



UNIVERSIDAD DEL MAR

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

TEMPORALIDAD Y ESPACIALIDAD PARA LAS PROLIFERACIONES DEL
COCOLITOFÓRIDO *Emiliana huxleyi* EN EL GOLFO DE TEHUANTEPEC

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA
OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS: ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA

Biol. Mar. Cotsikayala Pacheco-Ramírez

DIRECTOR

Dr. Pedro Cervantes-Hernández

CO-DIRECTORA

Dra. M. Auxilio Esparza-Álvarez †

Puerto Ángel, Oaxaca, México

Abril, 2021

Contenido

Índice de Tablas	I
Índice de Figuras	I
Dedicatoria	III
Agradecimiento	IV
Resumen	V
1. Introducción	1
2. Antecedentes	6
2.1 <i>E. huxleyi</i>	6
2.2 Cocolitofóridos.....	8
2.3 Regionalización.....	10
3. Justificación.....	12
4. Área de estudio.....	13
5. Hipótesis.....	17
6. Objetivos	18
7. Métodos y análisis.....	19
7.1. Procesamiento satelital.....	19
7.2. Análisis de la espacialidad	22
7.3. Análisis de la temporalidad	23
7.3.1 Presencia temporal de las proliferaciones de <i>E. huxleyi</i> en la región L	24
7.3.2 Ocurrencia mensual de las proliferaciones de <i>E. huxleyi</i> en la región L.....	24
7.4. Influencia estacional.....	27
8. Resultados	28
8.1. Procesamiento satelital.....	28
8.2. Análisis de la espacialidad	29
8.3. Análisis de la temporalidad	31
8.4. Influencia estacional.....	36
9. Discusión.....	39
10. Conclusiones	48
11. Anexos.....	50
12. Referencias.....	102

Índice de Tablas

Tabla 1. Matriz de Máscaras <i>Coccolith</i> , presencias utilizada para el ACr.	28
Tabla 2. Registros de Máscaras <i>Coccolith</i> que duraron 2-4 días.....	28
Tabla 3. Matriz Corrp, IT=1.002 Chi ² =12.035 gl=22 p=0.956.	35

Índice de Figuras

Figura 1. Modelo tridimensional de Balch (2004) para coccolitofóridos, en particular <i>E. huxleyi</i> , adaptado de Margalef (1978).	3
Figura 2. Golfo de Tehuantepec y áreas oceánicas adyacentes, Oaxaca, Chiapas, México. 13	
Figura 3. Sistema de circulación con las características de la CCCR en el GT, referencia simbólica C para remolinos ciclónicos y A para anticiclónicos (Reyes-Hernández <i>et al.</i> , 2016).	16
Figura 4. Ejemplo de una imagen “Máscara <i>Coccolith</i> ”.	19
Figura 5 a-d. Correcciones a la información satelital de Chl- <i>a</i> , TSM y Máscara <i>Coccolith</i> (A, C y D) en la región L, el caso del CIP (B) es sin corrección.	21
Figura 6. Regionalización de las proliferaciones de <i>E. huxleyi</i> en la región L, periodo 2006 - 2017. Las proliferaciones están indicadas como P1, P2 y P3. Por otra parte, el gráfico de porcentajes (color), indica el número de Máscaras <i>Coccolith</i> contenidas en cada P.	30
Figura 7. CRN lineal multicapa.	31
Figura 8. Persistencia temporal del CIP, tendencia probabilística del P(CIP _d) en el eje Y, en el eje X el CIP de la P1, P2 y P3.	32
Figura 9. CRN radial.	33
Figura 10. GP generado con la matriz CorrpX. La ordenación base Unrotated en <i>q</i> son las P(CIP _d) en las P1, P2, P3 y su complemento, el Score en <i>r</i> son los meses. Componente 1 = CP1, Componente 2 = CP2. Los rectángulos con diferentes tipos de lineado son los subgrupos de clasificación por correspondencia que pueden establecerse. Las estadísticas del AC son: IT = 1.00, se acepta Ha [Chi ² _c = 12.03 > Chi ² _{0.05} = 0.05 (gl = 12), P <0.05].	34

