

Fitoplancton en el sistema lagunar tropical Carmen Pajonal Machona, Tabasco

Phytoplankton in the tropical lagoon system Carmen Pajonal Machona, Tabasco

Karina Esqueda-Lara^{1,2}, Vladislav Carnero-Bravo³, Francisco Varona-Cordero⁴, Karla Margarita Rincones-Reyes¹, Yacciry Ahuja-Jiménez¹, Christian Guadalupe García-Valdéz¹ y Alberto J. Sánchez⁵

Recibido: 03 de noviembre de 2020.

Aceptado: 07 de marzo de 2021.

Publicado: abril de 2021.

RESUMEN

Antecedentes. El fitoplancton es considerado un indicador importante de los procesos naturales y antropogénicos que se desarrollan en las cuencas y en los ambientes costeros. Un ejemplo de estos sistemas es el conformado por las lagunas El Carmen, Pajonal y La Machona (CPM), en las cuales hay una intensa actividad pesquera y de ostricultura, así como actividades agrícolas, extracción petrolera y forestal a sus alrededores. **Objetivo.** El objetivo fue identificar las especies fitoplanctónicas, con énfasis en las potencialmente nocivas y/o tóxicas, su distribución y diferencias entre los muestreos, nortes (2015) y lluvias (2016), así como reportar las variables fisicoquímicas. **Métodos.** Se tomaron muestras de red de 20 µm de abertura de malla y midieron las variables con una sonda de calidad de agua. Se contabilizaron 300 organismos y se obtuvieron la riqueza específica, abundancias relativas e índice de diversidad. Para identificar diferencias entre las dos temporadas muestreadas se realizó la prueba U de Mann-Whitney. Además, se identificaron las variables fisicoquímicas más importantes para explorar su relación con las especies mediante un análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA). **Resultados.** Se identificaron un total de 86 especies de las cuales diez son nuevos registros para el área y 15 son potencialmente tóxicas. El grupo taxonómico con más especies fue el de las Bacillariophyta (43 nortes y 22 lluvias). La riqueza específica fue significativamente diferente entre temporadas. Las especies más abundantes fueron de los grupos de las Cyanoprokaryota y las Bacillariophyta para la temporada de nortes, mientras que para la temporada de lluvias fueron del grupo Dinoflagellata. **Conclusiones.** La temperatura y la salinidad fueron las variables que determinaron la composición del fitoplancton en las lagunas CPM; la presencia de especies potencialmente tóxicas es una alerta para el sistema lagunar debido a que refleja una situación latente que podría desencadenar florecimientos en cualquier momento.

Palabras clave: Estuario, microalgas potencialmente tóxicas, nuevo registro, río Grijalva, salud ambiental.

ABSTRACT

Background. Phytoplankton is considered an important indicator of natural and anthropogenic processes that take place in basins and coastal environments. An example of these systems is the formed by the El Carmen, Pajonal and La Machona lagoons, in which there is intense fishing and oyster farming activity, as well as agricultural activities, oil extraction and forestry in their surroundings. **Goals.** Identifying the phytoplankton species, with emphasis on the potentially harmful and / or toxic ones, their distribution and differences between the samplings, north winds (2015) and rainy (2016), as well as reporting the physicochemical variables was the aimed of this work. **Methods.** Net samples with a mesh size of 20 µm were taken and physicochemical variables were measured with a water quality sonde. 300 organisms were counted and the specific richness, relative abundances and diversity index were calculated. To identify differences between the two seasons sampled the Mann-Whitney U test was performed. In addition, the most important physicochemical variables were identified to explore their relationship with the species through a distance-based redundancy analysis (dbRDA). **Results.** A total of 86 species were identified, of which ten are new records and 15 are

¹ Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad, A. C. Calle Centenario del Instituto Juárez S/N, Col. Reforma, Villahermosa, Tabasco, 86080. México

² Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera, México (LANRESC), CONACYT, Sisal, Yucatán, México

³ Geotop and Département des sciences de la Terre et de l'atmosphère, Université du Québec à Montréal. P.O. Box 8888, Station Centre-Ville, H3C 3P8. Canada

⁴ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 04510. México

⁵ Diagnóstico y Manejo de Humedales Tropicales, División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera Villahermosa-Cárdenas Km 0.5, s/n, Villahermosa, Tabasco, 86150. México

***Corresponding author:**

Karina Esqueda-Lara: e-mail: karinaradha514@yahoo.com

To quote as:

Esqueda-Lara, K., V. Carnero-Bravo, F. Varona-Cordero, K. M. Rincones-Reyes, Y. Ahuja-Jiménez, C. G. García-Valdéz & A. J. Sánchez. 2021. Fitoplancton en el sistema lagunar tropical Carmen Pajonal Machona, Tabasco. *Hidrobiológica* 31 (1): 53-68.

DOI:10.24275/uam/izt/dcb/hidro/2021v31n1/Esqueda

potentially harmful and / or toxic ones. The taxonomic group with the most species in both seasons was Bacillariophyta (43 Northeast and 22 Rains). Specific richness was significantly different between seasons. In the north winds season, the most abundant species were from the Cyanoprokaryota and Bacillariophyta groups, while for rainy season they were from the Dinoflagellata. **Conclusions.** Water temperature and salinity were the physicochemical variables that defined the phytoplankton composition in the CPM lagoons; the presence of potentially toxic species is an alert for the lagoon system because it reflects a latent situation that could trigger blooms at any time.

Keywords: Estuarine, potentially toxic microalgae, new records, Grijalva river, environmental health.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton es un grupo complejo de microorganismos con diferentes orígenes filogenéticos que viven en la columna de agua de ecosistemas acuáticos continentales, estuarinos y marinos. Su diversidad es tan amplia que dentro del grupo se pueden encontrar organismos tanto procariontes como eucariontes; fotosintéticos y heterótrofos e incluso mixótrofos, por lo que ocupa diferentes nichos ecológicos (Finkel *et al.*, 2010; Litchman *et al.*, 2012). La presencia y distribución de sus especies depende de parámetros físicos, químicos y biológicos como la temperatura, la salinidad, la presencia de nutrientes, pastoreo, entre otros (Finkel *et al.*, 2010). En ecosistemas acuáticos como los estuarios, la composición de sus especies está relacionada con la tolerancia a las variaciones espaciales y temporales de los parámetros fisicoquímicos en diferentes escalas vinculadas con la hidrodinámica generada por la mezcla de agua marina y limnética, así como de la geomorfología del ecosistema (Reyes-Ramírez *et al.*, 2017; Kumar *et al.*, 2020). Por lo que el fitoplancton es considerado un indicador importante de los procesos naturales y antropogénicos (Calvo-Trujillo *et al.*, 2018; Van Meerssche *et al.*, 2018) que se desarrollan en las cuencas y en los ambientes costeros (Longhurst, 1981; Troccoli-Ghinaglia *et al.*, 2004; Álvarez-Góngora *et al.*, 2012).

Los ecosistemas costeros, principalmente tropicales, presentan una alta productividad y diversidad biológica; además proporcionan servicios ecosistémicos bien reconocidos (Herrera-Silveira & Morales-Ojeda, 2010). Un ejemplo de estos sistemas es el conformado por las lagunas El Carmen, Pajonal y La Machona, en las cuales hay una intensa actividad pesquera y de ostricultura (Tepetlan & Aldana-Aranda, 2008), así como, actividades agrícolas, extracción petrolera y forestal a sus alrededores (Bello *et al.*, 2009). Sin embargo, este sistema lagunar ha sido fuertemente impactado desde 1975 por la apertura de la Boca de Panteones, que intensifica el efecto de las corrientes de marea en las lagunas que componen este sistema (López-Hernández *et al.*, 1997).

Los resultados publicados en el sistema lagunar Carmen Pajonal Machona son escasos y la mayoría desactualizados (Antolí & García-Cubas, 1985; Gutiérrez-Estrada & Galaviz-Solis, 1993; Tepetlan & Aldana-Aranda, 2008; Flores-Coto *et al.*, 2010; Campos-Campos *et al.*, 2017). Incluso la información limitada sobre la composición y distribución de las comunidades de fitoplancton en este complejo lagunar y en los demás ecosistemas estuarinos del sur del Golfo de México (Herrera-Silveira *et al.*, 1998; Barreiro-Güemes & Aguirre-León, 1999; Barón-Campis *et al.*, 2005; Campos-Campos *et al.*, 2012; Muciño-Márquez *et al.*, 2014; Poot-Delgado *et al.*, 2015; Muciño-Márquez *et al.*,

2017; Ulloa *et al.*, 2017; Herrera-Silveira *et al.*, 2019), no aborda aspectos claves como el hecho de que es un sistema altamente productivo, con presencia de especies fitoplanctónicas potencialmente tóxicas que estén generando problemas de salud pública por el consumo de especies acuáticas. Por lo que el presente trabajo tuvo la finalidad de identificar las especies fitoplanctónicas, con especial énfasis en las potencialmente tóxicas y nocivas, su distribución en el sistema y diferencias entre dos temporadas, nortes (2015) y lluvias (2016), así como reportar los valores de las variables fisicoquímicas en los que se recolectaron las especies durante dichas temporadas. Esto permitió detectar diferencias significativas entre temporadas, tanto en la comunidad fitoplanctónica como en las variables fisicoquímicas, excepto en el oxígeno disuelto.

MATERIALES Y MÉTODOS

El sistema fluvial lagunar deltaico Carmen Pajonal Machona (CPM) está ubicado en la planicie costera de la cuenca del río Grijalva, entre los 18° 14' y 18° 18' N y los 93° 24' y 93° 53' O. El sistema recibe la descarga permanente de los ríos San Felipe y Santana y está comunicado permanentemente al sur del Golfo de México mediante dos bocas, al este la boca artificial de Panteones y al oeste el canal de Santana (Gutiérrez-Estrada & Galaviz, 1983). Para conocer las especies de fitoplancton presentes en el sistema durante la temporada de nortes del 2015 y lluvias del 2016, se establecieron tres estaciones dentro de la laguna El Carmen, tres en La Machona y una dentro de Pajonal, que conecta ambas lagunas, lo que suma siete estaciones muestreadas en diciembre en 2015 y en octubre de 2016 (Fig. 1).

Con el fin de estimar la variabilidad de los parámetros fisicoquímicos se midieron *in situ*, a nivel de superficie y fondo, la temperatura del agua, la salinidad, el pH y el oxígeno disuelto (OD) con una sonda multiparamétrica EXO 2 marca YSI así como una sonda YSI DO-200, un potenciómetro digital HM PH-200 HM y un refractómetro. Todo el equipo fue calibrado un día antes de los muestreos según lo indicado por los fabricantes.

Las muestras se realizaron mediante una red con luz de malla de 20 μm , a una profundidad que varió de acuerdo con la profundidad de cada estación. Las muestras una vez recolectadas se fijaron con formol al 4%. En el laboratorio, las muestras fueron analizadas con un microscopio compuesto Carl Zeiss con los objetivos 20X, 40X y 63X, en campo claro, campo oscuro y contraste de fase. Para la identificación de las especies se utilizó literatura especializada (Cupp, 1943; Rampi & Bernhard, 1980; Balech, 1988; Tomas, 1997; Komárek & Anagnostidis, 1999; Sivone & Jones, 1999; Komárek & Anagnostidis, 2005; Esqueda-Lara & Hernández-Becerril, 2010). Los primeros 300 organismos se contabilizaron para obtener las abundancias relativas. La riqueza específica y el índice de diversidad de Shannon H (Log_2) se calcularon para cada estación.

