, M. H., & Gell, P. (2024). Contribution of mangrove forest carbon stocks on climate change mitigation: a case study at Tuntang Estuary, Central Java. *Journal of Coastal Conservation*, 28, Article 65. https://doi.org/10.1007/s11852-024-01059-w

Rahman, K.S., Dana, N. H., Rahman, M. M., Mondal, H. S., Chen, L., & Islam, M. N. (2025). Degradation of mangrove forests in the Sundarbans: An assessment based on perspectives of mangrove resource collectors using the DPSIR framework. *Trees, Forests and People*, 19, Article 100769. https://doi.org/10.1016/j.tfp.2024.100769

Ram, M. A., Caughlin, T. T., & Roopsind, A. (2021). Active restoration leads to rapid recovery of aboveground biomass but limited recovery of fish diversity in planted mangrove forests of the North Brazil Shelf. *Restoration Ecology*, 29(5), Article e13400. https://doi.org/10.1111/rec.13400

Ramihangihajason, T. A., Weber, J., Rakotondraompiana, S., Roger, E., Faramalala, M. H., & Rakotoniaina, S. (2025). Natural capital accounting as a decision support tool for environmental management of a protected area in Madagascar. *PLoS One*, 20(5), Article e0321948. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0321948

Rao, J. K., Manjula, R. R., Suneetha, J., & Reddi, T. V. V. S. (2022). Ethnobotany of mangroves: A review. In S. C. Das, P. Thammineni, & E. C. Ashton (Eds.), Mangroves: Biodiversity, livelihoods and conservation (1st Ed, pp. 107–138). Springer. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-981-19-0519-3

Rasquinha, D. N., & Mishra, D. R. (2021). Impact of wood harvesting on mangrove forest structure, composition and biomass dynamics in India. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 248, Article 106974. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106974

Reed, D., Chavez, S., Castañeda-Moya, E., Oberbauer, S. F., Troxler, T., & Malone, S. (2025). Resilience to hurricanes is high in mangrove blue carbon forests. *Global Change Biology*, 31, Article e70124. https://doi.org/10.1111/gcb.70124

Ren, H., Chen, H., Li, Z., & Han, W. (2010). Biomass accumulation and carbon storage of four different aged *Sonneratia apetala* plantations in Southern China. *Plant and Soil*, 327(1), 279–291. https://doi.org/10.1007/s11104-009-0053-7

Rodríguez-Arredondo, L., Millán-Aguilar, O., Manzano-sarabia, M., Hurtado-Oliva, M. Á., & Manzano-Sarabia, M. (2026). Mortality and natural regeneration of mangroves in the Eastern Gulf of California: A comparison between strong and weak ENSO events. *Ecologies*, 7, Article 25. https://doi.org/10.3390/ecologies7010025

Rodríguez-Medina, K., Yañez-Arenas, C., Peterson, A. T., Ávila, J. E., & Herrera-Silveira, J. (2020). Evaluating the capacity of species distribution modeling

to predict the geographic distribution of the mangrove community in Mexico. *PLoS One*, 15(8), Article e0237701. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237701

Rodríguez-Zúñiga, M. T., Troche-Souza, C., Cruz-López, M. I., & Rivera-Monroy, V. H. (2022). Development and structural organization of Mexico's Mangrove Monitoring System (SMMM) as a foundation for conservation and restoration initiatives: A hierarchical approach. *Forests*, 13(4), Article 621. https://doi.org/10.3390/f13040621

Rodríguez-Zúñiga, M. T., Villeda-Chávez, E., Vázquez-Lule, A. D., Bejarano, M., Cruz-López, M. I., Olguín, M., Villela-Gaytán, S. A., & Flores, R. (2018). Métodos para la caracterización de los manglares mexicanos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Romero-Uribe, H. M., López-Portillo, J., Reverchon, F., & Hernández, M. E. (2022). Effect of degradation of a black mangrove forest on seasonal greenhouse gas emissions. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(8), 11951–11965. https://doi.org/10.1007/s11356-021-16597-1

Sánchez-Gutiérrez, F., Valenzuela-Gómez, A., Valdez-Hernández, J. I., & González-González, C. A. (2017). Estructura y diversidad de especies arbóreas en el sitio arqueológico "El Mirador", Selva Lacandona, Chiapas. *Polibotánica*, 44, 79–94. https://doi.org/10.18387/polibotanica.44.

Sandaruwan, R. D. C., Badullage, H. S., Perera, I. J. J. U. N., Jayapala, H. P. S., Udayanga, K. A. S., & Bellanthudawa, B. K. A. (2025). Unveiling the ecological wealth: Species diversity, conservation impact, and carbon sequestration in mangrove ecosystems. *Regional Studies in Marine Science*, 84, Article 104083. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104083

Sarno, Ikhsan, M., Desitarani, Oktariansyah, Y., & Pragustiandi, G. (2026). Biodiversity patterns of flora and fauna in mangrove ecosystems under anthropogenic pressure in South Sumatra, Indonesia. *Jurnal Sylva Lestari*, 14(1), 31–47. https://doi.org/10.23960/jsl.v14i1.1190

Sasmito, S. D., Taillardat, P., Clendenning, J. N., Cameron, C., Friess, D. A., Murdiyarso, D., & Hutley, L. B. (2019). Effect of land-use and land-cover change on mangrove blue carbon: A systematic review. *Global Change Biology*, 25(12), 4291–4302. https://doi.org/10.1111/gcb.14774

Senger, D. F., Hortua, D. A. S., Engel, S., Schnurawa, M., Moosdorf, N., & Gillis, L. G. (2021). Impacts of wetland dieback on carbon dynamics: A comparison

between intact and degraded mangroves. *Science of the Total Environment*, 753, Article 141817. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141817

Servicio de Información sobre Sitios Ramsar. (2001). Marismas Nacionales. https://rsis.ramsar.org/es/ris/732?language=en

Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3), 379-423. https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, Article 688. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/163688a0

Singh, M., Schwendenmann, L., Wang, G., Adame, M. F., & Comissario Mandlate, L. J. (2022). Changes in mangrove carbon stocks and exposure to sea level rise (SLR) under future climate scenarios. *Sustainability*, 14(7), Article 3873. https://doi.org/10.3390/su14073873

Slodicak, M., & Novak, J. (2006). Silvicultural measures to increase the mechanical stability of pure secondary Norway spruce stands before conversion. *Forest Ecology and Management*, 224, 252–257. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.037

Sreelekshmi, M., Ganguly, D., Bonthu, S., Muruganandam, R., Manodheepan, K. K., Prasad, M. H. K., Paneer Selvam, A., & Purvaja, R. (2025). Assessing carbon stocks and their economic value of mangrove ecosystem in the Krishna Delta: A blue carbon ecosystem service modelling approach. *Regional Studies in Marine Science*, 89, Article 104406. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104406

Sumarga, E., Rosleine, D., Hutajulu, G. B., Plaurint, R. P., Tsabita, Basyuni, M., Larekeng, S. H., Taqiyudin, M. F., Shohiham, N. N., & Ali, H. M. (2024). Quantification of ecosystem services from mangrove silvofishery. *Global Journal of Environmental Science and Management*, 10(3), 1333–1344. https://doi.org/10.22034/gjesm.2024.03.23

Suprayogi, B., Purbopuspito, J., Harefa, M. S., Panjaitan, G. Y., & Nasution, Z. (2022). Ecosystem carbon stocks of restored mangroves and Its sequestration in Northern Sumatra Coast, Indonesia. *Universal Journal of Agricultural Research*, 10(1), 1–19. https://doi.org/10.13189/ujar.2022.100101

Tadeo-Noble, A. E., Valdez-Hernández, J. I., Beltrán-Rodríguez, L., & García-Moya, E. (2019). Efecto del aprovechamiento forestal sobre la estructura y

diversidad arbórea en selvas tropicales de Quintana Roo, México. *Bosque*, 40(2), 129–140. https://doi.org/10.4067/S0717-92002019000100129

Tao, Y., Zhang, Z., Feng, B., Wang, P., Liu, W., Jiang, W., Pan, L., Huang, J., & Huang, L. (2025). Satellite reveals severe disturbance of the native invasive species *Derris trifoliata* on the mangrove forests in the Beibu Gulf, China. *Ecological Indicators*, 178, 113874. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.113874

Téllez-García, C. P., & Valdez-Hernández, J. I. (2012). Caracterización estructural del manglar en el estero Palo Verde, Laguna de Cuyutlán, Colima. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 18, 395–408. https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.11.101

Teutli-Hernández, C., Herrera-Silveira, J. A., Comín, F. A., & Menéndez-López, M. (2019). Nurse species could facilitate the recruitment of mangrove seedlings after hydrological rehabilitation. *Ecological Engineering*, 130, 263–270. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.07.030

Troche-Souza, C., Villeda-Chávez, E., Vázquez-Balderas, B., Velázquez-Salazar, S., Vázquez-Morán, V. H., Rosas-Aceves, O. G., & Flores-de-Santiago, F. (2025). Spatial distribution of mangrove forest carbon stocks in Marismas Nacionales, Mexico: Contributions to climate change adaptation and mitigation. *Forests*, 16, Article 1224. https://doi.org/https://doi.org/10.3390/f16081224

Valderrama-Landeros, L., Blanco y Correa, M., Flores-Verdugo, F., Álvarez-Sánchez, L. F., & Flores-de-Santiago, F. (2020). Spatiotemporal shoreline dynamics of Marismas Nacionales, Pacific coast of Mexico, based on a remote sensing and GIS mapping approach. *Environmental Monitoring and Assessment*, 192(2), Article 123. https://doi.org/10.1007/s10661-020-8094-8

Valderrama-Landeros, L., Camacho-Cervantes, M., Velázquez-Salazar, S., Villeda-Chávez, E., Flores-Verdugo, F., & Flores-de-Santiago, F. (2025). Detection of an invasive plant (*Cissus verticillata*) in the largest mangrove system on the eastern Pacific coast—a remote sensing approach. *Wetlands Ecology and Management*, 33(1), Article 13. https://doi.org/10.1007/s11273-024-10028-x

Valderrama-Landeros, L., & Flores-de-Santiago, F. (2019). Assessing coastal erosion and accretion trends along two contrasting subtropical rivers based on remote sensing data. *Ocean and Coastal Management*, 169, 58–67. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.12.006

Valderrama-Landeros, L., Flores-de-Santiago, F., Ávila-Flores, G., Flores-Verdugo, F., Alcántara-Maya, J. A., Troche-Souza, C., Velázquez-Salazar, S., Vázquez-Balderas, B., Villeda-Chávez, E., Manzano-Sarabia, M., Valdez-Hernández, J. I., Millán-Aguilar, O., & Suárez, E. L. (2024). IUCN red list of ecosystems, mangroves of the Warm Temperate Northeast Pacific. *EcoEvoRxiv*. https://doi.org/https://doi.org/10.32942/X2B03V

Valdés-Velarde, E., Valdez-Hernández, J. I., Ordaz-Chaparro, V. M., Gallardo-Lancho, J. F., Pérez-Nieto, J., & Ayala-Sánchez, C. (2011). Evaluación del carbono orgánico en suelos de los manglares de Nayarit. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2(8), 47–58. https://doi.org/10.29298/rmcf.v2i8.540

Valdez-Hernández, J. I. (2002). Aprovechamiento forestal de manglares en el estado de Nayarit, costa Pacífica de México. *Madera y Bosques*, 8, 129–145. https://doi.org/10.21829/myb.2002.801296

Valdez-Hernández, J. I. (2004). Manejo forestal de un manglar al sur de Marismas Nacionales, Nayarit. *Madera y Bosques*, 2, 93–104. https://doi.org/10.21829/myb.2004.1031269

Valdez-Hernández, J. I. (2016). Aprovechamiento Maderable De Especies Arbóreas Amenazadas: El Caso De Los Mangles En México. *Agroproductividad*, 9(11-B), 70–71. https://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/901/764

Vásquez-Cortez, V. F., Clark-Tapia, R., Manzano-Méndez, F., González-Adame, G., & Aguirre-Hidalgo, V. (2018). Tree and shrub structure composition and diversity in three forest management conditions in Ixtlan de Juarez, Oaxaca. *Madera Bosques*, 24(3), Article e2431649. https://doi.org/10.21829/myb.2018.2431649

Veettil, K. B., Ruiz-Pereira, S. F., & Quang, N. X. (2018). Rapidly diminishing mangrove forests in Myanmar (Burma): a review. *Hydrobiologia*, 822, 19–35. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3673-1

Villarreal-Rosas, J., Brown, C. J., Andradi-Brown, D. A., Domínguez, R., Jacobo, P., Martínez, A., Mascote, C., Najera, E., Paiz, Y., Vázquez Moran, V. H., Villarreal, J., & Adame, M. F. (2024). Integrating socioeconomic and ecological data into restoration practice. *Conservation Biology*, 38(14), Article e14286. https://doi.org/10.1111/cobi.14286