Figura 11. PRN lineal multicapa. 36

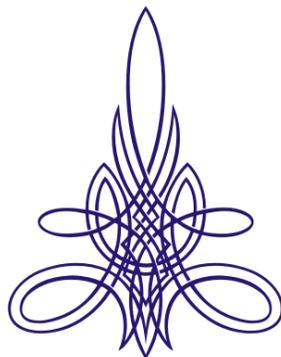
Figura 12. Tendencias probabilísticas de P1, P2 y P3, en el eje X: arriba P(Chl-*a*), en medio P(CIP_f) y abajo P(TSM), en el eje Y, las tendencias de P(CIP_d). 37

Figura 15. Detección de cambio de régimen para la Chl-*a*, CIP (CIP F = fuera de las proliferaciones y CIP D = dentro) y TSM, utilizando el parámetro de peso de Huber 1. 47

Dedicatoria

A mi madre

Margarita Ramírez Ramírez



Agradecimiento

Un especial agradecimiento al Dr. Pedro Cervantes-Hernández, a su gran disciplina y bondad académica, gracias por ser la guía durante el desarrollo del presente trabajo.

A la memoria de la Dra. M. Auxilio Esparza-Álvarez, por compartir su experiencia, asesorías, comentarios y corrección a la tesis.

A la Dra. Ivonne Sandra Santiago, por su tiempo y oportunos comentarios en cada semestre como asesor de la tesis.

Al Dr. Alejandro Gómez Ponce, por sus valiosos comentarios y continua disposición en cada semestre como asesor de la tesis.

Un sincero agradecimiento a la M. en C. Araceli Puentes-Salazar por instruirme en el desarrollo del presente trabajo.

A la *Universidad del Mar* campus *Puerto Ángel* por brindarme todos los conocimientos, un espacio para trabajar y la beca académica para poder formarme profesionalmente.

Al *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología* por brindarme el apoyo “Beca Nacional (Tradicional) 2019-1”, Clave: 2019-000002-01NACF.

A la NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group; (2014): Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (AquaMODIS) Ocean Color Data, NASA OB.DAAC. doi: 10.5067/ORBVIEWS-2/AQUAMODIS_OC.2014.0. Accessed on 2020/08/01.

Resumen

E. huxleyi produce extensas proliferaciones en cuestión de horas o días, se caracterizan por emitir gran reflectancia. Gracias a su firma espectral el modelo óptico BY es capaz de generar mapas de presencia visibles en las imágenes satelitales AquaMODIS. Está registrada en el Pacífico mexicano, pero sus proliferaciones no, por lo tanto, se determinó la variabilidad espacio-temporal y explicar su relación con los cambios estacionales de Chl-*a*, CIP y TSM en el golfo de Tehuantepec. Se aislaron las Máscaras *Coccolith* (*E. huxleyi*) en las imágenes L2 diarias (2006-2017), después, se regionalizaron con el análisis clúster en tres periodos: Primero mensual, luego anual y por último interanual. Con la regionalización interanual se estableció la espacialidad de las proliferaciones. También sirvió de guía para extraer la Chl-*a*, CIP y TSM mensual de imágenes L3, dentro y fuera de las proliferaciones. Con las series de tiempo Chl-*a_f*, CIP-*d*, CIP-*f* y TSM-*f*, se realizaron tres modelos por Redes Neuronales para: 1) establecer la espacialidad de las proliferaciones a partir de la regionalización de sus señales digitales, 2) determinar la disposición espacial, usando la regionalización interanual y el CIP-*d* como medida indirecta, y 3) explicar la influencia oceanográfica estacional, usando las tendencias netas mensuales de Chl-*a*, CIP y TSM. Se delimitaron tres sub-regiones con persistentes proliferaciones: P1 en la costa oriental, P2 occidental y P3 central, y no ocurren al mismo tiempo. En la temporada de lluvias, se establecen condiciones en las costas orientales, que favorecen la proliferación de *E. huxleyi* y durante la temporada de secas o Tehuanos en las costas occidentales y en las costas centrales. Las proliferaciones tienen una relación inversamente proporcional con la Chl-*a*, mientras que es directamente proporcional con el CIP y TSM.

Palabras claves: Golfo de Tehuantepec, proliferaciones, *E. huxleyi*, detección satelital, variables ambientales.