Para identificar diferencias entre las dos épocas climáticas se realizó un análisis no paramétrico con la prueba U de Mann-Whitney, puesto que tres de las cuatro variables fisicoquímicas, a pesar de la transformación logarítmica ($x+1$), no cumplieron con los supuestos de normalidad de acuerdo con la prueba Shapiro-Wilk, $W = \approx 1$, $p < 0.05$ (Zar, 1997). La variación entre niveles y épocas climáticas fue representada con diagramas de caja y bigote Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). Con el fin de determinar la importancia de las variables fisicoquímicas

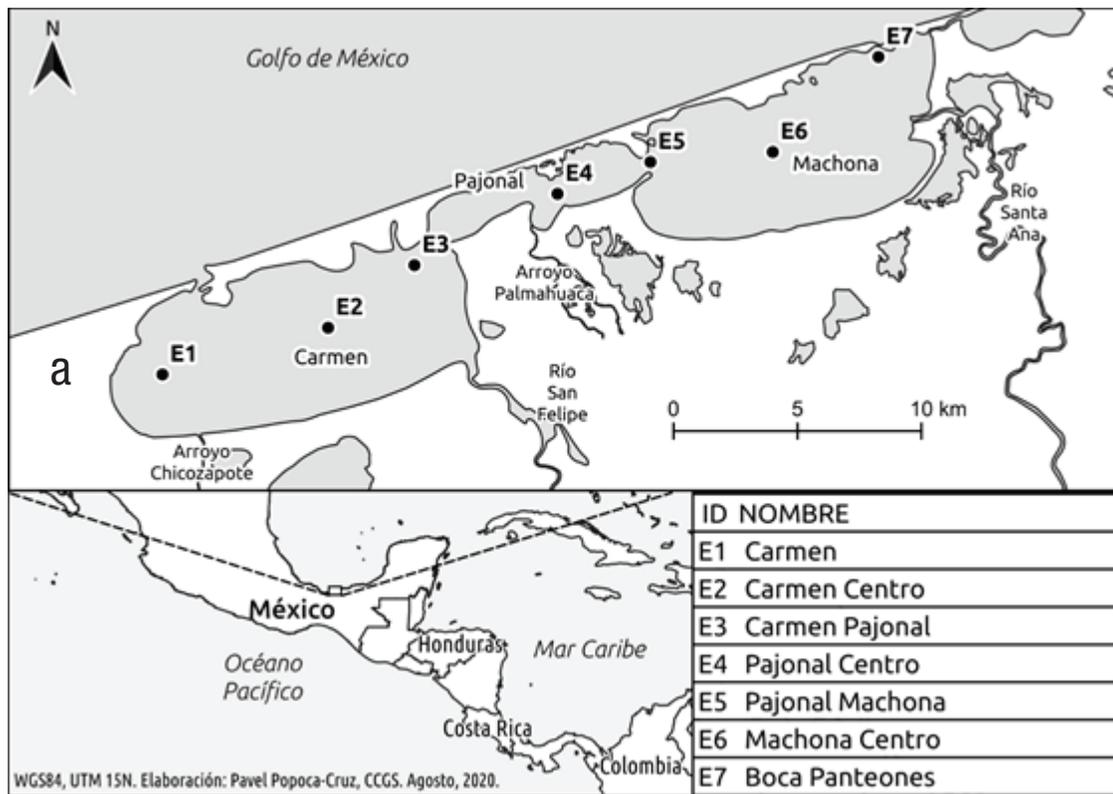


Figura 1. Zona de estudio y estaciones de muestreo (●).

sobre la distribución del fitoplancton se realizó un procedimiento sobre la distribución del fitoplancton se realizó un procedimiento BEST (BIO-ENV Stepwise; Clarke & Gorley, 2006) para identificar aquellas más correlacionadas. Además, se realizó un análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA) para explorar la relación entre la matriz de riqueza de especies (variables respuesta) con las variables físicoquímicas como variables predictivas (Muylaert *et al.*, 2009). Estos análisis se realizaron en los programas STATISTICA 13 y PERMANOVA + for PRIMER-e V.6 (TIBCO-Software 2017; Anderson *et al.*, 2008).

RESULTADOS

Variación ambiental. Los valores de la temperatura, la salinidad y el pH resultaron significativamente diferentes ($U = 0$; $p = 0.00001$; $U = 25.5$, $p = 0.00094$) entre las temporadas de nortes y lluvias (Tabla 1 y 2, Fig. 2). La temperatura presentó valores desde 22 hasta 23.8 °C durante nortes y máximos durante lluvias, 25.2 hasta 28.6 °C. La salinidad mínima se registró en nortes (desde 7 a 12) y máxima en lluvias (15.36 a 26.79). El pH fluctuó de 7.41 a 8 en lluvias a 7.9 a 8 en nortes. En contraste, la variación del oxígeno disuelto (OD) que fue de 6.9 a 7.8 mg L⁻¹ en nortes y de 2.86 a 9.77 mg L⁻¹ en lluvias, no fue significativamente diferente ($U = 87$, $p = 0.63$) entre temporadas, mientras que el pH resultó al igual que la temperatura y la salinidad estadísticamente diferente entre las dos temporadas ($U = 25.5$, $p = 0.00094$) con un intervalo de 7.9 a 8.11 en nortes y 7.41 a 8 en lluvias (Tabla 1 y 2).

La temperatura varió máximo 3.4 °C en lluvias sin alguna tendencia espacial, mientras que el pH mostró valores máximos cercanos a las dos bocas. El máximo valor de salinidad se presentó cerca de la boca de Santana en nortes y en ambas bocas en lluvias, a 4 (E1, boca de Santana) y 0.3 km (E7, boca Panteones), respectivamente. El oxígeno disuelto resultó similar en todas las estaciones en nortes, pero en lluvias el valor mínimo se registró en la estación ubicada en Boca de Santana (2.86 mg L⁻¹) (Tabla 2, Fig. 2).

Fitoplancton. Las especies registradas fueron en total 86, pertenecientes a 39 géneros y cuatro grupos taxonómicos: Bacillariophyta (diatomeas), Cyanoprokaryota (cianobacterias), Chlorophyta (clorofitas) y Dinophyta (Dinoflagellata) (Tabla 3). De éstos, el grupo más representativo fue el de Bacillariophyta con 55 especies, seguido por Dinoflagellata con 17, Cyanoprokaryota con 11 especies y por último las Chlorophyta con tres especies. De las 86 especies registradas diez son nuevos registros y 11 son potencialmente tóxicas y cinco potencialmente nocivas por su capacidad de producir Florecimientos Algales Nocivos (FANs).

Durante la temporada de nortes 60 especies estuvieron presentes y durante las lluvias fueron 39. Las diatomeas presentaron 44 especies en nortes y 21 en lluvias, mientras que los dinoflagelados se registraron con más especies en lluvias (16) que en nortes (3). En contraste, las Cyanoprokaryota estuvieron mejor representadas en nortes con 10 especies y en lluvias solo se encontraron tres, mientras que, las Chlorophyta (3) solamente se presentaron en nortes. Esta riqueza específica encontrada presentó diferencias significativas, por lo que la temporada de nortes tuvo significativamente mayor riqueza.

Tabla 1. Resumen estadístico de las variables fisicoquímicas durante nortes (2016) y lluvias (2015).

Época/Nivel	Temperatura (°C)				Salinidad (ups)				Oxígeno (mg/L)				pH			
	Media	DE	Min	Max	Media	DE	Min	Max	Media	DE	Min	Max	Media	DE	Min	Max
Nortes	22.65	0.7	22	24	10	1.6	7	12	7.1	0.3	6.9	7.8	7.97	0.1	7.9	8.1
Superficie	22.63	0.7	22	24	9.86	1.8	7	12	7.1	0.2	6.9	7.3	7.96	0.1	7.9	8.1
Fondo	22.67	0.6	22	23	10.14	1.5	8	12	7.1	0.3	6.9	7.8	7.99	0.1	7.9	8.1
Lluvias	26.68	1	25	29	20.92	3.7	15	27	6.62	1.8	2.9	9.8	7.75	0.2	7.4	8.1
Superficie	26.88	1.1	25	29	19.8	3.3	15	25	7.66	1.1	6.6	9.8	7.84	0.1	7.7	8.1
Fondo	26.48	0.9	26	28	22.05	4	16	27	5.57	1.8	2.9	7.6	7.66	0.2	7.4	8

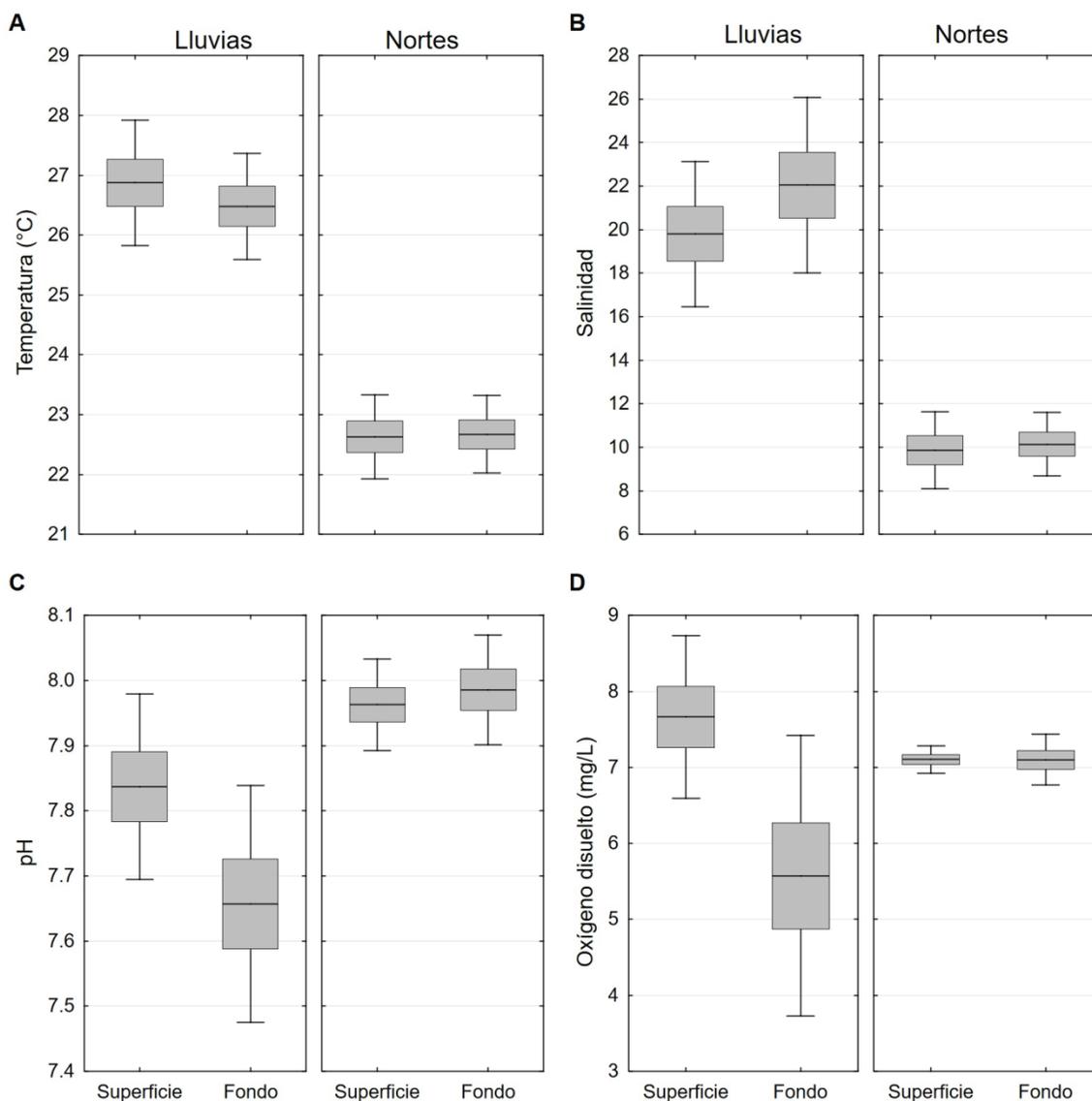


Figura 2. Variación espacio temporal de las condiciones fisicoquímicas en el sistema CPM.