Vizcaya-Martínez, D. A., Flores-de-Santiago, F., Valderrama-Landeros, L., Serrano, D., Rodríguez-Sobreyra, R., Álvarez-Sánchez, L. F., & Flores-Verdugo, F. (2022). Monitoring detailed mangrove hurricane damage and early recovery using multisource remote sensing data. *Journal of*

Environmental Management, 320, Article 115830. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115830

Vospernik, S., Monserud, R. A., & Sterba, H. (2010). Do individual-tree growth models correctly represent height: diameter ratios of Norway spruce and Scots pine? *Forest Ecology and Management*, 260, 1735–1753. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.055

Wahid, S., Mainuddin, M., Chiew, F., Karim, F., Nahiduzzaman, S., Alam, R., & Hasib, M. R. (2025). Salinity dynamics in the Sundarbans of Bangladesh: influence of climate, freshwater inflow, and sea level changes. *Environmental Monitoring and Assessment*, 197, Article 1219. https://doi.org/10.1007/s10661-025-14667-2

Ward, R. D., Friess, D. A., Day, R. H., & Mackenzie, R. A. (2016). Impacts of climate change on mangrove ecosystems: a region by region overview. *Ecosystem Health and Sustainability*, 2(4), Article e01211. https://doi.org/10.1002/ehs2.1211

Xia, S., Wang, W., Song, Z., Kuzyakov, Y., Guo, L., Zwieten, L. Van, Li, Q., Hartley, I. P., Yang, Y., Wang, Y., Andrew, T., Congqiang, Q., & Wang, H. (2021). *Spartina alterniflora* invasion controls organic carbon stocks in coastal marsh and mangrove soils across tropics and subtropics. *Global Change Biology*, 27, 1627–1644. https://doi.org/10.1111/gcb.15516

Yu, C., Guan, D., Gang, W., Lou, D., Wei, L., Zhou, Y., & Feng, J. (2021). Development of ecosystem carbon stock with the progression of a natural mangrove forest in Yingluo Bay, China. *Plant and Soil*, 460(1–2), 391–401. https://doi.org/10.1007/s11104-020-04819-3

Zhang, X., Wang, H., Chhin, S., & Zhang, J. (2020). Effects of competition, age and climate on tree slenderness of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management*, 458, Article 117815. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117815

Zhang, X., Yin, Z., Chen, Y., Liu, J., Liu, S., Li, F., Fu, C., & Wang, Y. (2026). Carbon Stock Spatial Patterns in Mangroves of Shankou, Guangxi. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 19, 3402–3413. https://doi.org/10.1109/JSTARS.2025.3649309

Zhou, H., Shariff, A. R. M., Bejo, S. K., Jahari, M., Shafri, H. Z. B. M., Omar, H. Bin, Nordin, L., Trisasongko, B., & Takeuchi, W. (2025). Estimating mangrove aboveground biomass using Sentinel-2 and ALOS-2 imagery: A case study of the Matang Mangrove Reserve, Malaysia. *Forests*, 16, Article 1517. https://doi.org/10.3390/f16101517

4 ALMACENES ELEMENTALES Y ESTEQUIOMETRÍA C:N:P EN SUELOS DE MANGLAR BAJO DIFERENTES FACTORES DE CAMBIO EN MARISMAS NACIONALES

4.1 Resumen

Este estudio evaluó los almacenes de carbono orgánico del suelo (COS), nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT) hasta 1 m de profundidad y las alteraciones en la estequiometría C:N:P bajo cuatro factores de cambio: extracción no regulada de madera (EXT), rehabilitación hidrológica (REH), competencia biótica (COM) y desequilibrio sedimentario (DES), en comparación con manglares sin perturbación aparente (SPA) en Marismas Nacionales, México. Se muestrearon un total de ocho unidades de 400 m^2, en cada una de ellas se caracterizó el agua intersticial y se determinaron los almacenes de COS por estratos de profundidades. En el perfil de 1 m, la mayoría de los factores de cambio mantuvo almacenes de COS y PT similares con SPA (252.16 Mg COS ha^{-1} y 5.97 Mg PT ha^{-1}), a excepción de REH, que presentó el valor más bajo de COS (109.73 Mg ha^{-1}), y de DES en los primeros 30 cm de suelo arenoso (< 1.5 Mg ha^{-1}). Por el contrario, el NT aumentó en los sitios bajo factores de cambio, con almacenes máximos en EXT (22.49 Mg ha^{-1}) frente a SPA (5.98 Mg ha^{-1}). La relación C:N fue superior en SPA (> 40), favoreciendo la estabilidad del carbono, mientras que C:P (< 200) y N:P (< 6) reflejaron disponibilidad continua de fósforo. Se concluye que los factores de cambio alteran el suelo de manera heterogénea y que la evaluación de la estabilidad del carbono azul requiere monitorear conjuntamente el carbono, el nitrógeno y el fósforo.

Palabras clave: carbono azul, biogeoquímica; extracción de madera; rehabilitación hidrológica; competencia biótica; desequilibrio sedimentario.

Sometido a: Pendiente de envío

Estado: Sin someter

4.2 Abstract

This study evaluated soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), and total phosphorus (TP) stocks up to 1 m depth, as well as alterations in C:N:P stoichiometry under four change drivers: unregulated wood harvesting (EXT), hydrological rehabilitation (REH), biotic competition (COM), and sediment imbalance (DES), compared to mangroves with no apparent disturbance (SPA) in Marismas Nacionales, México. A total of eight 400 m^2 sampling units were monitored, in each of which porewater was characterized and elemental stocks were determined across depth intervals. Across the 1 m profile, most change drivers maintained SOC and TP stocks comparable to SPA (252.16 Mg SOC ha^{-1} y 5.97 Mg TP ha^{-1}), except for REH, which exhibited the lowest SOC stock (109.73 Mg ha^{-1}), and DES in the upper 30 cm of sandy soil (< 1.5 Mg ha^{-1}). In contrast, TN increased in disturbed sites, peaking in EXT (22.49 Mg ha^{-1}) relative to SPA (5.98 Mg ha^{-1}). The C:N ratio was higher in SPA (> 40), promoting carbon stability, whereas C:P (< 200) and N:P (< 6) ratios reflected continuous phosphorus availability. It is concluded that change drivers alter the soil heterogeneously and that evaluating blue carbon stability requires joint monitoring of carbon, nitrogen, and phosphorus.

Keywords: blue carbon; biogeochemistry; wood harvesting; hydrological rehabilitation; biotic competition; sediment imbalance.

4.3 Introducción

Los manglares son reconocidos como uno de los ecosistemas más eficientes en la mitigación del cambio climático global debido a su extraordinaria capacidad para secuestrar y almacenar carbono orgánico a largo plazo (Alongi, 2020; Donato et al., 2011; Ray et al., 2023). El carbono orgánico del suelo (COS) constituye el mayor reservorio de carbono en los manglares, pues representa entre el 50 % y el 90 % de los almacenes totales del ecosistema (Kauffman et al., 2020; Meng et al., 2026; Wang et al., 2026). Esta acumulación masiva es posible gracias a las condiciones de anoxia prevalecientes en los suelos inundados, las cuales inhiben la descomposición microbiana y permiten que la materia orgánica se preserve durante milenios (de Melo et al., 2026; Osório-Ferreira et al., 2022).

Sin embargo, la estabilidad de los almacenes de COS depende de un delicado equilibrio biogeoquímico definido por la estequiometría elemental (C:N:P) (Cleveland & Liptzin, 2007). Mientras que el carbono representa la energía acumulada, el nitrógeno y el fósforo actúan como reguladores de la productividad biológica y de las tasas de descomposición microbiana (Maxwell et al., 2022). En un sistema funcional, estas proporciones mantienen el carbono confinado en el suelo; no obstante, cualquier alteración en este balance puede comprometer la integridad del reservorio, acelerando la remineralización de la materia orgánica y limitando la capacidad de resiliencia del bosque ante perturbaciones externas.

Esta vulnerabilidad se materializa cuando las presiones antrópicas y naturales rompen el estado de anoxia del suelo, exponiendo el carbono, el nitrógeno y el fósforo acumulados durante milenios a una oxidación aeróbica acelerada (Chen et al., 2026; Macreadie et al., 2025). Al alterarse la hidrología o perderse la cobertura vegetal, el sistema experimenta un cambio de estado: la actividad microbiana heterotrófica se dispara, transformando los sumideros históricos en fuentes activas de emisiones de gases de efecto invernadero (Tan et al., 2020). De este modo, la degradación de las condiciones fisicoquímicas no solo altera el suelo local, sino que neutraliza la función del manglar como herramienta de

mitigación del cambio, convirtiéndolo en un emisor potencial de gases de efecto invernadero (Alongi, 2022).

A pesar de su importancia, los manglares de la región de Marismas Nacionales en México enfrentan un proceso de degradación derivado de diversos factores de cambio, tanto naturales como antrópicos, que amenazan su integridad funcional (Adame et al., 2024; Valderrama-Landeros et al., 2024; Villarreal-Rosas et al., 2024). No obstante, las investigaciones en esta región se han centrado primordialmente en la dinámica de la biomasa aérea, dejando un notable vacío de información sobre los compartimentos subterráneos. Actualmente, los estudios que evalúan los reservorios de COS de este ecosistema son escasos (Agraz-Hernández et al., 2020; Troche-Souza et al., 2025; Valdés-Velarde et al., 2011), y existe una carencia aún más profunda de investigaciones que analicen la interacción entre los factores de cambio local con la estabilidad de dichos reservorios y su estequiometría C:N:P.

Esta falta de conocimiento es crítica, ya que sin entender cómo estos factores de cambio alteran el balance elemental y la química del suelo, es imposible predecir la vulnerabilidad de los almacenes de carbono acumulados durante siglos ante la degradación ambiental. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar los almacenes de carbono orgánico, nitrógeno y fósforo totales, así como la estequiometría C:N:P en los suelos de manglar de Marismas Nacionales, analizando su variabilidad bajo diferentes factores de cambio. Se buscó determinar si las alteraciones en la disponibilidad de nutrientes y las características fisicoquímicas asociadas a estas perturbaciones comprometen la función de estos ecosistemas como sumideros de carbono azul.

4.4 Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el sistema estuarino y humedal de importancia internacional Marismas Nacionales (Sitio Ramsar número 732), el cual cuenta con una superficie de 200 000 ha y está localizado en las coordenadas 22°07’N y 105°31’W, se extiende a lo largo de la costa del Pacífico mexicano (Servicio de

Información sobre Sitios Ramsar, 2001) (Figura 10). Representa el ecosistema de manglar más extenso del Pacífico nororiental y cuenta con reconocimiento internacional como Reserva de la Biosfera de la UNESCO (Troche-Souza et al., 2025). Las especies de mangle dominante son *Avicennia germinans* (L.) L. (puyeque, mangle negro), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F.Gaertn (mangle, mangle blanco) y *Rhizophora mangle* L. (candelón, mangle rojo) (Vizcaya-Martínez et al., 2022).

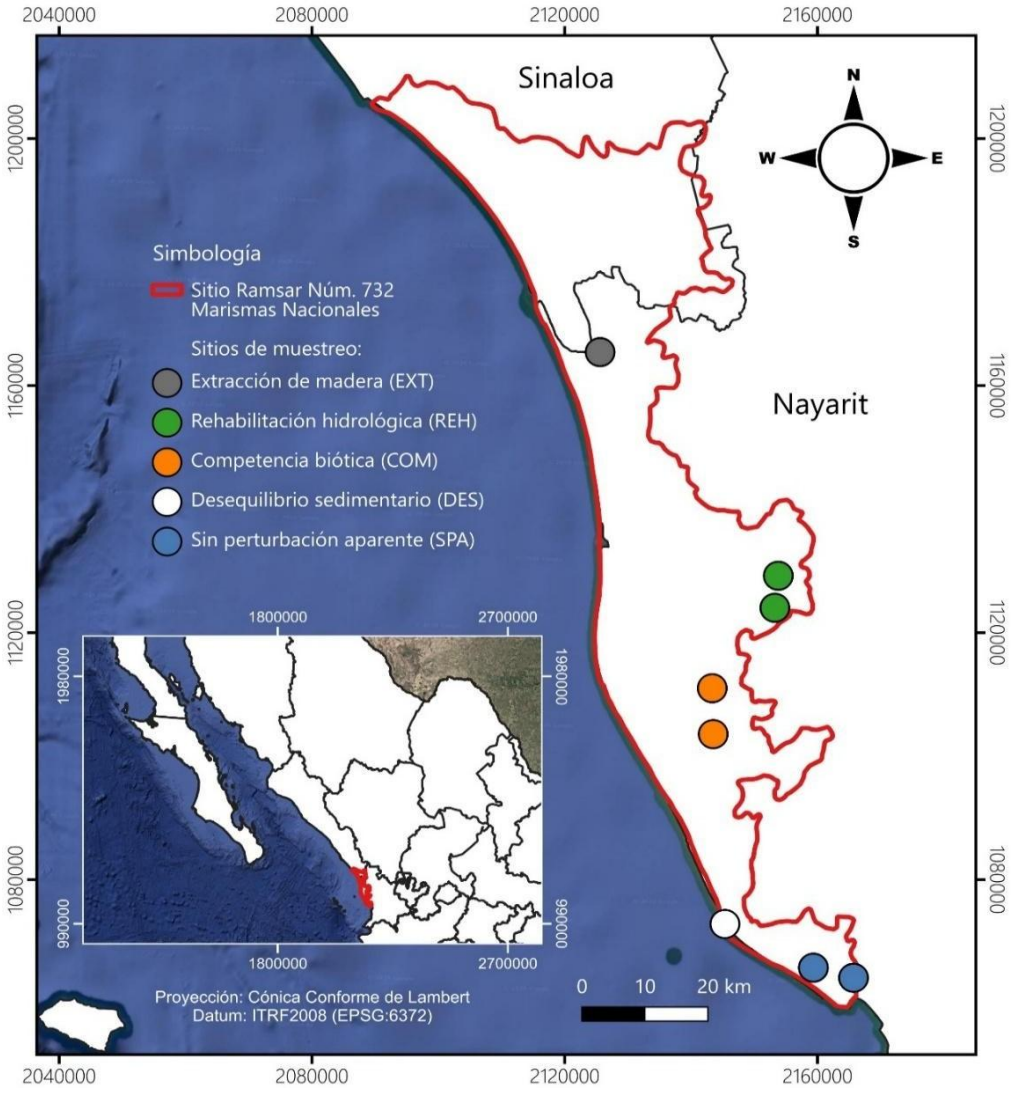

Figura 10. Mapa de la ubicación geográfica del área de estudio y de los sitios de muestreo en Marismas Nacionales, Nayarit.