1. Introducción

Los cocolitofóridos son parte del fitoplancton marino y se diferencian de otros grupos principalmente por construir placas externas de calcita nombradas cocolitos, se caracterizan por producir abundantes proliferaciones, tanto en latitudes altas como las bajas (Beaufort *et al.*, 2008). Son importantes productores de calcita y exportadores de carbono en el océano (Iglesias-Rodríguez *et al.*, 2002; Broecker & Clark, 2009). La constante sobreproducción de cocolitofóridos y el desprendimiento de sus cocolitos producen una lluvia continua de carbonato de calcio, durante la precipitación su disolución ocasiona un gradiente de alcalinidad desde las aguas superficiales hasta las profundas (Milliman *et al.*, 1999). El tamaño y peso de los cocolitos en el océano Pacífico está correlacionado con la alcalinidad (Beaufort *et al.*, 2008). También contribuyen en el ciclo de azufre océano-atmosfera a través de la liberación de dimetil-sulfuro durante la formación de sus cocolitos, el cual produce núcleos de condensación que aumentan la cobertura regional de nubes (Marandino *et al.*, 2008). Las comunidades de cocolitofóridos son sensibles a los cambios climáticos, responden negativamente al incremento de la concentración de dióxido de carbono, por lo tanto, cuando esto llega a suceder se reduce la proporción de sedimentación de cocolitos (Haijiao *et al.*, 2018). Por dichas razones contribuyen en gran medida con la bomba de carbonato océano-atmosfera (Milliman, 1993).

Actualmente se han registrado >300 especies de cocolitofóridos, respecto a su talla, pueden medir entre 3-40 μm (Young *et al.*, 2003). En el Pacífico mexicano y Golfo de México se han registrado 58 taxones (Hernández-Becerril, 2015), dentro de dichos registros Hernández-Becerril *et al.* (2016) enlistaron 20 especies en el Pacífico Central mexicano. En las regiones contiguas tanto al norte en la zona templada y al sur en la Tropical podemos encontrar los cocolitofóridos más abundantes del mundo, en primer lugar *E. huxleyi* seguida de *Gephyrocapsa oceanica* (López Otálvaro *et al.*, 2008; Saavedra-Pellitero, 2006).

Emiliania huxleyi (Lohmann) W.W.Hay & H.P.Mohler 1967 es la especie más estudiada dentro de los cocolitofóridos (Iglesias-Rodríguez, 2002; Paasche, 2001; Winter *et al.*, 2013), las principales publicaciones de sus proliferaciones se concentran en latitudes medias (Cokacar *et al.*, 2004; Weeks *et al.*, 2004; Signorini *et al.*, 2006; Shutler *et al.*,

2013; Perrot *et al.*, 2016; Perrot *et al.*, 2018) y altas (Kondrik *et al.*, 2018). Exhibe una gran diversidad genética con diferentes genotipos adaptados a distintas condiciones ambientales (Cook *et al.*, 2011; Iglesias-Rodríguez *et al.*, 2006; Medlin *et al.*, 1996).

1.1 Ecología

En general los cocolitofóridos habitan en aguas oligotróficas pero *E. huxleyi* puede proliferar fácilmente en aguas costeras enriquecidas de nutrientes (Weeks *et al.*, 2004), además, tolera un amplio intervalo de temperaturas de 1 hasta 41 °C y salinidades de 15 hasta 45 unidades prácticas de salinidad (Brown & Yoder, 1994).

E. huxleyi es la especie que representa a los cocolitofóridos porque tiene la capacidad de proliferar masivamente, eventualmente puede alcanzar grandes concentraciones hasta de 10^6 cel·L y también puede extenderse en grandes áreas hasta 250 000 km² en aguas frías (Holligan *et al.*, 1993; Tyrrell & Merico, 2004). Su concentración de clorofila durante una proliferación es de >0.24 - 0.40 µg·L (Daniels *et al.*, 2014). Su aportación de carbón inorgánico particulado es de ~0.1 mol·m⁻³ en latitudes bajas y se incrementa hasta 1.0 mol·m⁻³ en latitudes altas (Hopkins *et al.*, 2015).

Durante una proliferación de *E. huxleyi* provoca grandes afectaciones, aunque no generan toxinas (Taylor *et al.*, 2017), podemos enlistar las siguientes: 1) produce una alta reflectancia que cambia de color el agua a blanco o turquesa (Holligan *et al.*, 1983), 2) reducen la concentración de oxígeno disuelto, 3) llegan a obstruir las branquias de los peces por saturación (Pettersson & Pozdnyakov, 2013). Por tales motivos se consideran proliferaciones algales nocivas *Harmful Algal Bloom* (IOCCG, 2014). Cabe resaltar que existen “proliferaciones transitorias” además de las estacionales, que pueden durar algunas horas o días y son comunes en los ambientes costeros (Cullen *et al.*, 2002), son nombradas para fines prácticos “floraciones”, y en el presente trabajo “proliferaciones”.