La máxima diversidad total se presentó durante nortes y la mínima en lluvias en todas las estaciones excepto, en la estación cercana a la Boca de Santana (E1) (Fig. 4 B). Las Bacillariophyta fueron las más diversas en ambas temporadas alcanzando valores de hasta 2.57 bits/ind en nortes y 2.85 bits/ind en lluvias. En cambio, los Dinoflagellata solo presentaron una especie *Triplos hircus* (Schröder) F. Gómez con abundancia, por lo que el índice de diversidad fue cero en nortes. En lluvias los dinoflagelados registraron hasta 1.44 bits/ind (Tabla 4).

En nortes sobresalieron seis especies (las Cyanoprokaryota: *Limnospira fusiformis* (Voronichin) Nowicka-Krawczyk, Mühlsteinová & Hauer, *Dolichospermum smithii* (Komárek) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek y *Phormidium* sp.; las Bacillariophyta: *Coscinodiscus* sp., *Gyrosigma balticum* (Ehrenberg) Rabenhorst, *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenberg) Cleve por sus mayores abundancias relativas, mientras que en lluvias solamente fueron dos especies, *T. hircus* y *Alexandrium monilatum* (J. F. Howell) Balech. Por lo que la composición específica y abundancia de los principales grupos fitoplanctónicos variaron de un muestreo a otro, en función de las variables ambientales estudiadas (Fig. 5 A).

Tabla 2. Test U de Mann-Whitney sobre las variables físico químicas entre épocas climáticas.

Variable	Suma de rangos		U	p-value	Z ajustado
	Diciembre 2015	Octubre 2016			
Temp	105	301	0	0.00001	4.5
Sal	105	301	0	0.00001	4.5
OD	214	192	87	0.63	-0.48
pH	275.5	130.5	25.5	0.00094	-3.33

Cabe mencionar que en ambas temporadas el mayor número de especies se presentó en las bocas: E1 (25 en nortes y 19 en lluvias) y E7 (20 en nortes y 14 en lluvias) (Fig. 4 A). En la laguna El Carmen se identificaron un total de 61 especies (39 en nortes y 31 en lluvias), seguida por la laguna La Machona con 51 especies en total (34 en nortes y 24 en lluvias) y el canal Pajonal con sólo 25 (16 especies en nortes y 12 en lluvias).

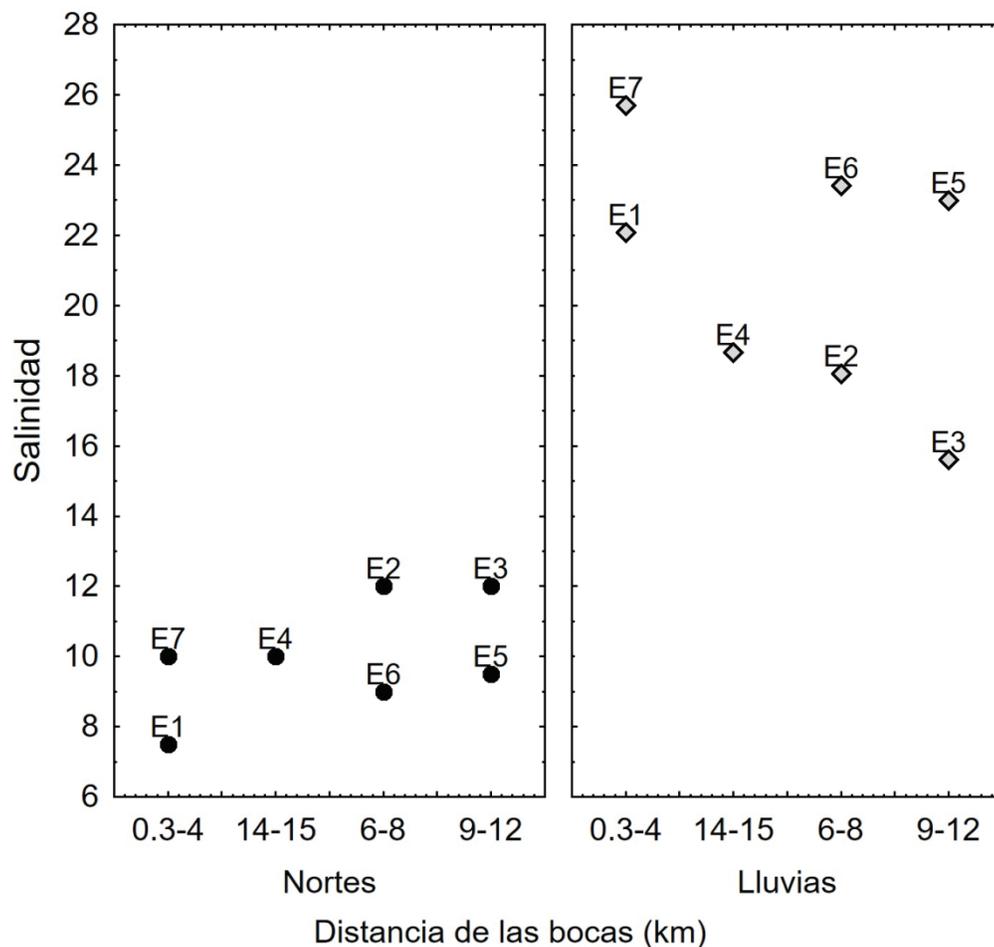


Figura 3. Variación de la salinidad en CPM.

Tabla 3. Distribución de especies en el sistema lagunar Carmen, Pajonal Machona, Tabasco. 1) Carmen, 2) Carmen Centro, 3) Carmen Pajonal, 4) Pajonal Centro, 5) Pajonal Machona, 6) Machona Centro y 7) Boca Panteones. * Géneros y especies potencialmente tóxicos, ° nocivo, ● Nuevo registro. ^M marina, ^D dulceacuícola, ^P planctónica, ^B bentónica, ^S estuarina.

Bacillariophyta	Estaciones						Estaciones						
	Diciembre 2015						Octubre 2016						
	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7
^{M P} <i>Actinocyclus normanii</i> (W.Gregory ex Greville) Hustedt							X						
^{M B} <i>Actinocyclus senarius</i> Ehrenberg		X	X						X	X			
^{D M B} <i>Amphoras</i> sp. 1													X
^{M P} <i>Bacteriastrium delicatum</i> Cleve	X					X							
^{M P} <i>Bacteriastrium hyalinum</i> Lauder						X							
^{S B} <i>Caloneis permagna</i> (Bailey) Cleve			X										
^{M P} <i>Cerataulina pelagica</i> Cleve										X	X		
^{M P} <i>Chaetoceros affinis</i> Lauder						X							
^{M P} <i>Chaetoceros diversus</i> Ehrenberg							X						
^{M P} <i>Chaetoceros lorentianus</i> Grunow	X												
^{M P} <i>Chaetoceros subtilis</i> Cleve	X	X											
^{M P} <i>Coscinodiscus asteromphalus</i> Ehrenberg							X						
^{°M P} <i>Coscinodiscus centralis</i> Ehrenberg	X	X	X	X		X						X	
^{M P} <i>Coscinodiscus granii</i> L.F.Gough	X												
^{M P} <i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrenberg	X		X	X			X		X			X	X
^{M P} <i>Coscinodiscus wailesii</i> Gran & Angst	X												
^{D B} <i>Cyclotella</i> sp.						X							
^{°M P} <i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & J. C. Lewin	X					X							
^{D P} <i>Diatoma</i> cf. <i>elongatum</i> (Lyngbye) C.Agardh	X												
^{M B} <i>Diploneis cabro</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	X	X	X	X									
^{M B} <i>Diploneis gruendleri</i> (A. W. F. Schmidt) Cleve			X										
^{D M B} <i>Diploneis</i> sp.								X		X	X	X	
^{M P} <i>Ditylum brightwellii</i> (T.West) Grunow	X	X		X	X	X							
^{M P} <i>Entomoneis alata</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	X					X							
^{M P} <i>Entomoneis</i> sp.	X												
^{M B} <i>Fragillaria</i> sp.				X									
● ^{M B} <i>Gramatophora marina</i> (Lyngbye) Kützing									X				
^{M B} <i>Gyrosigma balticum</i> (Ehrenberg) Rabenhorst	X	X	X	X	X	X	X						
^{M B} <i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenberg) J.W.Griffith & Henfrey	X						X						
^{M B} <i>Gyrosigma</i> sp.								X	X	X	X		X
^{M B} <i>Lyrella lyra</i> (Ehrenberg) Karayeva		X	X	X									
^{M B} <i>Navicula distans</i> (W.Smith) Brébisson							X						X
^B <i>Navicula</i> sp.						X							
^{D B} <i>Nitzschia linearis</i> W.Smith				X									
^{°D B} <i>Nitzschia sigmoidea</i> (Nitzsch) W.Smith	X	X		X			X						X
^{D B} <i>Nitzschia</i> sp.			X										
^{M B} <i>Odontella aurita</i> (Lyngbye) C.Agardh						X	X						X
^{M B} <i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve			X										

Tabla 3. Continúa.