Figure 10. Map of the geographic location of the study area and sampling sites in Marismas Nacionales, Nayarit.

Regionalmente se manifiesta un gradiente climático que transita de condiciones tropicales en el sector sur a subtropicales en el norte (Troche-Souza et al., 2025), con temperaturas superiores a 22 °C (Quintero-Morales et al., 2021). La precipitación anual supera comúnmente los 1000 mm y presenta una marcada estacionalidad, donde más del 80 % del volumen pluvial se registra entre junio y octubre (Flores-de-Santiago et al., 2026), lo que coincide con la temporada de huracanes en el Pacífico (Velázquez-Salazar et al., 2025). Hidrológicamente, la dinámica del sistema y los aportes de sedimentos a la planicie edáfica están modulados por las descargas fluviales de los ríos San Pedro y Acaponeta, en interacción con flujos de marea semidiurnos del océano Pacífico, regulados de forma clave por la boca de Teacapán y la apertura artificial del canal de Cuautla (Troche-Souza et al., 2026).

Establecimiento de unidades de muestreo (UM)

Se seleccionaron ocho sitios de muestreo correspondientes a áreas de manglar representativas del Sistema de Monitoreo de Manglares de México (SMMM), operado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Troche-Souza et al., 2025). Dichos sitios abarcaron diferentes factores de cambio, ubicados en geoformas específicas descritas con base en Valdés-Velarde et al. (2011). En concordancia con Rodríguez-Zúñiga et al. (2022), en cada sitio se trazó una unidad de muestreo (UM) de 400 m^2 (20 x 20 m). Como condiciones de referencia sin perturbación aparente (SPA), libres de tensores evidentes, se incluyeron los sitios Vena del Diablo (21.570593° N, 105.305542° O, orilla de canal) y El Cuatro (21.557077° N, 105.243574°O; cuenca pantanosa).

En las zonas bajo factores de cambio se consideraron cuatro condiciones de intervención. En primer lugar, la extracción no regulada de madera (EXT) por tala inmoderada de *L. racemosa* se evaluó en el sitio Arenitas (22.467694° N, 105.657597° O; cuenca pantanosa). Por su parte, la rehabilitación hidrológica (REH) iniciada en 2016 mediante la apertura de canales, se analizó en San Miguelito (22.145327° N, 105.373861° O; orilla de canal) y Pericos (22.098089° N, 105.378016° O; orilla de canal). Asimismo, la competencia biótica (COM)

causada por *Cissus verticillata* (L.) Nicolson y C.E. Jarvis sobre el dosel arbóreo se monitoreó en Unión de Corrientes (21.977801° N, 105.471433° O; cuenca pantanosa) y Mexcaltitán (21.910399° N, 105.468208° O; orilla de laguna). Finalmente, el desequilibrio sedimentario (DES) por afectación de la acreción y erosión costera se examinó en Boca del Asadero (21.631816° N, 105.442970° O; barra arenosa).

Características fisicoquímicas del agua intersticial

El muestreo se realizó en tres temporadas: nortes (diciembre de 2023 a febrero de 2024), secas (mayo 2024) y lluvias (noviembre 2024). En cada UM, por cada temporada, se tomaron nueve muestras de agua intersticial a 30 cm de profundidad para evaluar sus características fisicoquímicas (Herrera-Silveira et al., 2025). Las variables analizadas fueron pH, salinidad (UPS: unidades prácticas de salinidad), conductividad eléctrica (mS cm^{-1}), sólidos disueltos totales (g L^{-1}) y temperatura (°C). Para las mediciones se utilizó un medidor portátil multiparamétrico Hanna HI 9828.

Colecta de suelo y procesamiento en laboratorio

La colecta se llevó a cabo durante la temporada de nortes. En cada UM se extrajeron de forma aleatoria tres núcleos de suelo siguiendo la metodología de Kauffman et al. (2013), mediante un nucleador de 1 m de longitud y 5.2 cm de diámetro interior. Cada núcleo fue seccionado en cuatro intervalos de profundidad: 0-15, 15-30, 30-50 y 50-100 cm. El material obtenido se almacenó en bolsas debidamente etiquetadas y se trasladó al laboratorio de Ecología del departamento de Fitotecnia en la Universidad Autónoma Chapingo.

En el laboratorio, las muestras se secaron en una estufa a 60 °C hasta alcanzar peso constante (Kauffman et al., 2013) y posteriormente se pulverizaron (Gonzáles-Molina et al., 2008). Las concentraciones de COS (%) se estimaron mediante digestión seca con un autodeterminador automático TOC SSM 5050A Shimadzu (Ming y Takkako, 2004). Las concentraciones de nitrógeno total (NT, %) se cuantificaron mediante digestión ácida con un analizador por inyección de flujo

(Ruzicka & Hansen, 1988). Las concentraciones de fósforo total (PT, %) se estimaron mediante el método de Bray y Kurtz (1945).

Estimaciones de los almacenes de COS, NT, PT y estequiometría C:N:P

Para cada estrato de profundidad, se determinó la densidad aparente (DAP) siguiendo el método de cilindro de volumen conocido (ecuación 1; Anderson & Ingram, 1993). Los almacenes edáficos de carbono orgánico (COS), nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT) se cuantificaron a partir del producto de su concentración elemental, la DAP y el espesor del intervalo de muestreo correspondiente (ecuación 2; Kauffman et al., 2013). Los almacenes totales de COS, NT y PT para el perfil completo de 1 m se obtuvieron mediante la sumatoria de los almacenes individuales de los cuatro estratos muestreados. Las relaciones estequiométricas C:N, C:P y N:P se calcularon a nivel estrato de profundidad y para el perfil completo de 1 m (Cleveland & Liptzin, 2007).

$DAP = W / V$ .....ecuación 1

Donde DAP = densidad aparente del suelo (g cm^{-3}), W = masa del suelo seco (g), V = volumen total de la muestra (cm^3).

$Almacén_x = DAP \cdot E \cdot X$ .....ecuación 2

Donde Almacénx = almacén del elemento evaluado (COS, NT o PT) (Mg ha^{-1}); DAP = densidad aparente del suelo (g cm^{-3}); E = espesor del intervalo de suelo muestreado (cm); X = concentración del elemento (COS, NT o PT) expresada en porcentaje (%).

Análisis estadístico

Las variables fisicoquímicas del agua (pH, salinidad, conductividad eléctrica, solidos disueltos totales y temperatura), los almacenes de COS, NT, FT y estequiometría se sometieron a pruebas de Shapiro-Wilk y Bartlett para verificar los supuestos de normalidad y homocedasticidad, respectivamente. Debido al incumplimiento de estos supuestos, se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, seguida de comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm para identificar diferencias significativas entre factores de cambio, y en el caso de las características fisicoquímicas del agua, entre las temporadas de muestreo. Para explorar la relación entre las características fisicoquímicas del agua intersticial y los almacenes de COS, NT, PT y estequiometría edáfica, se realizó un análisis de correlación de Sperman, con ajustes para comparaciones múltiples mediante el procedimiento de tasa de falsos descubrimientos de Benjamini-Hochberg. El nivel de significancia para todos los análisis se estableció en $\alpha = 0.05$. Todos los análisis estadísticos y representaciones gráficas se realizaron en el entorno de programación R Studio versión 4.5.2 (R Core Team, 2025).

4.5 Resultados

Las propiedades fisicoquímicas del agua intersticial exhibieron variabilidad estacional influenciada por los factores de cambio (Cuadro 9). El pH transitó de valores ligeramente ácidos durante la temporada de nortes hacia condiciones neutras en secas y lluvias, con diferencias significativas entre factores en las tres épocas evaluadas ($p < 0.05$). En nortes, el pH tendió a la acidez, con el registro más bajo en EXT (5.5), significativamente menor respecto a REH (5.9) y COM (5.9). Durante secas, el pH se incrementó en todos los factores y presentó las mayores diferencias; EXT alcanzó el valor más alto (7.5), contrastando con la acidez relativa en DES (6.1). En lluvias, EXT sostuvo un pH cercano a la neutralidad (7.2), el cual difirió significativamente de SPA (6.6).

Cuadro 9. Características fisicoquímicas del agua intersticial en manglares bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México.

Table 9. Physicochemical characteristics of porewater in mangroves under different change drivers in Marismas Nacionales, Nayarit, México.

ID	Tem	pH	Salinidad (UPS)	CE (mS cm^{-1})	SDT (g L^{-1})	T (°C)
EXT	Nortes	5.5 (0.01) b	28.9 (2.2) a	42.0 (1.6) a	21.0 (1.6) a	25.0 (0.03) a
	Secas	7.5 (0.09) a	64.0 (2.5) a	58.8 (4.7) b	52.8 (0.3) ab	26.1 (0.05) ab
	Lluvias	7.2 (0.08) a	66.8 (0.2) a	93.2 (0.2) a	46.6 (0.1) a	27.7 (0.05) a
REH	Nortes	5.9 (0.17) a	18.6 (6.5) a	30.0 (9.8) a	15.0 (4.9) a	23.2 (0.89) ab
	Secas	6.4 (0.11) bc	69.3 (1.4) a	125.4 (13.1) a	62.7 (6.6) a	28.0 (0.37) a
	Lluvias	6.6 (0.83) ab	55.3 (29.1) a	97.2 (65.8) a	48.4 (35.7) a	26.0 (1.98) ab
COM	Nortes	5.9 (0.02) a	13.7 (1.6) a	22.7 (2.4) a	11.4 (1.2) a	21.9 (0.30) b
	Secas	6.9 (0.01) ab	66.3 (7.5) a	99.2 (22.3) ab	49.6 (11.2) ab	28.1 (1.41) a
	Lluvias	7.0 (0.09) ab	35.9 (20.7) a	54.1 (27.8) a	27.0 (13.8) a	26.4 (0.99) ab
DES	Nortes	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd
	Secas	6.1 (0.01) c	68.7 (0.3) a	95.4 (0.4) ab	47.7 (0.2) ab	26.1 (0.03) ab
	Lluvias	6.8 (0.01) ab	37.5 (1.3) a	56.3 (1.5) a	28.2 (0.9) a	24.9 (0.17) b
SPA	Nortes	5.8 (0.07) ab	16.5 (17.5) a	26.6 (26.3) a	13.3 (13.2) a	21.9 (1.21) b
	Secas	6.6 (0.09) abc	38.3 (48.8) a	64.6 (71.6) b	32.3 (35.8) b	24.6 (0.50) b
	Lluvias	6.6 (0.16) b	37.6 (47.9) a	54.7 (64.1) a	27.4 (32.0) a	24.9 (0.13) b

Los valores representan la mediana y, entre paréntesis, el rango intercuartílico. Letras minúsculas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre factores de cambio para una misma temporada según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm. EXT= extracción de madera, REH= rehabilitación hidrológica, COM= competencia biótica, DES= desequilibrio sedimentario, SPA= sin perturbación aparente, Tem= temporada de muestreo, CE= conductividad eléctrica, SDT= solidos disueltos totales, T= temperatura, Nd= datos no disponibles.