En específico la distribución horizontal y vertical de las proliferaciones de *E. huxleyi* a nivel regional es controlada por las características de las masas de agua superficial p.ej. salinidad, densidad, concentración de nutrientes y turbidez. Las características de las masas

de agua superficial influyen en la intensidad de luz con respecto a la profundidad, concentración de oxígeno y en el incremento o disminución de la temperatura, en conjunto todos estos factores favorecen la estratificación de la columna de agua (Hagino & Okada, 2004). En aguas superficiales bien estratificadas el fosfato es el nutriente limitante que favorece sus proliferaciones (Tyrrell & Taylor, 1996). Existe una relación directamente proporcional entre su tasa de crecimiento y la concentración de nutrientes que responde a una estrategia de reproducción r (Crudeli *et al.*, 2004). La magnitud de las proliferaciones también se relaciona directamente con la estacionalidad y la duración del día como se muestra en la figura 1, está documentado que en las regiones templadas ocurren principalmente en primavera y verano, mientras que en las regiones tropicales pueden ocurrir durante todo el año (Tyrrey & Merico, 2004). En sistemas altamente eutróficos como son las áreas de surgencia la dominancia en las proliferaciones se vuelve mono específica favoreciendo siempre a *E. huxleyi* por lo tanto su biomasa se incrementa. En contraste, en sistemas oligotróficos la producción de cocolitofóridos es baja pero la población es mucho más diversa (Balch, 2004) (fig. 1).

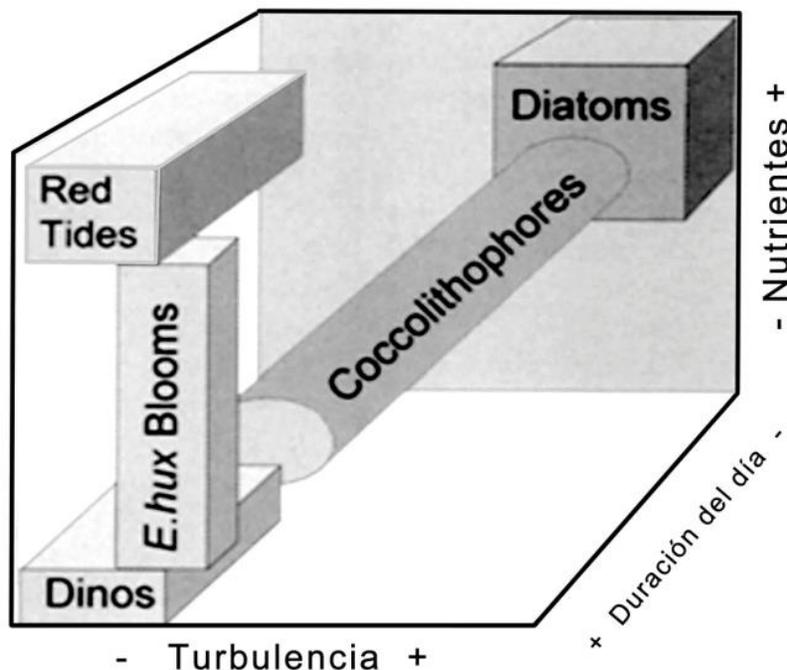


Figura 1. Modelo tridimensional de Balch (2004) para cocolitofóridos, en particular *E. huxleyi*, adaptado de Margalef (1978).

En las zonas costeras marinas la dinámica de las proliferaciones es más compleja en comparación con la regional porque la batimetría y el aporte de nutrientes de origen terrestre producen importantes variaciones en la abundancia y composición de la riqueza de especies (Cullen *et al.*, 2002).

1.2 Propiedades ópticas

Por la firma espectral de *E. huxleyi* sus proliferaciones se detectan en la superficie de aguas marino/costeras con imágenes de satélite derivadas de los sensores *Coastal Zone Color Scanner* (CZCS), *Sea-viewing Wide Field-of-view Scanner* (SeaWiFS) en el ancho de banda de 412 a 678 nm y *Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer* (AquaMODIS) en la banda de 555 nm (Balch *et al.*, 1991; Holligan & Balch, 1991; McClain *et al.*, 1995). Asimismo la firma espectral es usada como medida indirecta para detectar y cuantificar las partículas de carbón inorgánico (Balch *et al.*, 2005).