Bacillariophyta	Estaciones						Estaciones						
	Diciembre 2015						Octubre 2016						
	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7
^{D P} <i>Pinullaria nobilis</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	X	X	X		X								
^{M B} <i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i> (Grunow) Hasle, Stosch & Syvertsen						X	X						X
● ^{M B} <i>Plagiotropis arizonica</i> Czarnecki & Blinn	X												
^{M B} <i>Pleurosigma aestuarii</i> (Brébisson ex Kützing) W.Smith		X	X		X	X							
^{M B} <i>Pleurosigma angulata</i> (J.T. Quekett) W.Smith							X						
● ^{M P} <i>Rhizosolenia imbricata</i> Brightwell						X							
^{M P} <i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve			X	X	X	X							
^{D B} <i>Surirella ovalis</i> Brébisson	X					X							
^{D B} <i>Tabellaria</i> sp.	X	X		X									
^{M P} <i>Thalassionema frauenfeldii</i> (Grunow) Tempère & Peragallo										X	X		
^{M P} <i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky	X												X
^{M P} <i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve	X	X	X	X	X	X							
^{M P} <i>Thalassiosira lineata</i> Jousé						X							
^{M P} <i>Thalassiosira</i> sp.	X			X				X			X		
^{M B} <i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) Cleve										X	X		
^{M P} <i>Trieres mobiliensis</i> (Bailey) Ashworth & E. C. Theriot				X									
^{D B} <i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	X	X											
Chlorophyta													
^{D B} <i>Closterium ehrenbergii</i> Meneghini ex Ralfs	X												
^{D P} <i>Closterium lineatum</i> Ehrenberg ex Ralfs	X												
^{D B} <i>Eudorina elegans</i> Ehrenberg	X												
Dinophyta (Dinoflagellata)													
*● ^{M P} <i>Alexandrium monilatum</i> (J.F.Howell) Balech							X		X	X	X	X	X
* ^{M P} <i>Dinophysis caudata</i> W.S.Kent							X	X					X
○● ^{M P} <i>Gonyaulax diegensis</i> Kofoid							X		X				X
^{M P} <i>Gonyaulax polygramma</i> F.Stein									X				
* ^{M P} <i>Gonyaulax spinifera</i> (Claparède & Lachmann) Diesing							X	X	X				
○● ^{M P} <i>Gonyaulax turbynei</i> Murray & Whitting										X	X		
^{M P} <i>Gonyaulax</i> sp.									X				
^{M P} <i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg		X							X				
● ^{M P} <i>Prorocentrum scutellum</i> B.Schröder								X	X	X	X	X	
* ^{M P} <i>Protoperdinium crassipes</i> (Kofoid) Balech			X			X							
^{M P} <i>Protoperdinium pentagonum</i> (Gran) Balech							X	X					
* ^{M P} <i>Pyrodinium bahamense</i> L.Plate								X				X	
^{M P} <i>Pyrophacus horlogium</i> F.Stein										X	X	X	X
^{M P} <i>Scrippsiella</i> sp.												X	
^{M P} <i>Tripos hircus</i> (Schröder) F.Gómez	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X
^{M P} <i>Tripos macroceros</i> (Ehrenberg) Hallegraeff & Huisman							X	X					
^{M P} <i>Tripos muelleri</i> Bory							X						

Tabla 3. Continúa.

Bacillariophyta	Estaciones						Estaciones						
	Diciembre 2015						Octubre 2016						
	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7
Cyanoprocarvota													
● ^D P <i>Dolichospermum smithii</i> (Komárek) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek	X												
^D P <i>Dolichospermum</i> sp.										X	X		
^D B <i>Komvophorum schmidlei</i> K.Anagnostidis & J.Komárek	X												
^D P <i>Limnospirafusiformis</i> (Voronichin) Nowicka-Krawczyk, Mühlsteinová & Hauer	X								X				
^D B <i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenberg) Kützing						X							
^D B <i>Merismopedia elegans</i> A.Braun ex Kützing						X							
* ^D B <i>Oscillatoria princeps</i> Vaucher ex Gomont	X												
* ^D B <i>Oscillatoria limosa</i> C.Agardh ex Gomont		X											
* ^D B <i>Phormidium</i> sp.					X	X	X						
*● ^D P <i>Plankthotrix rubescens</i> (De Candolle ex Gomont) Anagnostidis & Komárek	X												
*● ^D P <i>Sphaerospermopsis aphanizomenoides</i> (Forti) Zapomelová, Jezberová, Hrouzek, Hisem, Reháková & Komárková	X												

El análisis BEST mostró que la temperatura, la salinidad y el pH fueron las variables que explicaron la mayoría de las variaciones en la comunidad fitoplanctónica al presentar una correlación de Spearman $p = 0.621$ ($p < 0.01$). El análisis dbRDA reveló que la composición del fitoplancton es diferente entre épocas climáticas al presentarse bien separadas en la ordenación (Figura 5 A)

El análisis dbRDA, explicó el 80% de la varianza total en los dos primeros ejes, la temperatura y salinidad se asociaron positivamente con el primer eje definiendo las condiciones ambientales durante la época de lluvias y en contraste, el oxígeno disuelto y el pH determinaron las condiciones de la época de nortes. Las Bacillariophyta y Cyanoprocarvota presentaron su mayor riqueza durante los nortes, mientras que los dinoflagelados se favorecieron de las condiciones desarrolladas en lluvias (Fig. 5 B-D).

DISCUSIÓN

Variabes fisicoquímicas. En lagunas costeras como el complejo CPM, la variación de la temperatura está determinada por la variación de la temperatura ambiental según la época climática (Varona-Cordero *et al.*, 2014) y se acentúa debido a su poca profundidad (Lloret *et al.*, 2008). En general, en el Golfo de México (GM) la estacionalidad climática se describe en tres periodos definidos: secas, lluvias y nortes. En Tabasco, las épocas de secas y lluvias de 2016 presentaron una temperatura ambiental similar (26.21 ± 1.39 y $26.87 \pm 1.52^\circ\text{C}$, CONAGUA, 2020) lo que explica que en lluvias se registraran las máximas temperaturas, debido a que fue el resultado del incremento en la radiación solar y al constante flujo de calor desde la atmosfera (Salas-Pérez & González-Gándara, 2016; Rosas-Valdez *et al.*, 2019).

El incremento de la salinidad se relaciona con el incremento en la radiación solar y la evaporación (Mier-Reyes *et al.*, 1997), dado a que octubre de 2016 la precipitación fue escasa y la radiación solar se mantuvo ante la escasez de nubes, es que las máximas salinidades fueron registradas en la temporada de lluvias. En adición, la comunicación permanente con el mar a través de las bocas de los sistemas Carmen y Machona contribuyó a mantener una salinidad alta (Pereira-Coutinho *et al.*, 2012; García-Oliva *et al.*, 2019).

En cuanto a la salinidad obtenida, se encontró que la temporalidad climatológica ejerció gran influencia al encontrar que ésta fluctuó menos (5) en nortes que en lluvias (11) (Tabla 1). Esta diferencia de salinidad entre temporadas pudo deberse a la intensidad de lluvias en cada año; ya que en la cuenca del río Grijalva durante 2015, los meses de octubre y noviembre se encontraron por arriba de la normal registrando valores de 135.80 y 174.50 mm, respectivamente, y un valor acumulado de 278.80 mm durante el mes de diciembre de 2015 (estación 27074-Cardenas ubicada a ≈ 12 km al sur del sistema CPM; CICESE, 2020) mientras que el año 2016 presentó una anomalía negativa en la precipitación, recibiendo durante el mes de octubre apenas 49.2 mm de precipitación (CONAGUA, 2020).

Este déficit en la precipitación durante octubre 2016 provocó que la salinidad en el sistema CPM se mantuviera alta (20.92), condición que ya había sido reportada con anterioridad por Reséndez-Medina (1979), pero que no impidió una distribución vertical de la salinidad en la columna de agua correspondiente a la de un estuario directo (Bridgewater, 2007; Cardoso-Mohedano *et al.*, 2020). Sin embargo, sí influyó para que las especies de fitoplancton con mayor afinidad a bajas salinidades no estuvieran y en cambio dominaran dos especies de dinoflagelados (*T. hircus* y *A. monilatum*), tolerantes a condiciones polihalinas y euhalinas.

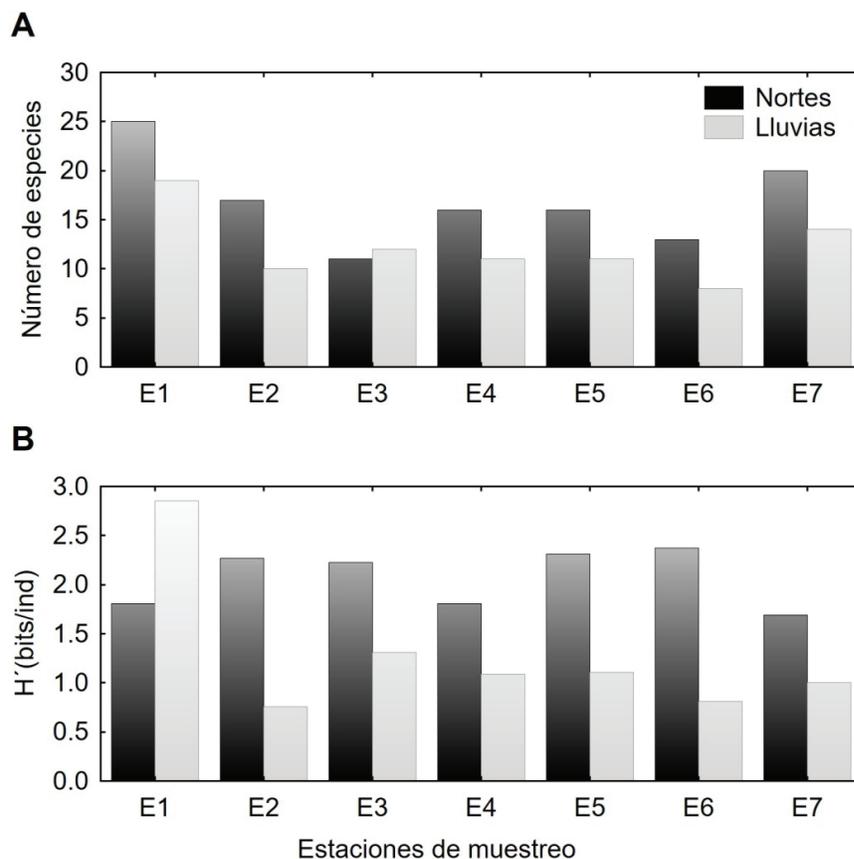


Figura 4. Riqueza de especies (A) e Índice de diversidad de Shannon H' (B) por estación de muestreo en cada temporada climática para CPM.

La salinidad durante la temporada de nortes presentó valores mínimos en E1, estación cercana a la boca del El Carmen y al arroyo Chicozapote (Fig. 1), mientras que los valores máximos de salinidad durante la temporada de lluvias fueron en dicha estación (E1) así como en la E7 ubicada en boca Panteones, siendo en la estación El Carmen ligeramente menor a la de Boca Panteones. Además, se presentó una ligera cuña salina en ambas bocas (Tabla 1). Los valores obtenidos reflejan condiciones mesohalinas y polihalinas, las cuales ya habían sido registradas en 2005 para el sistema (Cruz-Córdova, 2005), además en 2012 una condición mesohalina fue reportada para la laguna El Carmen y una condición euhalina para la laguna La Machona frente a la Boca Panteones (>30) (Carrillo-Alejandro *et al.*, 2012). Por otro lado, en 1977 se registraron condiciones polihalinas (>18) con anomalía negativa en la precipitación (Reséndez-Medina, 1979; CONAGUA, 2016) similar a la presentada durante la temporada de lluvias de este estudio. Esta dilución de la salinidad por la precipitación y escorrentía de agua epicontinental en el sistema CPM no es un fenómeno recientemente descubierto y ha sido ampliamente observado en otros ambientes costeros del Golfo de México (López-Portillo *et al.*, 2017; Morelos-Villegas *et al.*, 2018; Torres *et al.*, 2018).

Referente al pH y el OD, el primero presentó valores significativamente diferentes entre temporadas y dentro de lo reportado para el

sistema (Cruz Córdova, 2005; Instituto Nacional de Pesca, 2018). Los intervalos del pH variaron desde 7.9 a 8.1 en nortes y 7.4 a 8 en lluvias, con valores máximos tanto de superficie como de fondo en Boca Panteones en temporada de lluvias reflejando la influencia del mar en la zona. El OD presentó valores de 6.9 mg L^{-1} a 7.8 mg L^{-1} en nortes y 2.8 mg L^{-1} a 9.7 mg L^{-1} en lluvias (Tabla 1), sin embargo, estas diferencias no fueron significativas para las diferentes temporadas estudiadas (Tabla 2, Fig. 2).