La salinidad, CE y los SDT (Cuadro 9) mostraron sus valores mínimos durante nortes (salinidad de 13.7 a 28.9 UPS) y alcanzaron picos hipersalinos en secas bajo todos los factores de cambio (64.0 a 69.3 UPS). En esta misma temporada, REH los picos más altos de CE (125.4 mS cm^{-1}) y SDT (62.7 g L^{-1}), duplicando los valores presentados por SPA (64.6 mS cm^{-1} y 32.3 g L^{-1}; $p < 0.05$). Hacia las lluvias la salinidad descendió a menos de 38 UPS en COM, DES y SPA, mientras que REH y EXT mantuvieron valores altos (55.3 y 66.8 UPS, respectivamente).

La temperatura intersticial (21.9 a 28 °C) se mantuvo más baja en SPA a lo largo del año ($p < 0.05$).

Cuadro 10. Densidad aparente y almacenes de carbono orgánico, nitrógeno y fósforo totales en suelos de manglar bajo diferentes factores de cambio en Marismas Nacionales, Nayarit, México.

Table 10. Soil bulk density and stocks of organic carbon, and total nitrogen and phosphorus in mangrove soils under different change drivers in Marismas Nacionales, Nayarit, México.

ID	Profundidad (cm)	DAP (g cm^{-3})	COS (Mg ha^{-1})	NT (Mg ha^{-1})	PT (Mg ha^{-1})
EXT	0-15	0.76 (0.24) ab	103.38 (5.81) a	4.44 (0.40) a	0.86 (0.12) ab
	15-30	0.70 (0.03) ab	92.28 (26.29) a	3.89 (0.68) a	0.71 (0.19) bc
	30-50	0.87 (0.12) ab	86.60 (84.83) a	4.65 (1.28) a	1.30 (0.29) bc
	50-100	1.15 (0.20) ab	159.32 (112.74) a	9.99 (1.39) a	3.99 (0.15) a
REH	0-15	0.86 (0.29) ab	14.82 (12.02) bc	1.77 (1.34) ab	0.96 (0.18) ab
	15-30	1.21 (0.18) a	18.27 (3.82) ab	2.54 (1.22) ab	1.26 (0.96) abc
	30-50	1.22 (0.23) a	26.01 (7.14) a	1.92 (1.32) ab	1.88 (0.93) abc
	50-100	1.29 (0.35) a	50.64 (12.30) ab	5.38 (1.64) a	3.76 (0.55) a
COM	0-15	0.96 (0.28) a	35.95 (5.45) abc	3.84 (1.99) a	2.01 (0.62) a
	15-30	1.11 (0.09) a	18.47 (15.84) ab	2.10 (0.17) ab	2.27 (1.14) ab
	30-50	1.20 (0.36) a	23.54 (25.15) a	2.43 (1.84) ab	2.27 (2.39) ab
	50-100	1.21 (0.25) a	40.10 (18.26) b	7.02 (4.44) a	5.08 (3.84) a
DES	0-15	1.46 (0.04) a	0.61 (0.13) c	1.73 (0.60) ab	3.36 (0.83) a
	15-30	1.32 (0.35) a	1.41 (11.77) b	2.70 (0.66) ab	3.42 (0.18) a
	30-50	1.08 (0.13) ab	39.36 (7.84) a	4.90 (0.22) a	4.52 (1.27) a
	50-100	0.79 (0.04) ab	74.47 (7.56) ab	9.31 (0.97) a	8.31 (3.27) a
SPA	0-15	0.39 (0.44) b	56.16 (28.52) ab	0.88 (0.26) b	0.66 (0.52) b
	15-30	0.46 (0.42) b	40.97 (35.34) ab	1.06 (0.34) b	0.80 (1.12) c
	30-50	0.47 (0.48) b	66.98 (21.63) a	1.26 (0.35) b	1.02 (1.32) c
	50-100	0.56 (0.70) b	112.99 (89.72) ab	2.66 (2.56) a	3.00 (4.72) a

Los valores representan la mediana y, entre paréntesis, el rango intercuartílico. Letras minúsculas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre factores de cambio dentro de un mismo estrato de profundidad según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm. EXT = extracción de madera, REH = rehabilitación hidrológica, COM= competencia biótica, DES= desequilibrio sedimentario, SPA = sin perturbación aparente, Tem = temporada de muestreo, CE = conductividad eléctrica, SDT = solidos disueltos totales, T = temperatura, Nd = datos no disponibles.

La DAP evidenció una compactación en los factores de cambio frente a la condición SPA (Cuadro 10, Figura 11A). En el horizonte superficial (0-15 cm), DES presentó el valor más elevado (1.46 g cm^{-3}), seguido de COM (0.96 g cm^{-3}), significativamente diferentes de los suelos poco densos de SPA (0.39 g cm^{-3}; $p < 0.05$). En el perfil acumulado de hasta 1 m (Figura 11A), REH (1.16 g cm^{-3}), COM (1.16 g cm^{-3}) y DES (1.09 g cm^{-3}) constituyeron un grupo homogéneo de alta densidad, significativamente superior a SPA (0.48 g cm^{-3}; $p < 0.05$), mientras que EXT ocupó una posición intermedia (0.84 g cm^{-3}).

La acumulación de COS difirió según la profundidad y el factor de cambio (Cuadro 10, Figura 11B). En los primeros 30 cm de suelo, EXT concentró los mayores almacenes individuales (103.38 Mg ha^{-1} de 0-15 cm y 92.28 Mg ha^{-1} de 15-30 cm), en marcado contraste con DES, donde el COS superficial fue notablemente bajo (0.61 y 1.41 Mg ha^{-1}, respectivamente; $p < 0.05$). En los horizontes profundos (50-100 cm), SPA y EXT presentaron los mayores almacenes (112.99 y 159.32 Mg ha^{-1}, respectivamente), superando de manera significativa a COM (40.10 Mg ha^{-1}; $p < 0.05$). En el balance integrado a 1 m (Figura 11B), los almacenes de COS alcanzaron las medianas más altas en EXT (434.97 Mg ha^{-1}) y SPA (252.16 Mg ha^{-1}), seguidos por DES (132.88 Mg ha^{-1}) y COM (119.78 Mg ha^{-1}), mientras que REH presentó el valor más bajo de todo el estudio (109.73 Mg ha^{-1}; $p < 0.05$).

La distribución vertical de los almacenes de NT exhibió variaciones asociadas a los factores de cambio (Cuadro 10, Figura 11C). En la capa superficial (0-15 cm), los mayores almacenes se encontraron en EXT (4.44 Mg ha^{-1}) y en COM (3.84 Mg ha^{-1}), diferenciándose significativamente de SPA, que presentó el valor más bajo (0.88 Mg ha^{-1}; $p < 0.05$). El patrón de valores más bajos en SPA se mantuvo a lo largo de los horizontes subsuperficiales de 15-30 cm (1.06 Mg ha^{-1}) y 30-50 cm (1.26 Mg ha^{-1}), donde sus almacenes fueron significativamente inferiores a los registrados en EXT (3.89 y 4.65 Mg ha^{-1}, respectivamente; $p < 0.05$). En el horizonte más profundo (50-100 cm), todos los factores de cambio incrementaron sus almacenes, destacando EXT (9.99 Mg ha^{-1}) y DES (9.31 Mg ha^{-1}). Al integrar el perfil completo hasta 1 m (Figura 11C), la retención de NT estuvo encabezados por EXT (22.49 Mg ha^{-1}), DES (18.21 Mg ha^{-1}), COM (13.53 Mg ha^{-1}) y REH

(10.30 Mg ha^{-1}), mientras que SPA albergó el almacén más bajo (5.98 Mg ha^{-1}), diferenciándose estadísticamente de EXT ($p < 0.05$).

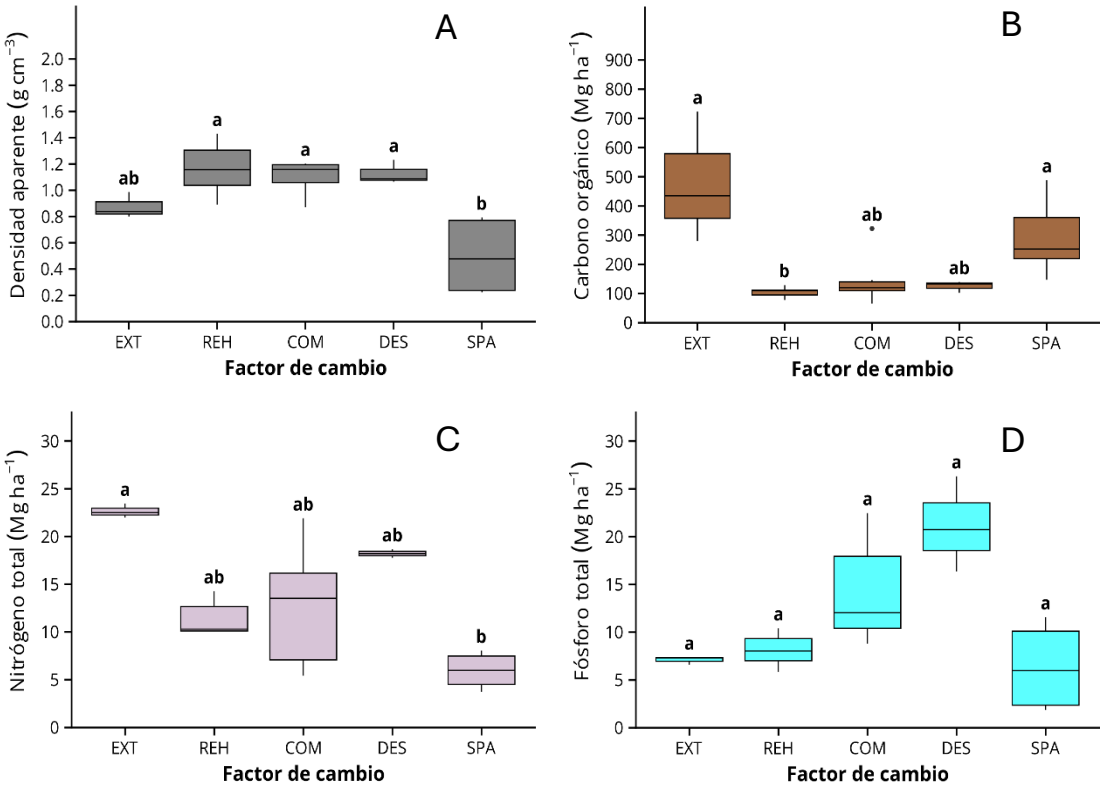

Figura 11. Densidad aparente (DAP) (A) y almacenes de carbono orgánico (COS) (B), nitrógeno total (NT) (C) y fósforo total (PT) (D) en el perfil de suelo hasta 1 m de profundidad en manglares de Marismas Nacionales, Nayarit, México. La línea horizontal que atraviesa la caja corresponde a la mediana y el rectángulo al rango intercuartílico. Letras minúsculas distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las medianas de los factores según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm. EXT = extracción de madera, REH = rehabilitación hidrológica, COM = competencia biótica, DES = desequilibrio sedimentario, SPA = sin perturbación aparente.

Figure 11. Soil bulk density (DAP) (A) and stocks of soil organic carbon (SOC) (B), total nitrogen (TN) (C), and total phosphorus (TP) (D) in the soil profile up to 1 m depth in mangroves of Marismas Nacionales, Nayarit, México. The horizontal line crossing the box represents the median, and the rectangle indicates the interquartile range. Different lowercase letters above the boxes denote statistically significant differences ($p < 0.05$) among factor medians according to the Kruskal-Wallis test followed by Dunn's multiple comparison test with Holm's correction. EXT = wood extraction, REH = hydrological rehabilitation, COM = biotic competition, DES = sediment imbalance, SPA = no apparent disturbance.

En cuanto a los almacenes de PT, también se observaron divergencias en la distribución vertical entre los factores evaluados (Cuadro 10, Figura 11D). En los primeros 50 cm del perfil, DES presentó las mayores reservas (3.36 a 4.52 Mg ha^{-1}), superando de manera significativa tanto a SPA (0.66 a 1.02 Mg ha^{-1}; $p < 0.05$) como a EXT (0.71 a 1.30 Mg ha^{-1}; $p < 0.05$). En el estrato profundo (50-100 cm) no se registraron diferencias significativas entre los factores de cambio ($p > 0.05$), con valores que oscilaron desde 3.00 Mg ha^{-1} en SPA hasta 8.31 Mg ha^{-1} en DES. Al evaluar el balance acumulado en el perfil de 1 m (Figura 11D), a pesar de que DES y COM presentaron medianas más elevadas (20.75 y 12.03 Mg ha^{-1}, respectivamente) frente a REH (8.03 Mg ha^{-1}), EXT (7.31 Mg ha^{-1}) y SPA (5.97 Mg ha^{-1}), la marcada dispersión de los datos impidió detectar diferencias estadísticamente significativas entre factores ($p > 0.05$).