En todas las bandas mencionadas anteriormente las proliferaciones de *E. huxleyi* son distinguibles como manchas luminosas de color turquesa y dentro de éstas manchas se han registrado bajas concentraciones de Clorofila *a* (de 0.24 - 0.40 $\mu\text{g}\cdot\text{L}$) y altas de Carbón Inorgánico Particulado (de 0.1 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$) (Brown & Yoder, 1994; Balch *et al.*, 2005).

Teniendo en cuenta a Tyrrell *et al.* (1999) quienes demostraron que las proliferaciones de *E. huxleyi* modifican el entorno marino físico, como se enlista a continuación: 1) aumentan el brillo y calientan el agua superficial, 2) incrementan el albedo del océano, 3) propician la estratificación del agua, 4) ocasionan el enfriamiento de la columna de agua y 5) disminuyen la productividad primaria en la columna de agua. Debido a tales modificaciones el coeficiente de difusión de la luz en el agua altera la correcta detección de la Clorofila *a* y la Temperatura Superficial del Mar (Brown, 1995).

En resumen, gran parte del conocimiento sobre las proliferaciones de *E. huxleyi* en la superficie del océano es derivado del uso de sensores remotos, sin embargo, los parches de agua brillantes en ellas, no siempre corresponden a las proliferaciones, como lo hace notar Holligan *et al.* (1983), es por ello que la evidencia satelital pudo ser corroborada con

muestreos *in-situ* en áreas específicas marino/oceánicas, para calibrar y mejorar su detección (Balch *et al.*, 1991; Holligan & Balch, 1991), así posteriormente Brown & Yoder (1994) y Brown (1995) lograron revolucionar la detección de las proliferaciones de *E. huxleyi*, separando de otros grupos fitoplanctónicos su firma espectral a 555 nm (McClain *et al.*, 1995). Ahora, estas se encuentran disponibles en gran parte del océano incluido el golfo de Tehuantepec, dentro de los productos satelitales L2_LAC_OC.nc / sub-producto I2 FLAGS / “Mascara *Coccolith*”.

2. Antecedentes

2.1 *E. huxleyi*

Las proliferaciones de *E. huxleyi* ocurren en grandes extensiones oceánicas (Loveday & Smyth, 2018), para el Océano Pacífico tropical se cuenta con registros escasos sobre la distribución espacial y temporal (Kyoko & Okada, 2004). En México sus proliferaciones no están documentadas, sólo hay descripciones taxonómicas para 20 especies de cocolitofóridos, destacando en primer lugar *E. huxleyi* (Hernández-Becerril *et al.*, 2016). Los trabajos registrados a nivel internacional son los siguientes:

- Las proliferaciones de cocolitofóridos comenzaron a detectarse con percepción remota al inicio de 1980 (Holligan *et al.*, 1983). Al respecto, Brown & Yoder (1994) desarrollaron el modelo óptico estándar BY para *E. huxleyi*, la especie más recurrente y que produce alta reflectancia de brillo en la superficie del mar. Para detectarles, los autores han usado su firma espectral (normalized leaving water (nlw)) de 443, 510 y 555 nm, con las siguientes combinaciones: $nlw(443) > 1.1$, $nlw(555) > 0.9$, $1.15 > nlw(443/510) > 0.60$, $1.85 > nlw(443/555) > 0.75$, $1.65 > nlw(510/555) > 1.0$ (McClain *et al.* 1995).
- Brown (1995) realizó la clasificación estándar de las proliferaciones de *E. huxleyi* con el modelo BY, usando imágenes satelitales del tipo SeaWiFS. Por otra parte, para *E. huxleyi* están documentados otros modelos ópticos derivados del modelo BY: Moore *et al.* (2009), Fournier & Neukermans (2017) y Neukermans & Fournier (2018).
- En el Atlántico norte por 10 años (1998-2007) Shutler *et al.* (2013) identificaron las variaciones en extensión de las proliferaciones de *E. huxleyi* con información satelital del tipo SeaWiFS. La cobertura de los proliferaciones fue de $474\ 000 \pm 104\ 000\ km^2$, equivalente a una producción neta de carbonato de calcio y carbono de 0.14 - 1.71 Giga-ton por año, que fue correlacionada directamente con los eventos El Niño. El análisis demostró que la cobertura de cocolitofóridos puede aumentar la presión parcial de dióxido de carbono en el agua de mar y por lo tanto, disminuir el flujo aire-mar de dióxido de carbono.