Fitoplancton. Los estudios referentes a la abundancia y diversidad de fitoplancton en las lagunas costeras del sureste mexicano comunicadas con del Golfo de México son escasos y en su mayoría desactualizados (Herrera-Silveira *et al.*, 1998, 2019; Barreiro-Güemes & Aguirre-León, 1999; Barón-Campis *et al.*, 2005; Campos-Campos *et al.*, 2012, 2017; Poot-Delgado *et al.*, 2015; Muciño-Márquez *et al.*, 2014, 2017; Ulloa *et al.*, 2017). La información limitada sobre las comunidades fitoplanctónicas de estos sistemas altamente productivos deja sin resolver el potencial daño que pueden llegar a generar éstas, sobre todo en las actividades pesqueras y ostricultura del área, ante la presencia de especies potencialmente tóxicas y nocivas, así como sus implicaciones en la salud pública por el consumo de producto pesquero contaminado, situación que podría presentarse en los demás ecosistemas de la región. Por lo que el presente estudio es una actualización de

estudios sobre comunidades de fitoplancton para las lagunas costeras de la región y uno de los sistemas lagunares costeros más grandes del sureste mexicano con presión antropogénica por descargas residuales, actividad agrícola, petrolera y forestal que incrementan la vulnerabilidad del socioecosistema.

El fitoplancton del sistema lagunar de CPM estuvo dominado por especies de los grupos taxonómicos Bacillariophyta y Dinoflagellata, lo que resulta similar a lo reportado para otras lagunas costeras del sur del Golfo de México (De la Lanza & Gómez Aguirre, 1999; Campos-Campos, 2012; Poot-Delgado *et al.*, 2015; Salcedo-Garduño *et al.*, 2019) y en menor grado con las del norte del Golfo de México, según lo registrado por Quinlan & Philips. (2007) y Badylak *et al.*, (2007). Esta diferencia entre regiones está marcada especialmente por los florecimientos algales frecuentes de *Karenia brevis* (C. C. Davis) Gert Hansen & Moestrup (Dragovich & Kelly, 1964; Steidinger & Williams, 1970), *Pyrodinium bahamense* L. Plate, *Karlodinium veneficum* (D. Ballantine) J. Larsen y *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex Cleve) Hasle (Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, 2020) que se presentan en dicha región disminuyendo la diversidad fitoplanctónica del área.

El sistema CPM presentó 47 especies exclusivas en temporada de nortes, de éstas 93% fueron diatomeas. Este elevado porcentaje coincide en que es el doble de las especies capturadas en lluvias, siendo 44 para nortes y 21 para lluvias. En contraste, los dinoflagelados fueron más representativos en lluvias (16) que en nortes (3) (Tabla 3), lo cual es entendible dado a que las especies registradas de este grupo son eurihalinas: *Prorocentrum micans* Ehrenberg (salinidades: 10-35) (Mahoney & McLaughlin, 1979), *Triplos hircus* (salinidades: 13-35) (Guerra-Martínez & Lara-Villa, 1996) y *Protoperdinium crassipes* (Kofoid) Balech (de 6-36) (Balech, 1988; Behera *et al.*, 2012); sumado a que es un grupo con poca tolerancia a la turbulencia (Margalef, 1978; Margalef *et al.*, 1979; Estrada & Berdalet, 1998) generada por los vientos de la temporada, aunque existen especies tolerantes a dicho factor (Smayda, 2002).

Por otro lado, las Cyanoprokaryota estuvieron mejor representadas en nortes con 10 especies, mientras que, en lluvias solo se capturaron tres especies de dicho grupo; y las Chlorophyta (3) solamente se presentaron en nortes (Tabla 3). Esto debido a la presencia de mezcla en la columna de agua, ya que de las 14 especies de ambos grupos (Cyanoprokaryota y Chlorophyta), ocho son de hábitos bentónicos y seis son planctónicos (Tabla 3).

La mayor riqueza específica se presentó en las dos bocas de cada laguna y por tanto con mayor influencia marina: Boca de Santa Ana o E1 y Boca Panteones o E7 (Fig. 3). La laguna con más especies fue la laguna el Carmen con 61 especies en total (10 tóxicas), mientras que La Machona presentó 51 especies en total (7 tóxicas). Del total de las especies reportadas para la laguna El Carmen, nueve especies potencialmente tóxicas no habían sido registradas, ya que sólo se había identificado a las especies de *D. caudata*, *P. bahamense*, y organismos de los géneros *Alexandrium*, *Oscillatoria* y *Pseudo-nitzschia* (Campos-Campos *et al.*, 2017). Además, en el presente estudio se registró a la especie *Triplos furca* (Ehrenbeg) F. Gómez, reportada por Campos-Campos *et al.* (2017) como potencialmente nociva, aunque la fotografía publicada por estos autores en realidad corresponde a *T. hircus*.

Con relación a las abundancias relativas de las especies, ocho presentaron las abundancias relativas mayores; seis para la temporada de nortes y dos para la de lluvias. Para la temporada de nortes las dominantes fueron del grupo de las Cyanoprokaryota y Bacillariophyta. *Limnospira fusiformis* (45.3%) y *Dolichospermum smithii* (40.6%) fueron las dominantes para E1, *Gyrosigma balticum* para E2 (40.3) y E5 (41%), y *Coscinodiscus* sp. para E3 (36.6%), *Thalassiosira eccentrica* para E4, y *Phormidium* sp. para E6 y E7; mientras que para la de lluvias lo fueron del grupo Dinoflagellata: *T. hircus* para E1 (31.6%), E2 (88.6%), E3 (79%) y E4 (80.6%) y *Alexandrium monilatum* para E5 (82.5%), E6 (87.6%) y E7 (81.3), lo que refuerza la hipótesis de que el comportamiento de los principales grupos taxonómicos fitoplanctónicos se corresponde con las variables ambientales.

Como es de esperarse, la dominancia presentada de las especies se vio reflejada en el índice de diversidad de Shannon calculada en cada temporada y en cada sitio, ya que los valores mayores se presentaron en su mayoría en la temporada de nortes (desde 1.69 bits/ind hasta 2.27 bits/inds) a pesar de que el valor máximo de dicho índice se presentó en lluvias (2.85 bits/ind) (Fig. 4). La baja diversidad calculada en lluvias y la abundancia elevada de *T. hircus* y *A. monilatum* consideradas potencialmente nocivas por su capacidad de producir FANs, hace pensar la posibilidad de haber existido Florecimientos en el momento de recolecta, uno de *T. hircus* cuya extensión incluyó tres estaciones (E2, E3 y E4) y otro de *A. monilatum* que también incluyó tres estaciones (E5, E6 y E7) donde dominaron con abundancias $\geq 79\%$ (Tabla 4). Ambas especies reportadas en altas densidades para el sur del Golfo de México (Guerra-Martínez & Lara-Villa, 1996; Poot-Delgado *et al.*,

Tabla 4. Índice de diversidad de Shannon H(Log2) por grupo taxonómico en cada estación de muestreo y temporada climática para CPM.

Estaciones	Diciembre 2015			Octubre 2016		
	Diatomeas	Dinoflagelados	Cianobacterias	Diatomeas	Dinoflagelados	Cianobacterias
E1	2.52	0	0.99	1.86	1.49	0
E2	2.08	0	0	0	0.72	0
E3	2.18	0	0	1.09	0.97	0
E4	1.44	0	0	0.76	0.32	0
E5	1.98	0	0	1.92	0.57	0
E6	2.57	0	0	0.95	0.62	0
E7	2.44	0	0	1.68	0.61	0

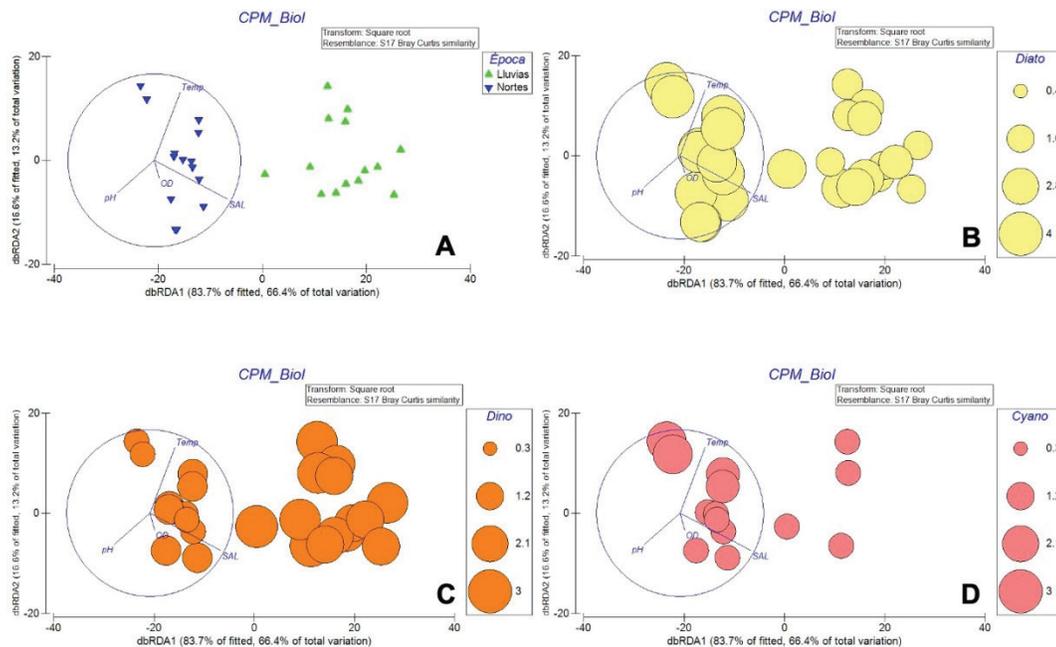


Figura 5. Análisis de redundancia dbRDA sobre la riqueza específica del fitoplancton y las variables físico químicas en el sistema CPM. Las imágenes son originales de este trabajo y sus autores.

2015). Sin embargo, las muestras de red no se encuentran consideradas dentro de los métodos para la detección de FAN (Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 2010).

T. hircus es una especie que se ha encontrado en abundancias altas (14 640 Cél L⁻¹) con abundancias relativas desde 6 hasta 97% en laguna Sontecomapan en el sur del Golfo de México (Guerra-Martínez & Lara-Villa, 1996). Debido a que en el pasado fue considerada una variedad de *T. furca* y a que en pocas ocasiones se reportaron las variedades es que pudiera ser que algunos florecimientos registrados de esta especie en la región se tratasen de *T. hircus*, incluido el florecimiento de *T. furca* para El Carmen mencionado por Mier-Terán *et al.*, (2006). Por otro lado, *A. monilatum* es potencialmente tóxica y nociva por su capacidad de formar FANs y producir toxinas hemolisinas con propiedades neuroactivas (Landsberg, 2002; Juhl, 2005). La gonyautoxina, es producida por dicha especie y es muy dañina para peces (Anderson *et al.*, 2012).