La relación estequiométrica C:N evidenció diferencias entre factores de cambio en los primeros 30 cm de la columna de suelo (Cuadro 11). En la capa superficial (0-15 cm), la condición SPA registró el cociente más alto (57.24), el cual contrastó significativamente con el valor más bajo observado en DES (0.32; $p < 0.05$). Ésta marcada diferencia persistió en el estrato de 15-30 cm, donde DES continuó con una relación C:N significativamente menor (0.83) frente a la obtenida en SPA (40.56; $p < 0.05$). A mayor profundidad (30-50 y 50-100 cm), no se detectaron diferencias significativas entre los factores evaluados ($p > 0.05$).

En cuanto a la proporción C:P, la variabilidad en la distribución vertical se concentró en las primeras capas del suelo (Cuadro 11). En el intervalo 0-15 cm, los valores más elevados correspondieron a EXT (113.07) y SPA (77.33), los cuales superaron significativamente al mínimo observado en DES (0.18; $p < 0.05$). En el estrato de 15-30 cm se mantuvo una tendencia similar: EXT y SPA exhibieron los valores máximos (146.33 y 57.39, respectivamente), siendo significativamente mayores que el registrado en DES (0.41; $p < 0.05$). A partir de los 30 cm de profundidad, la relación C:P no presentó diferencias significativas entre los factores analizados ($p > 0.05$).

Cuadro 11. Relaciones estequiométricas (C:N, C:P, N:P) en suelo de manglar bajo diferentes factores en Marismas Nacionales, Nayarit, México.

Table 11. Stoichiometric ratios (C:N, C:P, N:P) in mangrove soils under different change drivers in Marismas Nacionales, Nayarit, México.

ID	Profundidad (cm)	C:N	C:P	N:P
Extracción de madera (EXT)	0-15	24.43 (1.41) ab	113.07 (11.29) a	4.54 (0.74) a
	15-30	23.74 (3.31) ab	146.33 (59.33) a	5.85 (2.15) a
	30-50	20.51 (11.34) a	66.38 (42.74) a	3.80 (0.33) a
	50-100	15.95 (15.85) a	40.71 (28.88) a	2.51 (0.30) a
Rehabilitación hidrológica (REH)	0-15	10.31 (3.73) ab	19.70 (8.68) ab	2.04 (1.50) ab
	15-30	7.96 (3.35) ab	13.82 (14.44) ab	2.06 (2.36) a
	30-50	14.50 (13.31) a	13.75 (8.03) a	0.96 (1.66) ab
	50-100	8.28 (4.40) a	12.16 (2.17) a	1.33 (0.56) a
Competencia biótica (COM)	0-15	13.57 (9.47) ab	18.21 (8.05) ab	1.52 (0.53) ab
	15-30	8.82 (13.58) ab	7.07 (4.11) ab	1.01 (0.41) a
	30-50	13.48 (10.30) a	9.98 (2.02) a	0.71 (0.78) b
	50-100	7.06 (17.25) a	8.80 (9.72) a	1.96 (2.21) a
Desequilibrio sedimentario (DES)	0-15	0.32 (0.16) b	0.18 (0.01) b	0.53 (0.19) b
	15-30	0.83 (4.39) b	0.41 (3.15) b	0.72 (0.20) a
	30-50	7.78 (1.86) a	8.71 (4.06) a	1.12 (0.28) ab
	50-100	9.06 (1.14) a	8.97 (3.54) a	0.99 (0.28) a
SPA	0-15	57.24 (51.64) a	77.33 (117.65) a	1.64 (1.63) ab
	15-30	40.56 (22.35) a	57.39 (117.80) a	1.52 (2.25) a
	30-50	50.74 (16.05) a	65.17 (94.67) a	1.32 (1.01) ab
	50-100	58.56 (14.57) a	41.29 (69.82) a	0.78 (0.74) a

Los valores representan la mediana y, entre paréntesis, el rango intercuartílico. Letras minúsculas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre factores de cambio dentro de un mismo estrato de profundidad, según prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples de Dunn con corrección de Holm. C:N = relación C:N, C:P= relación C:P, N:P = relación N:P.

Respecto a la relación N:P, los cocientes se mantuvieron por debajo de 6 en todo el perfil (Cuadro 11). En el estrato superficial (0-15 cm), el valor más alto se presentó en EXT (4.54), el cual difirió significativamente del registro más bajo observado en DES (0.53; $p < 0.05$). En el intervalo de 30-50 cm, COM exhibió la

relación más baja (0.71), significativamente menor a la registrada en EXT (3.80; $p < 0.05$). Por su parte, en las profundidades de 15-30 y 50-100 cm, la relación N:P no presentaron diferencias significativas entre factores de cambio ($p > 0.05$).

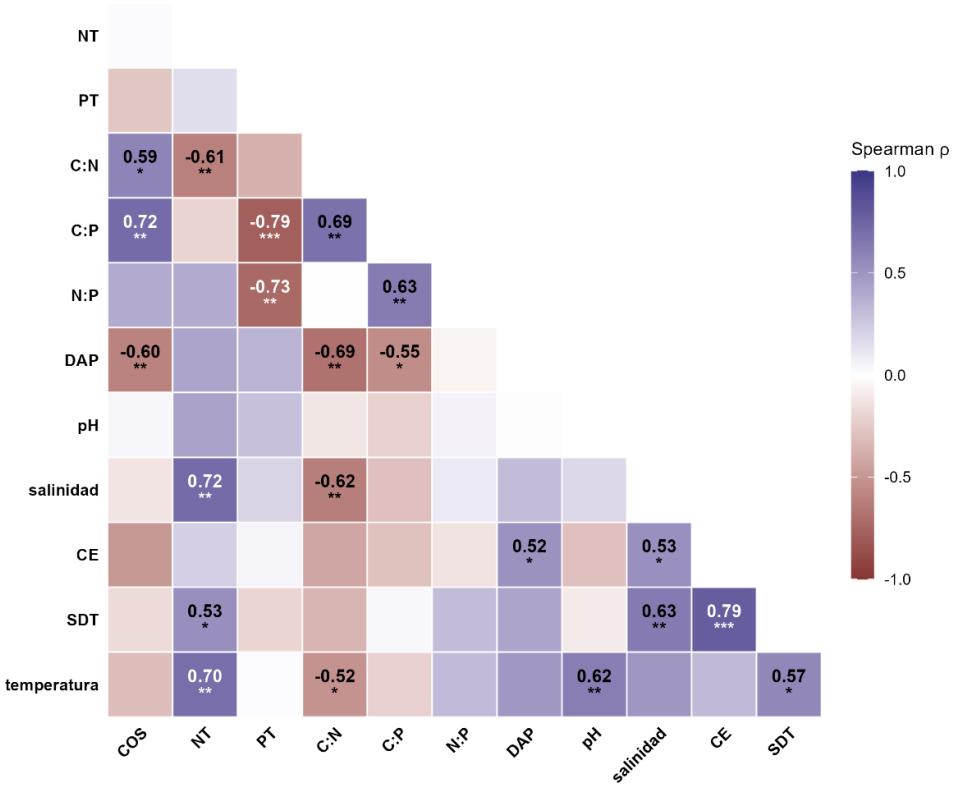

Figura 12. Matriz de correlación de Spearman entre las variables fisicoquímicas del agua intersticial y los almacenes de COS, NT, PT y estequiometría edáfica en manglares de Marismas Nacionales, Nayarit, México. El color de cada celda representa la magnitud y dirección del coeficiente de relación (ρ) de Spearman. Los asteriscos indican correlaciones que se mantuvieron estadísticamente significativas tras la corrección de la tasa de descubrimiento falso de Benjamini-Hochberg ($p < 0.05$). COS = carbono orgánico del suelo; NT = nitrógeno total; PT = fósforo total; C:N = relación C:N; C:P = relación C:P; N:P = relación N:P; DAP: densidad aparente; pH = potencial de hidrógeno; CE = conductividad eléctrica; SDT = sólidos disueltos totales.

Figure 12. Spearman correlation matrix between interstitial water physicochemical variables and SOC, NT, and TP stocks, as well as soil stoichiometry in mangroves of Marismas Nacionales, Nayarit, Mexico. The color of each cell represents the magnitude and direction of the Spearman correlation coefficient (ρ). Asterisks indicate correlations that remained statistically significant after Benjamini-Hochberg false discovery rate correction ($p < 0.05$). COS = soil organic carbon; NT = total nitrogen; PT = total phosphorus; C:N = C:N ratio; C:P = C:P ratio; N:P = N:P ratio; DAP: bulk density; pH = potential of hydrogen; CE = electrical conductivity; SDT = total dissolved solids.

El análisis de correlación de Spearman confirmó una relación entre la DAP, la acumulación de elementos y el balance estequiométrico del suelo (Figura 12). La DAP fungió como un modulador físico central, mostrando correlaciones inversas y significativas con el COS ($\rho = -0.60$, $p < 0.01$), la relación C:N ($\rho = -0.69$, $p < 0.01$) y la relación C:P ($\rho = -0.55$, $p < 0.05$). En concordancia, los almacenes de COS se asociaron de manera positiva con los cocientes estequiométricos C:P ($\rho = 0.72$, $p < 0.01$) y C:N ($\rho = 0.59$, $p < 0.05$). Por su parte, los almacenes de PT se correlacionaron de forma negativa con las relaciones C:P ($\rho = -0.79$, $p < 0.001$) y N:P ($\rho = -0.73$, $p < 0.01$), mientras que los de NT se relacionaron inversamente con la proporción C:N ($\rho = -0.61$, $p < 0.01$), coexistiendo con colinealidades positivas entre C:N y C:P ($\rho = 0.69$, $p < 0.01$) y entre C:P y N:P ($\rho = 0.63$, $p < 0.01$).

En cuanto a las propiedades fisicoquímicas del agua intersticial, estas reflejaron una fuerte correspondencia con las condiciones de estrés hídrico y la acumulación de nitrógeno en el perfil (Figura 12). El NT presentó correlaciones positivas con la salinidad ($\rho = 0.72$, $p < 0.01$), la temperatura ($\rho = 0.70$, $p < 0.01$) y los SDT ($\rho = 0.53$, $p < 0.05$). De manera complementaria, este ambiente salino y térmico mostró una relación inversa con el balance de carbono, manifestándose en correlaciones negativas entre la relación C:N con la salinidad ($\rho = -0.62$, $p < 0.01$) y la temperatura ($\rho = -0.52$, $p < 0.05$). La CE también se correlacionó positivamente con los SDT ($\rho = 0.79$, $p < 0.001$), la salinidad ($\rho = 0.53$, $p < 0.05$) y la DAP ($\rho = 0.52$, $p < 0.05$), mientras que la temperatura del agua correlacionó positivamente con el pH ($\rho = 0.62$, $p < 0.01$) y los SDT ($\rho = 0.57$, $p < 0.05$).

4.6 Discusión

Los almacenes integrados de carbono orgánico en el perfil de un metro evidenciaron que los factores de cambio no operan de forma homogénea sobre el suelo, siendo REH el único factor que difirió significativamente de la condición de referencia (SPA). A escala regional, los escasos estudios sobre el comportamiento del COS se han limitado a los primeros 20 cm de profundidad, lo que restringe la comparación del presente estudio a la reserva integrada de los

dos primeros estratos (0-30 cm). En este horizonte superficial, el promedio regional de 89.7 Mg ha^{-1} documentado por Valdés-Velarde et al. (2011) resultó afín a lo registrado en SPA, superó las reservas bajo REH, DES y COM, y únicamente fue superado por la acumulación en EXT. Por otro lado, la media reportada por Agraz-Hernández et al. (2020) para el mismo estrato (36.2 Mg ha^{-1}), sobrepasó los almacenes de REH y DES, pero se situó por debajo de COM, SPA y EXT.

Aunque el factor EXT no difirió estadísticamente de SPA, presentó una mediana superior de COS en el perfil evaluado. A pesar de tratarse de una extracción no regulada, la tala no generó un impacto negativo en el suelo, preservando los reservorios debido a que la intervención se limitó a la remoción de biomasa aérea y a la ausencia de una fuerza hidrodinámica capaz de erosionar el suelo (Gómez-García et al., 2025). Este comportamiento también coincide con lo reportado por Murdiyarso et al. (2021) y Sasmito et al. (2020), quienes señalaron que los residuos leñosos de la cosecha selectiva, bajo esquemas de manejo silvícola, incrementan la acumulación vertical de sedimentos, favoreciendo la retención de COS. No obstante, esta elevada retención no debe interpretarse como invulnerabilidad funcional ante la tala no regulada, pues representa una amenaza significativa para la captura de carbono en mediano y largo plazo (Basyuni et al., 2025).

En contraste, DES evidenció una marcada vulnerabilidad en los horizontes superficiales del suelo, a pesar de compartir similitud estadística con SPA en los almacenes de COS a un metro de profundidad. Esta respuesta diferencial es el resultado de la dinámica geofísica costera que opera en el sitio de estudio, donde la interrupción del transporte de sedimentos finos por obras hidráulica río arriba ha favorecido una intensa erosión litoral y el depósito masivo de arena (Valderrama-Landeros et al., 2020; Valderrama-Landeros & Flores-de-Santiago, 2019). La constante energía hidrodinámica del oleaje y las mareas ha promovido la erosión continua de la materia orgánica (Macreadie et al., 2021; Qin et al., 2024), sustituyendo esta matriz por sustratos arenosos de alta DAP y escaso

carbono orgánico. En consecuencia, la estabilidad aparente del COS en DES es transitoria, pues la persistencia del estrés sedimentario promueve la mortalidad de la vegetación e impide la reposición de materia orgánica (Adame et al., 2024; Alongi, 2014), comprometiendo la función a largo plazo de este manglar como sumidero efectivo de carbono.