- A nivel mundial por 25 años (1982-2006) Schollaert Uz *et al.* (2013) generaron un registro de proliferaciones de *E. huxleyi*, con información satelital del tipo *Advanced Very High Resolution Radiometer* (AVHRR). Aunque con este sensor las proliferaciones son menos sensibles de detectar en comparación con el sensor seaWiFS, se demostró una reducción de las proliferaciones en las regiones más frecuentes: Mar de Bering, Atlántico Norte al sur de Islandia, Mar de Noruega y Barents, y la Plataforma Patagónica. Los autores concluyen que las comparaciones de las proliferaciones de *E. huxleyi* con la anomalía de temperatura superficial del mar y profundidad de la capa de mezcal son variados, es decir, anteriormente se creía que las temperaturas cálidas y estratificación de la columna de agua inducían las proliferaciones, pero la dinámica de los cambios a gran escala es diferente de las proliferaciones locales, *E. huxleyi* responde a factores adicionales a largo plazo, como la química del agua.

- En los mares Ártico y Subártico durante 19 años (1998-2016) Condrik *et al.* (2018) registraron la extensión de las proliferaciones de *E. huxleyi* con los algoritmos de color del mar *Ocean Color* (OC) y *Climate Change Initiative* (CCI), además para su calibrado utilizaron algunos registros *in-situ*. En los mares mencionados en promedio las proliferaciones tuvieron una extensión de hasta 7, 819 600 km² con concentraciones de 300 x10⁹ m³ de cocolitos.

- A nivel mundial por 40 años (1979-2017) Loveday & Smyth (2018) generaron un registro de proliferaciones de *E. huxleyi* con información satelital del tipo AVHRR con corrección Atmosférica *Pathfinder*-Extendido (PATMOS-X). Se identificaron las regiones donde las concentraciones son >2-5 x10⁴ ml⁻¹ de cocolitos, quedando registradas a manera de imágenes en el sitio *Data Publisher for Earth & Environmental Science* (PANGAEA).

2.2 Cocolitofóridos

En general respecto a la detección satelital de las proliferaciones de cocolitofóridos, los trabajos registrados a nivel internacional son los siguientes:

- Cokacar *et al.* (2004) describieron la variación interanual en las proliferaciones de cocolitofóridos en el Mar Negro, con imágenes satelitales del tipo SeaWiFS. Los autores desarrollaron dos algoritmos para la detección e indicaron que las máximas proliferaciones ocurren en verano.

- Weeks *et al.* (2004) caracterizaron las proliferaciones de cocolitofóridos al sur del mar de Benguela, en la costa Oeste de Sudáfrica, durante el otoño del 2003. Para ello utilizaron imágenes de Clorofila *a* y temperatura superficial del mar del tipo SeaWiFS. Los autores reportaron 11 clases fitoplanctónicas, las diatomeas dominaron en aguas frías y ricas en nutrientes, mientras que los cocolitofóridos dominaron en aguas oligotróficas cálidas.

- Signorini *et al.* (2006) analizaron el momento y la duración de las proliferaciones de cocolitofóridos a lo largo de la ruptura de la plataforma patagónica, así como los mecanismos que impulsan y mantienen las proliferaciones. Utilizaron series de tiempo hechas con imágenes satelitales de Clorofila *a* (SeaWiFS) y temperatura superficial del mar (AVHRR), además de otros datos hidrográficos. Los autores registraron que el máximo de fitoplancton con dominio de diatomeas es a principios de primavera e invierno, y los cocolitofóridos tienen máxima dominancia en noviembre ($\text{Chl-}a > 4 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, TSM 8 °C), cuando la capa profunda de mezcla es inferior a 40 m.

- Moore *et al.* (2012) clasificaron las proliferaciones de cocolitofóridos en un periodo de 14 años (1997-2010). Utilizaron las características ópticas del agua *Optical Water Type* (OWT) en las imágenes satelitales del tipo SeaWiFS. Los autores encontraron que el promedio anual de las proliferaciones fue del doble en el hemisferio sur en comparación con el hemisferio norte, con valores de 2×10^6 y $0.75 \times 10^6 \text{ km}^2$ respectivamente. Los niveles de detección fueron entre 1, 500 y 1, 800 cocoesferas·ml y entre 43, 000 y 78, 000 cocolitos·ml.