Las especies potencialmente tóxicas presentes en el sistema, en su conjunto, pueden producir las toxinas: hemolisina, ácido okadaico (*D. caudata*), anatoxina (*D. smithii*, *L. fusiformis*, *P. rubescens*), azaspirácidos (*P. crassipes*, hospedero), cilindropermopsina, dinophysistoxina (*D. caudata*), microcystina (*L. fusiformis*, *O. princeps*, *O. limosa*, *P. rubescens*, *S. aphanizomenoides* y los géneros *Dolichospermum* y *Phormidium*), pectenotixina (*D. caudata*), saxitoxina (*P. bahamense*, géneros *Dolichospermum* y *Phormidium*) y yesotoxina (*G. spinifera*) (Taylor *et al.*, 1995; World Health Organization, 1999; Dortch, 2002; Landsberg, 2002; Rodhes *et al.*, 2006; Moestrup *et al.*, 2009; Reguera *et al.*, 2014; Cirés & Ballot, 2016; Li *et al.*, 2016). Hasta el momento solo se ha

reportado la presencia de saxitoxina en tejido recolectado de bancos de ostión de El Carmen, aunque en cantidad inferior al límite máximo permisible en molusco (Mier-Terán *et al.*, 2006). Por lo que se considera imprescindible que la Comisión Federal para la Protección contra Riesgos Sanitarios (COFEPRIS) continúe el monitoreo de las especies y sus toxinas para alertar a la población (conformada por 2380 habitantes, aproximadamente) de posibles daños a su salud o afectación a las actividades productivas y por tanto a su economía ante la posible generación de FANs.

Entre las diez especies reportadas por primera vez para el área (Fig. 6) se encuentra *A. monilatum* la cual no se descarta su presencia en CPM con anterioridad debido al reporte de *Alexandrium* sp. por Campos-Campos *et al.*, (2017). Otro nuevo registro para el sistema lagunar es el dinoflagelado *Prorocentrum scutellum* B. Schröder. La morfología de esta especie presenta semejanza a la de *Prorocentrum micans* Ehrenberg. Lo que hace posible que se encontrara en el sistema lagunar desde tiempo atrás pero no había sido reportada, muy posiblemente, por confundirla con *P. micans*. *P. scutellum* es considerada una especie marina aunque en este estudio se presentó en condiciones mesohalinas (15.36-17 ups) y polihalinas (18-24.69), desde la laguna El Carmen hasta laguna La Machona. Otros autores ya la han reportado en condiciones de baja salinidad en lagunas costeras mediterráneas de España (Comín *et al.*, 1991), Egipto (Touliabah *et al.*, 2002), Turquía y Grecia (Roselli *et al.*, 2013), considerándola una especie estuarina.

Las características ecológicas de estas especies son relativamente diferentes, mientras que *T. hircus* es una especie de amplio rango de

tolerancia a la temperatura y salinidad, *A. monilatum* tiene, al parecer, un intervalo de tolerancia más estrecho pues se le ha registrado en temperaturas de 25 a 28°C y salinidades de 20 a 35 (Calvo *et al.*, 2005; Juhl, 2005; Virginia Institute of Marine Science, 2020), con inhibición de crecimiento a partir de salinidades de 15 (Juhl, 2005). Por lo que las salinidades presentadas en Carmen Centro (E2) de 18 y Carmen Pajonal (E3) de 15.36 y 15.33 (Fig. 4) podrían ser el motivo de la ausencia de *A. monilatum* en dichas estaciones.

Dada la presencia de dos especies fitoplanctónicas dominantes por arriba del 80 % de abundancia relativa y la baja concentración de oxígeno disuelto en agua, se considera que ambas variables podrían tener relación. Lo que representa una alerta para el sistema y servicios ecosistémicos que el sistema ofrece a su población. Ésta podría significar pérdidas económicas importantes por la afectación a las actividades productivas (e.g. pesca, ostricultura y turismo) que ahí se desarrollan, así como afectaciones en su salud por la posible producción de toxinas por parte de las especies potencialmente tóxicas reportadas en la zona.

El análisis dbRDA reveló que en el sistema CPM la composición del fitoplancton estuvo mayormente influida por la temperatura del agua y la salinidad tanto en la temporada de nortes como en la temporada de lluvias (Fig. 5 A). Sin embargo, fue la salinidad la variable con mayor efecto sobre las células fitoplanctónicas pese a la dilución del

agua como consecuencia de las escorrentías epicontinentales, ya que las especies dominantes fueron de hábitos marinos. Es posible que la turbulencia generada por las descargas de agua dulce y la entrada de agua marina al sistema estuarino hayan generado, en conjunto, las condiciones necesarias que favorecieron la diversidad y la abundancia de diatomeas (Fig. 5B) sobre todo durante la temporada de nortes asociada a los vientos máximos (Jáuregui-Ostos, 1975).

De manera similar, los dinoflagelados también estuvieron influenciados por la fluctuación de la salinidad (Fig. 5C) pero con mayor diversidad en la temporada de lluvias. Estos son organismos que suelen proliferar en aguas estratificadas debido a sus condiciones morfológicas (Wyatt, 2013) y es posible que el debilitamiento del viento durante esta temporada haya favorecido el crecimiento de éstos. Finalmente, las cianobacterias fueron un grupo poco diverso y con bajas abundancias en este estudio (Fig. 5D), reveló que también fueron más representativas en la temporada de lluvias, evidenciando la presencia de agua de origen meramente continental en la zona. Es posible que la baja abundancia y diversidad de este grupo se haya visto afectada no sólo por el desplazamiento del agua por incremento del caudal y subsecuente transportación de los organismos, sino también, por la poca tolerancia de éstos frente a los cambios de la salinidad.

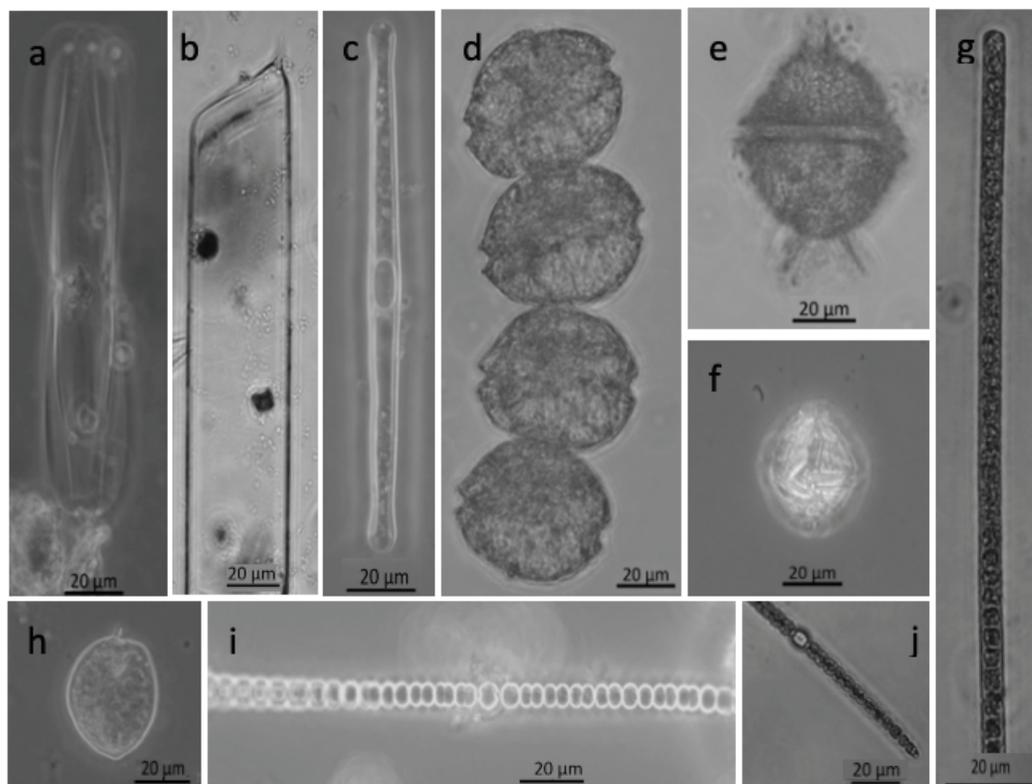


Figura 6. Nuevos registros para Carmen Pajonal Machona, a) *Plagiotropis arizonica*, b) *Rhizosolenia imbricata*, c) *Grammatophora marina*, d) *Alexandrium monilatum*, e) *Gonyaulax diegensis*, f) *G. turbynei*, g) *Planktothrix rubescens*, h) *Prorocentrum scutellum*, i) *Dolichospermum smithii*, j) *Sphaerospermopsis aphanizomenoides*. Las imágenes son de autoría propia.

En resumen, la temperatura del agua y la variación de la salinidad definieron la composición del fitoplancton, mientras que, el pH no tuvo ningún efecto sobre los organismos. Con respecto a la variación en la concentración de oxígeno disuelto y su débil relación con los tres grupos de productores primarios, sugiere que ésta proviene del movimiento intrínseco del agua (turbulencia) y no exclusivamente del fitoplancton.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio contó con el financiamiento del Laboratorio Nacional de Resiliencia Costera a través de los proyectos CONACYT 252354, 271544y 293354. Agradecemos a Pavel Popoca Cruz por la realización del mapa.