Por otro lado, bajo el factor COM, los almacenes de COS en el perfil de un metro mantuvieron similitud estadística con SPA, aunque con medianas inferiores. Este comportamiento responde al impacto indirecto de la proliferación de C. verticillata sobre el funcionamiento del sustrato: al cubrir densamente el dosel, genera exclusión lumínica e interferencia mecánica que inducen defoliación y mortalidad en los hospederos (Valderrama-Landeros et al., 2025; Villarreal-Rosas et al., 2024). Si bien la caída de biomasa senescente sostiene temporalmente la acumulación de detritos superficiales, la muerte progresiva de los individuos disminuye sustancialmente la producción de biomasa radicular (Schnitzer & Bongers, 2011), principal precursora del carbono recalcitrante profundo (Yimatsa et al., 2026). Asimismo, las alteraciones locales en los niveles de salinidad e inundación que favorecen la colonización de *C. verticillata* (Millán-Aguilar et al., 2025; Valderrama-Landeros et al., 2024) pueden acelerar la descomposición heterotrófica de la materia orgánica residual. Así, la infestación por trepadoras no solo simplifica la estructura forestal (Tao et al., 2025; Zhang et al., 2021), sino que compromete la dinámica del carbono azul (Schnitzer & Bongers, 2011), perfilando un escenario de deterioro progresivo para el almacén subterránea si la cobertura invasora persiste.

La marcada diferencia entre los almacenes del factor REH frente a SPA ilustra el prolongado desfase temporal que existe entre el restablecimiento del intercambio hidrodinámico y la recuperación de la matriz orgánica del suelo. Si bien la apertura y reconexión de canales implementada en 2016 ha sido exitosa en reestablecer el hidroperíodo mareal y propiciar la repoblación natural de *L. racemosa*, el almacén de COS permanece empobrecido. Intervenciones de este tipo pueden contribuir a la recuperación del COS al modificar la hidrología del

sitio y reducir la respiración (Chávez-Barrera et al., 2026; Friess et al., 2020); sin embargo, las condiciones previas de hipersalinidad, estancamiento y desecación provocaron la muerte masiva del arbolado original y desencadenaron la descomposición heterotrófica acelerada del carbono lábil acumulado históricamente (Sasmito et al., 2019). Actualmente, aunque el dosel se encuentra en recuperación, los individuos juveniles aportan un volumen incipiente de biomasa que resulta insuficiente para reconstruir los horizontes orgánicos profundos (Suprayogi et al., 2022). Estos resultados coinciden con lo reportado por Chen et al. (2026) y Bourgeois et al. (2024), quienes señalan que la restauración edáfica del carbono azul requiere escalas decenales para aproximarse a los niveles basales de rodales maduros.

Respecto a los almacenes de NT, el registro de una menor mediana en la condición de referencia (SPA), es consistente con la dinámica descrita para manglares conservados. Aunque estos ecosistemas constituyen centros de alta actividad biogeoquímica en el ciclo del nitrógeno, con intensas tasas de mineralización, nitrificación y desnitrificación (Jatobá-Junior et al., 2026), el elemento se recicla de forma conservadora y eficiente mediante una marcada reabsorción foliar previa a la senescencia y una rápida asimilación radicular (Reef et al., 2010). Esto reduce la acumulación de compuestos nitrogenados libres o residuales en el perfil edáfico. En contraste, las mayores medianas observadas bajo los factores de cambio, con diferencias significativas en EXT, se vinculan a la degradación del dosel y al aporte continuo de materia muerta (Clarindo-Silva et al., 2026). En EXT, la tala genera abundantes residuos leñosos y hojarasca que, en condiciones de anegamiento prolongado, estimulan a consorcios microbianos descomponedores y fijadores que inmovilizan activamente el nitrógeno en la matriz orgánica antes de su pérdida por mineralización completa (Al-Hemeiri et al., 2026).

Asimismo, las mayores reservas de NT observadas bajo los factores de cambio coinciden con condiciones de estrés físico y ambiental, lo que se respalda con la correlación positiva entre el NT y la salinidad, la temperatura y los SDT del agua

intersticial. Durante el periodo de secas, los sitios bajo factores de cambio experimentaron picos de hipersalinidad en los cuales las especies de mangle incrementan la síntesis de solutos orgánicos compatibles ricos en nitrógeno para sostener el balance osmótico celular (Parida & Jha, 2010). La acumulación de estos metabolitos y exudados radiculares no solo incrementa el reservorio de nitrógeno orgánico total, sino que contribuye a disminuir la eliminación neta de nitrógeno del sistema (Chai & Schachtman, 2022; Wu et al., 2017). La senescencia y el continuo desprendimiento de raíces enriquecidas con estos osmoprotectores, sumado a la inhibición y modulación que el estrés osmótico y compuestos radiculares ejercen sobre la desnitrificación y la mineralización neta (Song et al., 2024; Vives-Peris et al., 2020), propician que los sitios perturbados concentren mayores medianas de NT en comparación con SPA. Este comportamiento concuerda con lo reportado por Chen et al. (2026), quienes observaron almacenes de NT superiores en manglares expuestos a alta salinidad, semejante a lo registrado en EXT frente a SPA.

En cuanto a los almacenes de PT, a pesar de que no se registraron diferencias significativas entre los factores de cambio evaluados en el perfil edáfico integrado de 1 m, la tendencia mostró una menor mediana en la condición SPA. De acuerdo con Alongi et al. (2004), los reservorios de este elemento tienden a disminuir conforme avanza la edad del manglar, lo que sustenta el menor almacén en SPA. Sin embargo, al analizar la distribución vertical en los primeros horizontes del suelo, DES presentó mayores reservorios comparados con SPA y EXT. Este enriquecimiento superficial no es atribuible a procesos biogeoquímicos autóctonos derivados de la productividad del dosel, sino a una dinámica sedimentaria forzada por la acreción continua de arenas litorales (Valderrama-Landeros et al., 2020). La intrusión de sedimentos arenosos marinos incorpora fracciones dominantes de fósforo inorgánico particulado, principalmente asociadas a detritos de apatita, minerales fosfatados de calcio y fósforo ocluido o adsorbido en oxihidróxidos de hierro y aluminio (Osório-Ferreira et al., 2022; Qin et al., 2024).

La relación C:N refleja la calidad de la materia orgánica y la susceptibilidad de los almacenes del COS a la descomposición heterotrófica (Xiang et al., 2024). En la condición de referencia (SPA), los valores altos de los cocientes C:N superficiales son característicos de sustratos dominados por tejidos lignocelulósicos recalcitrantes de baja calidad para los descomponedores, lo que favorece la inmovilización microbiana neta y preserva la estabilidad del carbono frente a la mineralización (Langley et al., 2026). Por el contrario, los valores más bajos de estas proporciones en los sitios bajo factores de cambio podrían responder tanto a una menor entrada de residuos vegetales recalcitrantes como a un enriquecimiento antropogénico de nitrógeno, condiciones que aceleran la descomposición microbiana del nitrógeno orgánico y desfavorecen la acumulación neta de carbono (Lu et al., 2018). La mineralización neta del nitrógeno puede producirse cuando la relación C:N del suelo está entre 25 y 30, como señalan Prescott et al. (2000); en la presente investigación, solo la condición SPA presentó valores superiores al umbral señalado.

Por otra parte, la proporción C:P constituye un indicador fundamental del potencial de mineralización o inmovilización del fósforo durante el reciclaje de la materia orgánica edáfica (Paul, 2014). Cocientes C:P reducidos favorecen la mineralización neta de las fracciones orgánicas y la consecuente liberación de fósforo disponible para el sistema, mientras que relaciones elevadas promueven la inmovilización biológica por parte de la comunidad microbiana, restringiendo la disponibilidad del nutriente para la vegetación (Lu et al., 2018). Se ha establecido que relaciones C:P por debajo del umbral de 200 conducen predominantemente a la mineralización neta del elemento (Reddy & DeLaune, 2008); en el presente estudio, la totalidad de los factores de cambio se mantuvieron por debajo de ese límite crítico. Esta condición refleja un ambiente edáfico donde la baja disponibilidad relativa de carbono frente al fósforo no restringe la actividad descomponedora por escasez de este último nutriente, consolidando un régimen de liberación continua de fósforo en el manglar.

En relación con la estequiometría N:P, las medianas registradas a lo largo del perfil edáfico oscilaron entre 0.53 y 5.85, magnitudes bajas que descartan una limitación por fósforo en el área de estudio. De acuerdo con Wang et al. (2021), estas proporciones reducidas son características de manglares con aporte fluvial continuo de fósforo inorgánico, a diferencia de los sistemas dominados por turba, donde predomina la limitación de este nutriente. A esta dinámica se suma la influencia de los huracanes, cuyas marejadas y avenidas depositan pulsos masivos de sedimentos ricos en fósforo particulado (Castañeda-Moya et al., 2020), contribuyendo a mantener las bajas proporciones de N:P observadas a nivel regional y evitando escenarios de limitación severa de fósforo. No obstante, el sitio bajo el factor EXT registró los valores más altos de N:P, llegando a triplicar los de SPA, lo que refleja una acumulación localizada de nitrógeno promovida por la necromasa leñosa residual y una menor tasa de mineralización bajo anegamiento (Murdiyarso et al., 2021).

4.7 Conclusiones

Los factores de cambio evaluados no inducen una degradación generalizada en todo el perfil del suelo, sino una alteración parcial y heterogénea en la biogeoquímica de los manglares de Marismas Nacionales. En el balance integrado a un metro de profundidad, la mayoría de los factores de cambio conservaron almacenes de COS y PT estadísticamente comparables con la condición sin perturbación aparente, limitándose las pérdidas críticas de COS a los sitios en rehabilitación hidrológica y a los primeros centímetros de suelos con desequilibrio sedimentario. Por el contrario, los almacenes de NT tendieron a incrementarse en los sitios bajo factores de cambio, destacando la extracción de madera frente a la condición sin perturbación aparente. Esta acumulación asimétrica de COS y NT, junto con los contrastes en el balance estequiométrico (C:N:P), revela que la alteración sobre el carbono azul modula de forma diferencial la calidad de la materia orgánica y el reciclaje de nutrientes entre estratos del suelo, lo que resalta la necesidad de monitorear conjuntamente el COS, el NT, el PT y la física del suelo para evaluar la verdadera estabilidad y funcionamiento de estos humedales.

4.8 Financiación, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Esta investigación fue financiada en su totalidad por el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), con recursos del Bezos Earth Fund, a través de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés. El primer autor agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca de doctorado otorgada (CVU: 1028457) dentro del programa de Doctorado en Ciencias en Agricultura Multifuncional para el Desarrollo Sostenible en la Universidad Autónoma Chapingo. Finalmente, se agradece el invaluable apoyo en campo de los integrantes de los ejidos Arenitas, San Miguelito, Pericos, Unión de Corrientes, Mexcaltitán, Laureles y Góngora, y San Blas en Nayarit, México.

4.9 Referencias

Adame, M. F., Cormier, N., Taillardat, P., Iram, N., Rovai, A., Sloey, T. M., Yando, E. S., Blanco-Libreros, J. F., Arnaud, M., Jennerjahn, T., Lovelock, C. E., Friess, D., Reithmaier, G. M. S., Buelow, C. A., Muhammad-Nor, S. M., Twilley, R. R., & Ribeiro, R. A. (2024). Deconstructing the mangrove carbon cycle: Gains, transformation, and losses. *Ecosphere*, 15, 1–23. https://doi.org/10.1002/ecs2.4806

Adame, M. F., Troche-Souza, C., Santini, N. S., Acosta-Velázquez, J., Vázquez-Lule, A., Villarreal-Rosas, J., Worthington, T., Andradi-Brown, D., & Lovelock, C. E. (2024). The role of blue carbon in reversing mangrove degradation trends in Mexico. *Biological Conservation*, 298, Article 110775. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110775

Agraz-Hernández, C. M., Chan-Keb, C. A., Chávez-Barrera, J., Osti-Sáenz, J., Expósito-Díaz, G., Alonso-Campos, V. A., Muñiz Salazar, R., Ruiz Fernández, A. C., Pérez Bernal, L. H., Sánchez Cabeza, J. A., & Rivera Arriaga, E. (2020). Carbon stocks in a mangrove ecosystem in northern Mexico: Environmental changes for 35 years. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, Article e912910. https://doi.org/10.22201/IB.20078706E.2020.91.2910

Al-Hemeiri, S. H., El-Keblawy, A., Koippully-Manikandan, S., Singh, A., Hasnain, M., & Sheteiwy, M. S. (2026). Microbial communities in mangrove sediments:

Ecological functions, conservation strategies, and bioremediation potentials. *Regional Studies in Marine Science*, 102, Article 105381. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2026.105381

Alongi, D. M. (2014). Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annual Review of Marine Science*, 6, 195–219. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020

Alongi, D. M. (2020). Global significance of mangrove blue carbon in climate change mitigation. *Sci*, 2(3), Article 67. https://doi.org/10.3390/sci2030067

Alongi, D. M. (2022). Impacts of climate change on blue carbon stocks and fluxes in mangrove forests. *Forests*, 13(2), Article 149. https://doi.org/10.3390/f13020149

Alongi, D. M., Wattayakorn, G., Tirendi, F., & Dixon, P. (2004). Nutrient capital in different aged forests of the mangrove *Rhizophora apiculata*. *Botanica Marina*, 47(2), 116–124. https://doi.org/10.1515/BOT.2004.011

Anderson, J. M., & Ingram, J. S. I. (Eds.). (1993). Tropical soil biology and fertility: A handbook of methods (2nd ed.). C.A.B. International.