- Hopkins *et al.* (2015) analizaron la dinámica de los cocolitofóridos durante 10 años (2002-2012) mediante el uso de información satelital de carbón inorgánico particulado y Clorofila *a* del tipo AquaMODIS a una resolución de 9 km para los hemisferios norte y sur. Los autores encontraron que en el hemisferio norte las proliferaciones son extensas y comienzan en febrero/marzo y duran 6-7 meses, después son menos extensas al aumentar la latitud al polo Ártico. En el hemisferio sur las proliferaciones son extensas y comienzan de agosto a septiembre y duran 8 meses, después son menos extensas al aumentar la latitud al polo Antártico. La comparación entre los picos de Carbón Inorgánico Particulado y Clorofila *a* indica que las proliferaciones pueden ocurrir en muchas regiones oceánicas, en contraste con la visión tradicional de la sucesión de especies, que cree que las proliferaciones únicamente tienen lugar en regiones templadas.

- Perrot *et al.* (2016) determinaron la variabilidad estacional e interanual de las proliferaciones de cocolitofóridos durante 18 años con datos del tipo SeaWiFS (1998-2003) y AquaMODIS (2003-2015) en la región del Atlántico noreste (Golfo de Vizcaya y el Mar Céltico). Adicionalmente utilizaron el método OWT (Moore, 2009) y la abundancia se evaluó a partir de una base de datos de partículas suspendidas no algales. Los autores encontraron que, tanto en las observaciones *in-situ* como en los algoritmos que abordan las proliferaciones de cocolitofóridos a escala global (CALCITE y PHYSAT) la dinámica espacial de las proliferaciones es similar utilizando ambos métodos. Existe una alta variabilidad temporal de las proliferaciones, comienzan en la región sur de Vizcaya en abril y después avanzan hacia el norte cerca de Irlanda en julio.

- Perrot *et al.* (2018) analizaron la dinámica estacional de las proliferaciones de cocolitofóridos en el Golfo de Vizcaya durante las primaveras del 2012-2015, utilizaron información del tipo AquaMODIS y VIIRS a una resolución de 1 km. Adicionalmente utilizaron datos *in-situ* de turbidez y material particulado suspendido (de la campaña PELagique GAScogne PELGAS). Los autores encontraron que el máximo de profundidad de la biomasa derivada de cocolitofóridos se observó en toda la columna de agua (hasta 80 m durante los cuatro años). Los autores concluyen que la presencia de cocolitofóridos está

relacionada con el nivel de estratificación de la columna de agua, en condiciones mixtas se encontró proliferaciones más intensas.

2.3 Regionalización

Los más importantes trabajos realizados para el golfo de Tehuantepec, que tienen relación con la regionalización abordada en el presente estudio, son los siguientes:

- A fines de la temporada de invierno de 1989 de enero a febrero, Robles-Jarero & Lara-Lara (1993) analizaron la variación de la productividad primaria en Oaxaca que abarca el occidente y centro del golfo. En este estudio, los límites geográficos para la variación de la productividad primaria no se describieron claramente, pero las tendencias reportadas fueron una mayor producción primaria en el occidente en comparación con el centro. Los autores informaron sobre valores fríos de temperatura superficial del mar en el centro ($\sim 22^{\circ}\text{C}$) y moderadamente fríos en la parte occidental ($\sim 26^{\circ}\text{C}$). Por otro lado, se mencionó que en el centro del golfo la productividad primaria es menor debido a la alta mezcla vertical que produce los vientos Tehuanos (Trasviña *et al.*, 1995; Trasvina *et al.*, 2003; Barton *et al.*, 2009; Velázquez-Muñoz *et al.*, 2011), y que generan una alta fragmentación celular del fitoplancton (Fraisie *et al.*, 2015) así como una alta turbidez (Huntsman & Barber, 1977; Reynolds, 2006).