REFERENCIAS

- ÁLVAREZ-GÓNGORA, C. C., MA. DE LOS A. LICEAGA-CORREA & J. A. HERRERA-SILVEIRA. 2012. Variaciones estacionales de la estructura comunitarias del fitoplancton en zonas de descarga de agua subterránea en la costa norte de la Península de Yucatán. *Revista de Biología Tropical* 60 (1): 157-172.
- ANDERSON M.J., R.N. GORLEY & K.R. CLARKE. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E: Plymouth, UK.
- ANDERSON, D. M., T. J. ALPERMANN, A. D. CEMBELLA, Y. COLLOS, E. MASSERET & M. MONTRESOR. 2012. The globally distributed genus *Alexandrium*: multifaceted roles in marine ecosystems and impacts on human health. *Harmful Algae* 14: 10-35. DOI: 10.1016/j.hal.2011.10.012
- ANTOLÍ, V. F. & A. GARCÍA-CUBAS. 1985. Sistemática y ecología de moluscos en las lagunas costeras Carmen y Machona, Tabasco, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 12: 145-198.
- BALECH, E. 1988. *Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental*. Publicación Especial del Instituto de Oceanografía de España, Madrid. 310 p.
- BADYLAK, S., E. J. PHILIPS, P. BAKER, J. FAJANS & R. BOLER. 2007. Distributions of phytoplankton in Tampa Bay estuary, U.S.A. 2002.2003. *Bulletin of Marine Science* 80(2): 295-317.
- BARÓN-CAMPIS, S. A., D. U. HERNÁNDEZ-BECERRIL, N. O. JUÁREZ-RUIZ & C. RAMÍREZ-CAMARENA. 2005. Marea roja producida por el dinoflagelado *Peridinium quinquecorne* en Veracruz, México (oct-nov, 2002): morfología del agente causal. *Hidrobiológica* 15 (1): 73-78.
- BARREIRO-GÜEMES, M. T. & A. AGUIRRE-LEÓN. 1999. Distribución espacio-temporal de la biomasa fitoplanctónica en el sistema lagunar Pom-Atasta, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* 47 (1): 27-35.
- BEHERA, M. D., M. BASU & M. PAL. 2012. Floral and faunal Diversity in lower Ganga. Report Code: 027_GBP_IIT_ENB_DAT_04_Ver_Jun 2012. Indian Institutes of Technology. 48 p.
- BELLO, J., M. CERVANTES, L. GÓMEZ, V. MAGAÑA, B. GRAIZBORD & P. H. RODRÍGUEZ. 2009. Sitio piloto sistema lagunar Carmen-Pajonal-Machona. In: Friedman, J. B. (ed.). *Adaptación a los Impactos del Cambio Climático en los Humedales Costeros del Golfo de México*. Vol. 2. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D. F. pp. 480-502.
- BRIDGEWATER, P. 2007. *Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México*. Instituto Nacional de Ecología. 293 p.
- CALVO, E., F. VÍQUEZ & A. GARCÍA. 2005. *Alexandrium monilatum* (Howell) Balech Bloom in the Gulf of Nicoya, Puntarenas. *Harmful Algae News* 29: 1-2.
- CALVO-TRUJILLO, A., K. RINCONES-REYES, J. R. DÍAZ-RAMOS, B. MÁRQUEZ-GARCÍA, S. SUBERO-PINO, E. ELISTA-RAMÍREZ & L. TROCCOLI-GHINAGLIA. 2018. Spatial and temporal phytoplankton distribution in the Gulf of Cariaco, Sucre state, Venezuela, February 2014-January 2015. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR* 4 (2): 63-82.
- CAMPOS-CAMPOS, B., T. N. CUSTODIO-OSORIO, C. TORRES-SAURET, MA. RIVAS-ACUÑA & L. CRUZ-ROSADO. 2012. Registro preliminar de la composición fitoplanctónica de la Laguna Mecoacán, Paraíso, Tabasco, México. *Kuxulkab'* 34: 65-72.
- CAMPOS-CAMPOS, B., M. C. CORTÉS-LARA & M. G. RIVAS-ACUÑA. 2017. Microalgas planctónicas en la laguna costera "El Carmen", Cárdenas, Tabasco, México. *Kuxulkab'* 23: 29-40. DOI:10.19136/kuxulkab.a23n46.2556
- CARDOSO-MOHEDANO, J. G., J. C. CANALES-DELGADILLO, M. L. MACHAIN-CASTILLO, J. G. HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, J. A. SANCHEZ-CABEZA, A. C. RUIZ-FERNÁNDEZ, R. ALONSO-RODRÍGUEZ, M. A. GÓMEZ-PONCE, K. ESQUEDA-LARA, M. MERINO-IBARRA, D. U. HERNÁNDEZ-BECERRIL & R. GELABERT-FERNÁNDEZ. 2020. Absence of hypoxia events in the adjacent coastal waters of Grijalva- Usumacinta river, Southern Gulf of Mexico. *Marine Pollution Bulletin* 156: 111174.
- CARRILLO-ALEJANDRO, P. C., M. R. QUIROGA, A. CASTAÑEDA, E. WAKIDA, R. M. MÁRQUEZ, F. R. LORÁN-NÚÑEZ, J. J. MARTÍNEZ, F. VILLANUEVA, E. LANGO, I. ROMERO, G. GALAVÍZ, GALINDO & V. ZÁRATE. 2012. *Plan de manejo pesquero del sistema lagunar Carmen-Pajonal-Cachona, Tabasco*. 408 p.
- CICESE (CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA). 2020. *Datos climáticos diarios del CLICOM del SMN a través de su plataforma web del CICESE*. Disponible en línea en: <http://clicom-mex.cicese.mx> (consultado el 11 octubre 2020).
- CIRÉS, S. & A. BALLOT. 2016. A review of the phylogeny, ecology and toxin production of bloom-forming *Aphanizomenon* spp. and related species within the Nostocales (cyanobacteria). *Harmful Algae* 54: 21-43.
- CLARKE, K. R. & R. N. GORLEY. 2006. *PRIMER v6: User Manual Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- COMÍN, F. A., M. MENÉNDEZ & M. MARTÍN. 1991. The chemical and biological characteristics of eutrophic coastal lagoons. In: Giussani, G., van Liere, L. & B. Moss (eds.). *Ecosystem research in freshwater environment recovery. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* 48: 9-22.
- CONAGUA (COMISIÓN NACIONAL DEL AGUA). 2016. *Reporte del clima en México 2016*. Reporte anual. 30 p.
- CONAGUA (COMISIÓN NACIONAL DEL AGUA). 2020. *Normales climatológicas por Estado*. Disponible en línea en: <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=tab> (consultado el 20 octubre 2020).

- CRUZ-CÓRDOVA, M. A. 2005. Estructura y distribución de los bivalvos de las lagunas Carmen-Pajonal-Machona, Cárdenas, Tabasco, México. Tesis de licenciatura en Biología, UJAT. Tabasco, México. 60 p.
- CUPP, E. E. 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 5(1): 1-238.
- DE LA LANZA, G. & S. GÓMEZ-AGUIRRE. 1999. Físicoquímica del agua y cosecha de fitoplancton en una laguna costera tropical. *Ciencia ergo* 6(2): 147-153.
- DORTCH, Q. 2002. Harmful algal blooms. *In: Wiley & Sons (eds.). Encyclopedia of life sciences*. Columbia University Press, pp. 1-10.
- DRAGOVICH, A. & J. A. KELLY. 1964. Preliminary observations on phytoplankton and hydrology in Tampa Bay and the immediate offshore waters. *In: Dragovich, A. & J. A. Kelly (eds.). A collection of data in reference to a red tide outbreak during 1963*. Florida Marine Research Institute Microfilm. St. Petersburg, Florida. pp. 4-22.
- ESQUEDA-LARA, K. & D. U. HERNÁNDEZ-BECERRIL. 2010. *Dinoflagelados microplanctónicos marinos del Pacífico central de México (Isla Isabel, Nayarit y costas de Jalisco y Colima)*. Universidad Nacional Autónoma de México. 206 p.
- ESTRADA, M. & E. BERDALET. 1998. Effects of turbulence on phytoplankton. *In: Anderson, D. M., A. D. Cembella & G. M. Hallegraeff (eds.). Physiological ecology of harmful algal blooms*. Springer Berlin, pp. 601-618.
- FINKEL, Z. V., J. BEARDALL, K. J. FLYNN, A. QUIGG, T. A. V. REES & J. A. RAVEN. 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* 32 (1):119-137.
- FLORES-COTO, C., J. A. BECERRIL-MARTÍNEZ, F. ZAVALA-GARCÍA, A. GRACIA & J. S. BURKE. 2010. Shrimp postlarvae immigration during the high current velocity period of the flood tide in the Southern Gulf of Mexico. *Hidrobiológica* 20 (1): 1-12.
- FLORIDA FISH & WILDLIFE CONSERVATION COMMISSION, FISH & WILDLIFE RESEARCH INSTITUTE. 2020. Ecosystem Assessment and restoration section: Harmful Algal Bloom and plankton dynamics sub-section. Esri, HERE NPS. Available online at: <https://myfwc.com/research/redtide/research/current/>
- FRYXELL, G. A. & G. R. HASLE. 2003. Taxonomy of harmful diatoms. *In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson & A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae*. UNESCO, pp. 465-510.
- GARCÍA-OLIVA, M., C. MARCOS, G. UMGIESSER, W. MCKIVER, M. GHEZZO, F. DE PASCALIS & A. PÉREZ-RUFAZA. 2019. Modelling the impact of dredging inlets on the salinity and temperature regimes in coastal lagoons. *Ocean and Coastal Management* 180 (1): 104913.
- GUERRA-MARTÍNEZ, S. L. & M. A. LARA-VILLA. 1996. "Florecimiento" de *Ceratium furca* (Peridinales: Ceratiaceae) en un ambiente salobre: Laguna de Sontecomapan, México. *Revista de Biología Tropical* 44(1): 23-30.
- GUTIÉRREZ-ESTRADA, M. & A. GALAVIZ-SOLÍS. 1993. Morfología y sedimentos recientes de las lagunas El Carmen, Pajonal y La Machona, Tabasco, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 10: 249-268.
- HERRERA-SILVEIRA, J. A., J. RAMÍREZ & A. J. ZALDIVAR. 1998. Overview and characterization of the hydrology and primary producer communities of selected coastal lagoons of Yucatán, México. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1: 352-372.
- HERRERA-SILVEIRA, J.A. & S.M. MORALES-OJEDA. 2010. Subtropical Karstic Coastal Lagoon Assessment, Southeast Mexico. The Yucatan Peninsula Case. *In: Kennish, M. J. & H. W. Paerl (eds.). Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*. CRC Press, pp. 309-336.
- HERRERA-SILVEIRA, J.A., A. L. LARA-DOMÍNGUEZ, J. W. DAY, A. YÁÑEZ-ARANCIBIA, S. MORALES-OJEDA, C. T. HERNÁNDEZ & G. PAUL-KEMP. 2019. Ecosystem functioning and sustainable management in coastal systems with high freshwater input in the southern Gulf of Mexico and Yucatan Peninsula. *In: Wolansky, E., J.W. Day, M. Elliot & R. Ramachandra (eds.). Coasts and estuaries: the future*. Elsevier, Amsterdam, pp. 377-397. DOI:10.1016/b978-0-12-814003-1.00022-8
- INAPESCA (INSTITUTO NACIONAL DE PESCA). 2018. *Acuicultura Sistema lagunar Caren-Pajonal-Machona, vocación y potencial acuícola*. Gobierno de México, Tabasco. Abril 5. Disponible en línea en: <https://www.gob.mx/inapesca/es/acciones-y-programas/acuicultura-sistema-lagunar-carmen-pajonal-machona?tab=> (consultado el 15 octubre 2020).
- INTERGOVERNMENTAL OCEANOGRAPHIC COMMISSION OF UNESCO. 2010. Karlson, B., Cusack, C. & E. Bresnan (eds.). *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis*. Paris, UNESCO (IOC Manuals and Guides, no 55). 110 p.
- JAUREGUI-OSTOS, E. 1975. Los sistemas de tiempo en el Golfo de México y su vecindad. *Investigaciones geográficas* 6: 7-36. También disponible en la página web: de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-46111975000100001&lng=es&tng=es.)
- JUHL, A. R. 2005. Growth rates and elemental composition of *Alexandrium monilatum*, a red-tide dinoflagellate. *Harmful Algae* 4: 287-295.
- KOMÁREK, J. & K. ANAGNOSTIDIS. 1999. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. *In: Ettl, H., G. Gärtner, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1, Gustav Fischer, Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm*. 548 p.
- KOMÁREK, J. & K. ANAGNOSTIDIS. 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil/ 2nd Part: Oscillatoriales. *In: Büdel B., L. Krienitz, G. Gärtner & M. Schagerl (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2, Elsevier/Spektrum, Heidelberg*. 759 p.
- KUMAR, M., T. BOSKI, F. J. GONZÁLEZ-VILA, N. T. JIMÉNEZ-MORILLO & J. A. GONZÁLEZ-PÉREZ. 2020. Characteristics of organic matter sources from Guadiana estuary salt marsh sediments (SW Iberian Peninsula). *Continental Shelf Research* 192: 104076.
- LANDSBERG, J. H. 2002. The effects of Harmful Algal Blooms on aquatic organisms. *Reviews in Fisheries Science* 10(2): 113-390.
- LI, X., T. W. DREHER & R. LI. 2016. An overview of diversity, occurrence, genetics and toxin production of bloom-forming *Dolichospermum* (Anabaena) species. *Harmful Algae* 54: 54-68.
- LITCHMAN, E., K. F. EDWARDS, C. A. KLAUSMEIER & M. K. THOMAS. 2012. Phytoplankton niches, traits and eco-evolutionary responses to global environmental change. *Marine Ecology Progress Series* 470: 235-248.