Basyuni, M., Amelia, R., Aznawi, A. A., Wirasatriya, A., Iryanthony, S. B., Slamet, B., Mustaniroh, S. S. Al, Rahmania, R., Rahmila, Y. I., Sumarga, E., Larkeng, S. H., Salmo III, S., Kajita, T., Sivaipram, I., & Ali, H. M. (2025). Reduction of mangrove carbon stock ecosystems due to illegal logging using a combination of unmanned aerial vehicle imagery and field surveys. *Global Journal of Environmental Science and Management*, 11(1), 225–242. https://doi.org/10.22034/gjesm.2025.01.14

Bourgeois, C. F., Mackenzie, R. A., Sharma, S., Bhomia, R. K., Johnson, N. G., Rovai, A. S., Worthington, T. A., Krauss, K. W., Analuddin, K., Bukoski, J. J., Castillo, J. A., Elwin, A., Glass, L., Jennerjahn, T. C., Mangora, M. M., Marchand, C., Osland, M. J., Ratefinjanahary, I. A., Ray, R., … Trettin, C. C. (2024). Four decades of data indicate that planted mangroves stored up to 75 % of the carbon stocks found in intact mature stands. *Science Advances*, 10, Article eadk5430. https://doi.org/10.1126/sciadv.adk5430

Bray, R. H., & Kurtz, L. (1945). Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science*, 59(1), 39–46. https://doi.org/https://doi.org/10.1097/00010694-194501000-00006

Castañeda-Moya, E., Rivera-Monroy, V. H., Chambers, R. M., Zhao, X., Lamb-Wotton, L., Gorsky, A., Gaiser, E. E., Troxler, T. G., Kominoski, J. S., & Hiatt, M. (2020). Hurricanes fertilize mangrove forests in the Gulf of Mexico

(Florida Everglades, USA). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(9), 4831–4841. https://doi.org/10.1073/pnas.1908597117

Chai, Y. N., & Schachtman, D. P. (2022). Root exudates impact plant performance under abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 27(1), 80–91. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.08.003

Chávez-Barrera, J. C., Gallardo-Lancho, J. F., Chan-Keb, C. A., Gallegos Martínez, M. E., Ruiz-Fernández, A. C., Puschendorf, R., & Agraz-Hernández, C. M. (2026). Early changes in soil organic carbon following ecological restoration in mangroves invaded by *Acrostichum aureum*. *Diversity*, 18, Article 427. https://doi.org/10.3390/d18070427

Chen, H. Y., Ge, Z. M., Zhu, K. H., Zhao, W., Chen, X. C., Li, X. Z., Xin, P., Zhou, Z., Chen, S., & Bellerby, R. (2026). Ecosystem carbon and nitrogen recovery in restored coastal wetlands. *Communications Earth & Environment*, 7, Article 8. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/s43247-025-03036-z

Clarindo-Silva, G. H. M., Buarque-Viera, C., Muniz-Araújo, P. R., de Souza-Júnior, V. S., Schimidt, M. P., Vieira-Lima, L. H., Santiago-de Freitas, A. D., Barbosa-de Camargo, P., Araújo-do Nascimento, C. W., & Miranda-Biondi, C. (2026). Carbon, calcium carbonate, and nitrogen sources and distribution across mangrove forests: A case study from northeastern Brazil. *Catena*, 273, Article 110475. https://doi.org/10.1016/j.catena.2026.110475

Cleveland, C. C., & Liptzin, D. (2007). C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85, 235–252. https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0

de Melo, R. C. P., Piscoya, V. C., Feitosa, A. A. N., Yogui, G. T., da Costa, B. V. M., Pereira, L. M., Fernandes, M. M., & de Araújo-Filho, R. N. (2026). Blue carbon stocks along flooding gradients in mangrove forests of ilha de Itamaracá, Pernambuco, Brazil. *Revista Caatinga*, 39, Article e14015. https://doi.org/10.1590/1983-21252026v3914015rc

Donato, D. C., Kauffman, J. B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., & Kanninen, M. (2011). Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience*, 4(5), 293–297. https://doi.org/10.1038/ngeo1123

Flores-de-Santiago, F., Rodríguez-Sobreyra, R., Moroyoqui-Rojo, L., López-Adame, H., Pérez-Ceballos, R., Valderrama-Landeros, L., & Flores-Verdugo, F. (2026). Hydrological and environmental drivers of fringe red mangrove (*Rhizophora mangle*) distribution: implications for rehabilitation strategies in

a degraded semiarid coastal lagoon. *Wetlands Ecology and Management*, 34, Article 82. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s11273-026-10189-x

Friess, D. A., Krauss, K. W., Taillardat, P., Adame, M. F., Yando, E. S., Cameron, C., Sasmito, S. D., & Sillanpää, M. (2020). Mangrove blue carbon in the face of deforestation, climate change, and restoration. *Annual Plant Reviews Online*, 3(3), 427–456. https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0752

Gómez-García, L. F., Quesada-Mora, C. A., Peña-Salamanca, E. J., Perdomo-Trujillo, L. V., & Mancera-Pineda, J. E. (2025). Carbon reserves in deltaic mangroves of the Colombian Pacific across different disturbance degrees. *Bulletin of Marine Science*, 101(3), 1237–1259. https://doi.org/10.5343/bms.2023.0142

González-Molina, L., Etchevers-Barra, J. D., & Hidalgo-Moreno, C. (2008). Carbon in hillsides soil: Factors that must be considered to determine its change over time. *Agrociencia*, 42(7), 741–751.

Herrera-Silveira, J. A., Pech-Cárdenas, M., Cinco-Castro, S. G., Pech-Poot, E., Árcega-Cabrera, F., Iturria-Dawn, R., Canul-Cabrera, A., Mendoza-Martínez, J. E., Dótor-Almazán, A., Day, J. W., Canty, S., Cifuentes-Jara, M., & Teutli-Hernández, C. (2025). Mangrove blue carbon in Laguna de Términos, México, a protected area: spatial variability, sources and factors related. *Regional Studies in Marine Science*, 90, Article 104390. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2025.104390

Jakes-Cota, U., Almendarez-Hernández, L. C., & Garcés-Rodríguez, Y. (2025). Length–weight and length–length relationships of 12 fish species caught as bycatch in the artisanal whiteleg shrimp (*Litopenaeus vannamei*) fishery in the biosphere reserve Marismas Nacionales, Nayarit, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 2025(1), Article 8823109. https://doi.org/10.1155/jai/8823109

Jatobá-Junior, A. A., Masque, P., de Rezende, C. E., & Hatje, V. (2026). Stocks and fluxes of carbon and nitrogen in northeastern Brazil coastal seascapes. *Scientific Reports*, 16, Article 3588. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/s41598-025-33546-x

Kauffman, J. B., Adame, M. F., Arifanti, V. B., Schile-Beers, L. M., Bernardino, A. F., Bhomia, R. K., Donato, D. C., Feller, I. C., Ferreira, T. O., Jesus Garcia, M. del C., MacKenzie, R. A., Megonigal, J. P., Murdiyarso, D., Simpson, L., & Hernández Trejo, H. (2020). Total ecosystem carbon stocks of mangroves across broad global environmental and physical gradients. *Ecological Monographs*, 90(2), 1–18. https://doi.org/10.1002/ecm.1405

Kauffman, J. B., Donato, D. C., & Adame, M. F. (2013). Protocolo para la medición, monitoreo y reporte de la estructura, biomasa y reservas de carbono de los manglares. Center for International Forestry Research.

Langley, J. A., Chapman, S. K., Wang, L., Maxwell, T. L., Rivera, P., & Adame, M. F. (2026). Blue nitrogen follows the fate of tidal wetlands. *Earth's Future*, 14, Article e2025EF006747. https://doi.org/10.1029/2025EF006747

Lu, Q., Bai, J., Zhang, G., Zhao, Q., & Wu, J. (2018). Spatial and seasonal distribution of carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur and their ecological stoichiometry in wetland soils along a water and salt gradient in the Yellow River Delta, China. *Physics and Chemistry of the Earth*, 104, 9–17. https://doi.org/10.1016/j.pce.2018.04.001

Macreadie, P. I., Akhand, A., Trevathan-Tackett, S. M., Duarte, C. M., Baldock, J., Bowen, J. L., & Connolly, R. M. (2025). Stabilisation and destabilisation of coastal blue carbon: The key factors. *Earth-Science Reviews*, 265, Article 105133. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2025.105133

Macreadie, P. I., Costa, M. D. P., Atwood, T. B., Friess, D. A., Kelleway, J. J., Kennedy, H., Lovelock, C. E., Serrano, O., & Duarte, C. M. (2021). Blue carbon as a natural climate solution. *Nature Reviews Earth and Environment*, 2(12), 826–839. https://doi.org/10.1038/s43017-021-00224-1

Maxwell, T. L., Canarini, A., Bogdanovic, I., Böckle, T., Martin, V., Noll, L., Prommer, J., Séneca, J., Simon, E., Piepho, H.-P., Herndl, M., Pötsch, E. M., Kaiser, C., Richter, A., Bahn, M., & Wanek, W. (2022). Contrasting drivers of belowground nitrogen cycling in a montane grassland exposed to a multifactorial global change experiment with elevated CO_2, warming, and drought. *Global Change Biology*, 28, 2425–2441. https://doi.org/10.1111/gcb.16035

Meng, C., Jiang, J., Lv, S., Liu, P., Lin, G., Lei, K., & Li, X. (2026). Microbial mechanisms regulate soil carbon dynamics under nitrogen addition in mangrove wetlands of Dongzhai Harbor, Southern China. *Marine Pollution Bulletin*, 229, Article 119709. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2026.119709

Millán-Aguilar, O., Ordóñez-Rosas, M. L., Castillo-Cruz, I., Rodríguez-Arredondo, L., Ruiz-Domínguez, M., Hurtado-Oliva, M. Á., & Manzano-Sarabia, M. (2025). Nuisance growth of *Cissus verticillata* (Vitaceae) negatively affects the structure of mangroves in Marismas Nacionales Nayarit, Mexico. *Diversity*, 17, Article 407. https://doi.org/10.3390/ d17060407

Ming, C. A., & Takako, T. (2004). Application news TOC: Total organic carbon in soil. https://www.shimadzu.com/

Murdiyarso, D., Sasmito, S. D., Sillanpää, M., MacKenzie, R., & Gaveau, D. (2021). Mangrove selective logging sustains biomass carbon recovery, soil carbon, and sediment. *Scientific Reports*, 11, Article 12325. https://doi.org/10.1038/s41598-021-91502-x

Osório-Ferreira, T., Melo-Queiroz, H., Nuto-Nóbrega, G., de Souza-Júnior, V. S., Barcellos, D., Duim-Ferreira, A., & Otero, X. L. (2022). Litho-climatic characteristics and its control over mangrove soil geochemistry: A macro-scale approach. *Science of the Total Environment*, 811, Article 152152. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152152

Parida, K. A., & Jha, B. (2010). Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review. *Trees*, 24, 199–217. https://doi.org/10.1007/s00468-010-0417-x

Paul, E. A. (2014). Soil microbiology, ecology, and biochemistry (4th ed.). Academic Press.