- LLORET, J., A. MARÍN & L. MARÍN-GUIRAO. 2008. Is coastal lagoon eutrophication likely to be aggravated by global climate change? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 403- 412. DOI:10.1016/j.ecss.2008.01.003
- LONGHURST, A. 1981. *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press, London. 741 p.
- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, E. S., F. MALDONADO-MARES & A. SÁNCHEZ-MUNGUÍA. 1997. *Diagnóstico y evaluación del impacto ambiental en comunidades bióticas de los sistemas lagunares costeros Mecoacán y Carmen-Pajonal-Machona*. Universidad Autónoma de Tabasco. 71 p.
- LÓPEZ-PORTILLO, J., A. L. LARA-DOMÍNGUEZ, G. VÁZQUEZ & J. A. AKÉ-CASTILLO. 2017. Water quality and mangrove-derived tannins in four coastal lagoons from the Gulf of Mexico with variable hydrologic dynamics. *Journal of Coastal Research* 77: 28.38. DOI:10.2112./SI77-004.1
- MAHONEY, J. B. & J. J. A. McLAUGHLIN. 1979. Salinity influence on the ecology of phytoflagellate blooms in lower New York Bay and adjacent waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 37: 213-223. DOI:10.1016/0022-0981(79)90061-3
- MARGALEF, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environmental. *Oceanologica Acta* 1 (4): 493-509.
- MARGALEF, R., M. ESTRADA & D. BLASCO. 1979. Functional morphology of organism involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. In: Taylor, D. L. & H. H. Sliker (eds.). *Toxic dinoflagellate blooms*. Elsevier/North-Holland, New York, pp. 89-94.
- MIER-REYES, R. C., A. J. SÁNCHEZ, R. FLORIDO, A. GRANADOS-BERBER, C. ALVARADO, L. A. SOTO & J. L. RAMOS. 1997. Variación temporal de *Penaeus (Farfantepenaeus) duorarum* Burkenroad (Crustacea: Decapoda) en vegetación acuática estuarina. *Universidad y Ciencia* 13 (2): 16-31.
- MIER-TERÁN, S. J., G. V. CASTRO, N. H. F. MAYOR & J. A. BRITO. 2006. Florecimientos algales en Tabasco. *Salud en Tabasco* 12 (1): 414-422.
- MOESTRUP, Ø., R. AKSELMANN, S. FRAGA, M. HOPPENRATH, M. IWATAKI, J. KOMÁREK, J. LARSEN, N. LUNDHOLM & A. ZINGONE. 2009. IOC-UNESCO Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. Available online at: <http://www.marinespecies.org/hab> (Consultado el 19 noviembre 2018)
- MORELOS-VILLEGAS, A., A. R. CONDAL & P. L. ARDISSON. 2018. Spatial heterogeneity and seasonal structure of physical factors and benthic species in a tropical coastal lagoon, Celestun, Yucatan Peninsula. *Regional Studies in Marine Science* 22: 136-146. DOI:10.1016/j.rsma.2018.06.008
- MUCIÑO-MÁRQUEZ, R. E., M. G. FIGUEROA-TORRES & A. AGUIRRE-LEÓN. 2014. Composición fitoplanctónica en los sistemas fluvio-lagunares Pom-Atasta y Palizada del Este, adyacentes a la Laguna de Términos Campeche, México. *Acta Biológica Colombiana* 9 (1): 63-84.
- MUCIÑO-MÁRQUEZ, R., A. AGUIRRE-LEÓN & M. G. FIGUEROA-TORRES. 2017. Evaluación del estado trófico en los sistemas fluvio-lagunares Pom-Atasta y Palizada del Este, Campeche, México. *Hidrobiológica* 27 (3): 281-291.
- MUYLAERT, K., K. SABBE & W. VYERMAN. 2009. Changes in phytoplankton diversity and community composition along the salinity gradient of the Schelde estuary Belgium/The Netherlands. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 82: 335- 340. DOI:10.1016/j.ecss.2009.01.024
- PEREIRA-COUTINHO, M. T., A. C. BRITO, P. PEREIRA, A. S. GONALVES & M. T. MOITA. 2012. A phytoplankton tool for water quality assessment in semi-enclosed coastal lagoons: Open vs closed regimes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 110 (10): 134-146.
- POOT-DELGADO, C., Y. B. OKOLODKOV, J. A. AKÉ-CASTILLO & J. RENDÓN-VON OSTEN. 2015. Annual cycle of phytoplankton with emphasis on potentially harmful species in oyster beds of Términos Lagoon, southeastern Gulf of Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 50 (3): 465-477.
- QUINLAN, E. L. & E. J. PHILIPS. 2007. Phytoplankton assemblages across the marine to low salinity transition zone in a blackwater dominated estuary. *Journal of Plankton Research* 29: 401-416. DOI:10.1093/PLANKT/FBM024
- RAMPI, L. & M. BERNHARD. 1980. *Chiave per la determinazione delle peridinee pelagiche mediterranee*. Comitato Nazionale Energia Nucleare. 193 p.
- REGUERA, B., P. RIOBO, F. FRODRÍGUEZ, P. A. DÍAZ, G. PIZARRO, B. PAZ, J. FRANCO & J. BLANCO. 2014. *Dinophysis* toxins: causative organisms, distribution and fate in shellfish. *Marine Drugs* 12: 394-461.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A. 1979. Hidrología de un sistema de lagunas costeras del sur del Golfo de México, en un periodo comprendido entre 1977/1978. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 29: 337-342. DOI:10.1590/S0373-55241980000200067
- REYES-RAMÍREZ, H., R. FLORIDO, N. ÁLVAREZ-PLIEGO, A. J. SÁNCHEZ & M. Á. SALCEDO. 2017. Hábitos alimenticios de *Cathorops* aguadulce (Siluriformes: Ariidae) en un ecosistema estuarino al sur del Golfo de México. *Hidrobiológica* 27 (2): 163-173.
- RHODES, L., P. McNABB, M. DE SALAS, L. BRIGGS, V. BEUZENBERG & M. GLADSTONE. 2006. Yessotoxin production by *Gonyaulax spinifera*. *Harmful Algae* 5:148-155.
- ROSAS-VALDEZ, A. M., L. A. AYALA-PÉREZ, M. G. FIGUEROA-TORRES & I. E. ROLDÁN-ARAGÓN. 2019. Seagrass and fish in Los Petenes Biosphere Reserve, Campeche, Mexico: spatial and temporal biomass patterns. *Thalassas* 35: 577-586.
- ROSELLI, L., E. STANCA, A. LUDOVISI, G. DURANTE, J. S. D. SOUZA, M. DURAL, T. ALP, S. BULENT, V. GJONI, S. GHINIS & A. BASSET. 2013. Multi-scale biodiversity patterns in phytoplankton from coastal lagoons: the Eastern Mediterranean. *Transitional Waters Bulletin* 2: 202- 219. DOI:10.1285/i1825229Xv7n2p202
- SALGADO-UGARTE, I. H., J. L. GÓMEZ-MÁRQUEZ & B. PEÑA-MENDOZA. 2005. Métodos actualizados para Análisis de Datos Biológico-Pesqueros. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza y DGAPA, UNAM, México. 240 p.
- SALAS-PÉREZ, J. J. & C. GONZÁLES-GÁNDARA. 2016. Temporal and spatial fluctuations of sea surface temperature and chlorophyll a levels due to atmospheric forcing in a tropical coastal lagoon. *Ciencias Marinas* 42(1): 49-65.
- SALCEDO-GARDUÑO, M. G., M. R. CASTAÑEDA-CHÁVEZ, F. LANGO-REYNOSO, C. A. SOSA-VILLALOBOS, C. LANDEROS-SÁNCHEZ & I. GALAVIZ-VILLA. 2019. Influence of physicochemical parameters on phytoplankton distribution in the lagoon system of Mandinga, Mexico. *Revista Bio Ciencias* 6: e427.

- SIVONE, K. & G. JONES. 1999. Cyanobacterial toxins. In: Chrus, J. & J. Bartram (eds.). *Toxic Cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. E & FN Spon, London. pp. 41-111.
- SMAYDA, T. J. 2002. Turbulence, watermass stratification and harmful algal blooms: an alternative view and frontal zones as "pelagic seed banks". *Harmful Algae* 1: 95-112.
- STEIDINGER, K. & J. WILLIAMS. 1970. Dinoflagellates: Memoirs on the hour-glass cruises FI. Dept of Natural Resources Marine Research laboratory Vol. 2. 251 p.
- TAYLOR, F. J. R., Y. FUKUYO & J. LARSEN. 1995. Taxonomy of harmful dinoflagellates. In: Hallegraff, G. M., D. M. Anderson & A. D. Cembella (eds.). *Manual on Harmful Marine Microalgae*, IOC Manuals and Guides, UNESCO, Paris. pp. 283-317.
- TEPETLAN, S. P. V. & D. ALDANA-ARANDA. 2008. Macrofauna bentónica asociada a bancos ostrícolas en las lagunas costeras Carmen, Machona y Mecoacán, Tabasco, México. *Revista Biología Tropical* 56(1):127-137.
- TIBCO SOFTWARE INC. 2017. Statistica (data analysis software system), version 13. <http://statistica.io>.
- TOMAS, C. R. 1997. *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press. San Diego. 858 p.
- TORRES, J. R., E. BARBA & F. J. CHOIX. 2018. Mangrove productivity and phenology in relation to hydroperiod and physical-chemistry properties of water and sediment in biosphere reserve, Centla wetland, Mexico. *Tropical Conservation Science* 11: 1-14. DOI:10.1177/1940082918805188
- TOULIABAH, H., H. M. SAFIK, M. M. GAB-ALLAH & W. D. TAYLOR. 2002. Phytoplankton and some abiotic features of El-Bardawil Lake, Sinai, Egypt. *African Journal of Aquatic Science* 27: 97-105. DOI:10.2989/16085914.2002.9626581
- TROCCOLI-GHINAGLIA, L., J. HERRERA-SILVEIRA & F. A. COMÍN. 2004. Structural variations of phytoplankton in the coastal seas of Yucatan, Mexico. *Hydrobiologia* 519: 85-102.
- ULLOA, M. J., P. ÁLVAREZ-TORRES, K. P. HORAK-ROMO & R. ORTEGA-IZAGUIRRE. 2017. Harmful algal blooms and eutrophication along the Mexican coast of the Gulf of Mexico large marine ecosystem. *Environmental Development* 22: 120-128. DOI:10.1016/j.envdev.2016.10.007
- VAN MEERSSCHE, E., D. I. GREENFIELD & J. L. PINCKNEY. 2018. Coastal eutrophication and freshening: Impacts on *Pseudo-nitzschia* abundance and domoic acid allelopathy. *Estuarine, coastal and shelf science* 209: 70-79.
- VARONA-CORDERO, F., F. J. GUTIÉRREZ-MENDIETA, A. Z. MÁRQUEZ-GARCÍA, A. BOLONGARO CREVENNA-RECÁSENS & V. TORRES-RODRÍGUEZ. 2014. Variación espacio-temporal de las características físico-químicas y nutrientes en la región marino-costera ubicada entre los ríos San Pedro y San Pablo y Champotón, Campeche. In: Botello, A.V., J. Rendón von Osten, J. A. Benítez & G. Gold-Bouchot (eds.). *Golfo de México. Contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias*. UAC, UNAM-ICMyL, CINVESTAV-Unidad Mérida. pp. 839-866.
- VIRGINIA INSTITUTE OF MARINE SCIENCE. 2020. *Alexandrium monilatum*. Available online at: <https://www.vims.edu/bayinfo/habs/guide/alexandrium.php> (Consultado el 08 junio 2020).
- WHO (WORLD HEALTH ORGANIZATION). 1999. Toxin Cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management. E y FN Spon. London. 400 p.
- WYATT, T. 2013. Margalef's mandala and phytoplankton bloom strategies. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 101: 32-49. DOI:10.1016/j.dsr2.2012.12.006
- ZAR, J. H. 1997. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, N. Jersey. 718 p.