Prescott, C. E., Chappell, H. N., & Vesterdal, L. (2000). Nitrogen turnover in forest floors of coastal Douglas-fir at sites differing in soil nitrogen capital. *Ecology*, 81(7), 1878–1886. https://doi.org/10.2307/177278

Qin, G., Lu, Z., Gan, S., Zhang, L., Zhang, J., Zhou, J., Ding, R., Huang, X., Chen, H., He, H., Yu, M., Li, H., Lovelock, C. E., & Wang, F. (2024). Fate of soil organic carbon in estuarine mangroves: Evidences from stable isotopes and lignin biomarkers. *Catena*, Article 246, 108401. https://doi.org/10.1016/j.catena.2024.108401

Quintero-Morales, M. A., Plata-Rocha, W., Monjardín-Armenta, S. A., Olimón-Andalón, V., & Torres-Montoya, E. H. (2021). Geospatial simulation model of sustainable mangrove development scenarios for the years 2030 and 2050 in Marismas Nacionales, Mexico. *Sustainability*, 13(17), Article 9551. https://doi.org/10.3390/su13179551

R Core Team. (2025). R: A language and environment for statistical computing (Version 4.5.2). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.r-project.org/

Ray, R., Suwa, R., Miyajima, T., Munar, J., Yoshikai, M., San Diego-Mcglone, M. L., & Nadaoka, K. (2023). Sedimentary blue carbon dynamics based on chronosequential observations in a tropical restored mangrove forest. *Biogeosciences*, 20(4), 911–928. https://doi.org/10.5194/bg-20-911-2023

Reddy, K. R., & DeLaune, R. D. (2008). Biogeochemistry of wetlands: science and applications. CRC Press.

Reef, R., Feller, I. C., & Lovelock, C. E. (2010). Nutrition of mangroves. *Tree Physiology*, 30, 1148–1160. https://doi.org/10.1093/treephys/tpq048

Rodríguez-Zúñiga, M. T., Troche-Souza, C., Cruz-López, M. I., & Rivera-Monroy, V. H. (2022). Development and structural organization of Mexico's Mangrove Monitoring System (SMMM) as a foundation for conservation and restoration initiatives: A hierarchical approach. *Forests*, 13(4), Article 621. https://doi.org/10.3390/f13040621

Ruzicka, J., & Hansen, E. H. (1988). Flow injection analysis (2.a ed.). John Wiley & Sons.

Sasmito, S. D., Sillanpää, M., Hayes, M. A., Bachri, S., Saragi-Sasmito, M. F., Sidik, F., Hanggara, B. B., Mofu, W. Y., Rumbiak, V. I., Hendri, Taberima, S., Suhaemi, Nugroho, J. D., Pattiasina, T. F., Widagti, N., Barakalla, Rahajoe, J. S., Hartantri, H., Nikijuluw, V., … Murdiyarso, D. (2020). Mangrove blue carbon stocks and dynamics are controlled by hydrogeomorphic settings and land-use change. *Global Change Biology*, 26(5), 3028–3039. https://doi.org/10.1111/gcb.15056

Sasmito, S. D., Taillardat, P., Clendenning, J. N., Cameron, C., Friess, D. A., Murdiyarso, D., & Hutley, L. B. (2019). Effect of land-use and land-cover change on mangrove blue carbon: A systematic review. *Global Change Biology*, 25(12), 4291–4302. https://doi.org/10.1111/gcb.14774

Schnitzer, S. A., & Bongers, F. (2011). Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters*, 14, 397–406. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01590.x

Servicio de Información sobre Sitios Ramsar. (2001). Marismas Nacionales. https://rsis.ramsar.org/es/ris/732?language=en

Song, W., Zhao, Y., Zhou, J., Feng, J., Wang, Z., Han, G., Pendall, E., & Lin, G. (2024). The effects of climate warming and exogenous nitrogen input on soil N_2O emissions from mangroves. *Soil Biology and Biochemistry*, 199, Article 109607. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109607

Suprayogi, B., Purbopuspito, J., Harefa, M. S., Panjaitan, G. Y., & Nasution, Z. (2022). Ecosystem carbon stocks of restored mangroves and Its sequestration in Northern Sumatra Coast, Indonesia. *Universal Journal of Agricultural Research*, 10(1), 1–19. https://doi.org/10.13189/ujar.2022.100101

Tan, L., Ge, Z., Zhou, X., Li, S., Li, X., & Tang, J. (2020). Conversion of coastal wetlands, riparian wetlands, and peatlands increases greenhouse gas emissions: A global meta-analysis. *Global Change Biology*, 26, 1638–1653. https://doi.org/10.1111/gcb.14933

Tao, Y., Zhang, Z., Feng, B., Wang, P., Liu, W., Jiang, W., Pan, L., Huang, J., & Huang, L. (2025). Satellite reveals severe disturbance of the native invasive species *Derris trifoliata* on the mangrove forests in the Beibu Gulf, China. *Ecological Indicators*, 178, Article 113874. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.113874

Troche-Souza, C., Flores-de-Santiago, F., & Valderrama-Landeros, L. (2026). Estuarine, coastal and shelf science blue carbon stock loss and scenario-based potential emissions driven by dam-induced shoreline retreat in Marismas Nacionales, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 341, Article 110173. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2026.110173

Troche-Souza, C., Villeda-Chávez, E., Vázquez-Balderas, B., Velázquez-Salazar, S., Vázquez-Morán, V. H., Rosas-Aceves, O. G., & Flores-de-Santiago, F. (2025). Spatial distribution of mangrove forest carbon stocks in Marismas Nacionales, Mexico: Contributions to climate change adaptation and mitigation. *Forests*, 16, Article 1224. https://doi.org/https://doi.org/10.3390/f16081224

Valderrama-Landeros, L., Blanco y Correa, M., Flores-Verdugo, F., Álvarez-Sánchez, L. F., & Flores-de-Santiago, F. (2020). Spatiotemporal shoreline dynamics of Marismas Nacionales, Pacific coast of Mexico, based on a remote sensing and GIS mapping approach. *Environmental Monitoring and Assessment*, 192(2), Article 123. https://doi.org/10.1007/s10661-020-8094-8

Valderrama-Landeros, L., Camacho-Cervantes, M., Velázquez-Salazar, S., Villeda-Chávez, E., Flores-Verdugo, F., & Flores-de-Santiago, F. (2025). Detection of an invasive plant (*Cissus verticillata*) in the largest mangrove system on the eastern Pacific coast—a remote sensing approach. *Wetlands Ecology and Management*, 33(1), Article 13. https://doi.org/10.1007/s11273-024-10028-x

Valderrama-Landeros, L., & Flores-de-Santiago, F. (2019). Assessing coastal erosion and accretion trends along two contrasting subtropical rivers based on remote sensing data. *Ocean and Coastal Management*, 169, 58–67. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.12.006

Valderrama-Landeros, L., Flores-de-Santiago, F., Ávila-Flores, G., Flores-Verdugo, F., Alcántara-Maya, J. A., Troche-Souza, C., Velázquez-Salazar, S., Vázquez-Balderas, B., Villeda-Chávez, E., Manzano-Sarabia, M., Valdez-Hernández, J. I., Millán-Aguilar, O., & Suárez, E. L. (2024). IUCN red list of ecosystems, mangroves of the warm temperate Northeast Pacific. *EcoEvoRxiv*, Advance online publication. https://doi.org/https://doi.org/10.32942/X2B03V

Valdés-Velarde, E., Valdez-Hernández, J. I., Ordaz-Chaparro, V. M., Gallardo-Lancho, J. F., Pérez-Nieto, J., & Ayala-Sánchez, C. (2011). Evaluación del carbono orgánico en suelos de los manglares de Nayarit. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2(8), 47–58. https://doi.org/10.29298/rmcf.v2i8.540

Velázquez-Salazar, S., Valderrama-Landeros, L., Villeda-Chávez, E., Cervantes-Rodríguez, C. G., Troche-Souza, C., Alcántara-Maya, J. A., Vázquez-Balderas, B., Rodríguez-Zúñiga, M. T., Cruz-López, M. I., & Flores-de-Santiago, F. (2025). Mangrove damage and early-stage canopy recovery following hurricane Roslyn in Marismas Nacionales, Mexico. *Forests*, 16(8), Article 1207. https://doi.org/10.3390/f16081207

Villarreal-Rosas, J., Brown, C. J., Andradi-Brown, D. A., Domínguez, R., Jacobo, P., Martínez, A., Mascote, C., Najera, E., Paiz, Y., Vázquez Moran, V. H., Villarreal, J., & Adame, M. F. (2024). Integrating socioeconomic and ecological data into restoration practice. *Conservation Biology*, 38(14), Article e14286. https://doi.org/10.1111/cobi.14286

Vives-Peris, V., de Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2020). Root exudates: From plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, 39, 3–17. https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5

Vizcaya-Martínez, D. A., Flores-de-Santiago, F., Valderrama-Landeros, L., Serrano, D., Rodríguez-Sobreyra, R., Álvarez-Sánchez, L. F., & Flores-Verdugo, F. (2022). Monitoring detailed mangrove hurricane damage and early recovery using multisource remote sensing data. *Journal of Environmental Management*, 320, Article 115830. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115830

Wang, Q., Wen, Y., Zhao, B., Hong, H., Liao, R., Li, J., Liu, J., Lu, H., & Yan, C. (2021). Coastal soil texture controls soil organic carbon distribution and storage of mangroves in China. *Catena*, 207, Article 105709. https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105709

Wang, Y., Feng, J., Wang, Z., Xu, Y., Tan, Q., Gao, M., & Yang, Q. (2026). Distinct partitioning of sediment organic carbon fractions (POC vs. MAOC) across a

tidal gradient from mangrove to mudflats: Implications for carbon stock stability. *Gondwana Research*, 155, 300–309. https://doi.org/10.1016/j.gr.2026.02.004

Wu, H., Wang, X., & He, X. (2017). Effects of selected root exudate components on nitrogen removal and development of denitrifying bacteria in constructed wetlands. *Water*, 9, Article 430. https://doi.org/10.3390/w9060430

Xiang, Y., Pan, P., Ouyang, X., Zang, H., & Rao, J. (2024). The chemical stoichiometry characteristics of plant-soil carbon and nitrogen in subtropical *Pinus massoniana* natural forests. *Scientific Reports*, 14, Article 5031. https://doi.org/10.1038/s41598-024-55740-z

Yimatsa, N., Watanabe, Y., Kida, M., Kondo, M., Umnouysin, S., Suchewaboripont, V., Rodtassana, C., Iimura, Y., Yoshitake, S., Fujitake, N., Poungparn, S., & Ohtsuka, T. (2026). Ecosystem carbon storage including soil to 3 m depth and carbon increment along a young mangrove restoration in Central Thailand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 341, Article 110158. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2026.110158

Zhang, Y., Xin, K., Liao, B., Ai, X., & Sheng, N. (2021). The genetic and environmental adaptation of the associated liana species *Derris trifoliata* Lour. (leguminosae) in mangroves. *Forests*, 12, Article 1375. https://doi.org/10.3390/f12101375

5 CONCLUSIONES GENERALES

La producción científica mundial sobre el carbono azul en manglares experimenta un crecimiento exponencial condicionado por acuerdos climáticos internacionales y liderado por países de alto desarrollo económico. La investigación global se ha concentrado predominantemente en la cuantificación de inventarios de carbono en biomasa y sedimentos, evidenciando la necesidad imperante de ampliar estudios empíricos locales en regiones de alta cobertura, pero menor representatividad científica, así como de profundizar en las tasas de captura, el modelado biogeoquímico y las implicaciones socioeconómicas de estos humedales.

Los factores de cambio evaluados en Marismas Nacionales simplifican de forma sustancial la estratificación vertical y horizontal del bosque e inducen una reducción significativa en la diversidad arbórea, propiciando estados monoespecíficos bajo estrés sedimentario y en fases tempranas de sucesión. Sin embargo, la degradación estructural no detona una pérdida inmediata y homogénea de carbono arbóreo; la permanencia de individuos adultos maduros amortigua temporalmente la merma del reservorio, mientras que los sitios bajo rehabilitación hidrológica reflejan un rezago temporal inherente al desarrollo inicial de biomasa, requiriendo periodos decenales para alcanzar los niveles basales de rodales no perturbados.

Las perturbaciones antrópicas y ambientales no generan una degradación edáfica uniforme a lo largo del perfil de un metro. Aunque la mayoría de los sitios

alterados retienen almacenes de COS y PT comparables con la condición de referencia, se suscitan pérdidas críticas en los estratos superficiales bajo desequilibrio sedimentario por erosión y depósito masivo de arenas, así como en áreas de rehabilitación por mineralización histórica previa. Por el contrario, los factores de cambio incrementan la concentración y el almacén de nitrógeno total en respuesta al estrés salino y al aporte de necromasa, alterando las relaciones estequiométricas C:N. Las relaciones C:P (< 200) y N:P (< 6) confirman la disponibilidad sostenida de fósforo sin limitaciones para la actividad biológica.

La divergencia observada entre el estatus de protección legal de Marismas Nacionales y la degradación estructural y funcional constatada en campo subraya que la preservación de los reservorios de carbono azul exige trascender las medidas pasivas de conservación. Se requiere consolidar esquemas de gobernanza comunitaria y manejo adaptativo que integren la reconexión hidrológica temprana, el control de especies invasoras y la regulación comunitaria del aprovechamiento maderable. La valoración cuantitativa de los almacenes de biomasa y del suelo generada en esta investigación aporta la línea base indispensable para sustentar proyectos de carbono azul y mecanismos de compensación que armonicen la mitigación del cambio climático con el desarrollo socioeconómico regional.