- El Departamento de Pesca de México realiza el manejo espacial de la pesca de camarón utilizando una guía regional geográfica denominada Zona de Pesca número 90, que está seccionada en cinco sub-sectores (S-91, S-92, S-93, S-94 y S-95) (SAGARPA-INP, 2012). La Zona de Pesca número 90 está ubicada entre Punta Chipehua, Oaxaca ($16^{\circ}05' \text{N}$ y $95^{\circ}38' \text{O}$) y Puerto Madero, Chiapas ($14^{\circ}72' \text{N}$ y $92^{\circ}39' \text{O}$) (Cervantes-Hernández, 2008). El subsector S-91 y la mitad del subsector S-92 están ubicados en las costas centrales de Oaxaca, mientras que el resto de los subsectores están ubicados en la costa oriental de Chiapas.

Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez (2013) describieron los patrones espaciales de captura de camarón dentro Zona de Pesca número 90. La captura de camarón aumenta

gradualmente de los subsectores S-91 (~ 160 kg) a S-95 (~ 1,030 kg). La captura mínima de camarón se ubicó entre los subsectores de pesca S-91 y S-92, donde la plataforma continental está compuesta principalmente por gravas (en S-91, $R = -0.74$, $P > 0.05$) y arena (en S-92, $R = 0.27$, $P > 0.05$). La captura máxima de camarón se ubicó entre los subsectores S-93 y S-95, donde la plataforma continental está compuesta principalmente por lodo ($R = 0.86$, $P < 0.05$).

Complementariamente, Williams (1958), Grady (1971), Zimmerman & Minello (1984) y Gracia (1997) informaron que los estadios de camarón juvenil y adulto tienen el mismo comportamiento preferencial para vivir y tener alta abundancia sobre y dentro de sustratos arcillosos y fangosos. Por otro lado, estos estadios de camarón son escasos sobre sustratos donde predomina la mezcla de grava y arena. Las arenas estuvieron presentes en todas las sub-zonas, pero éstas no fueron dominantes a nivel costero, excepto hacia el frente oceánico. Con base en técnicas de sistemas de información geográfica, en la zona 90 de pesca se observaron y delimitaron dos sub-sistemas productivos de camarón: 1) la “Costa Oaxaqueña”, en donde se registró un bajo nivel de captura de camarón, con gravas dominantes en la S-91 y una mezcla de gravas y arenas en la S-92) la “Costa Chiapaneca”, en donde se observó un alto nivel de captura de camarón, con lodos dominantes en la S-93, S-94 y S-95. En estas últimas, la captura del recurso camarón evidenció una distribución ecológica agregada (binomial negativa). La correlación entre la captura total del recurso camarón y los lodos resultó significativa ($R = 0.867$, $p < 0.05$), moderadamente significativa con las arenas (en S-92, $R = 0.27$, $P < 0.05$) y no significativa con las gravas (en S-91, $R = -0.74$, $P > 0.05$).

De acuerdo a los autores se registraron dos temporadas reproductivas para las poblaciones de camarón. La primera es masiva y ocurre durante el invierno (Cervantes-Hernández *et al.*, 2008), cuando la producción primaria aumenta en el occidente y tiene relación, con la entrada de los vientos Tehuanos durante la estación de Nortes. La segunda temporada de reproducción es moderadamente alta y ocurre en la temporada de lluvias (Cervantes-Hernández 2008).

3. Justificación

En las costas de México y en particular el golfo de Tehuantepec (GT) no está documentada la distribución espacial y la variación estacional de los cocolitofóridos, por esta razón se expone una innovadora propuesta para establecer las áreas marino/costeras donde las proliferaciones son más persistentes y así explicar su variación estacional. Se realizó el primer trabajo en procesar sub-productos de las imágenes satelitales I2 FLAGS del tipo AquaMODIS, específicamente las Máscaras *Coccolith*, correspondientes a las proliferaciones de *E. huxleyi* que emiten una señal de 555 nm.

Los resultados obtenidos podrán ser tomados como referencia para estructurar el primer programa de seguimiento de proliferaciones en el Pacífico mexicano, abriendo la puerta para sugerir el monitoreo continuo de la especie con información satelital.

4. Área de estudio

El GT (Fig. 2) se ubica en el Pacífico Tropical Noreste dentro de la región denominada “Alberca de Agua Cálida del Pacífico Este”, con una temperatura superficial del mar de >28.5 °C, se localiza al Sur de las fronteras Sureste y Noreste de los grandes giros anticiclónicos del hemisferio Sur y Norte respectivamente (Wang & Enfield, 2001; Reyes-Hernández *et al.*, 2016). Mantiene aguas superficiales típicamente con temperaturas iguales o superiores a los 25 °C, salinidades entre 32 y 35 unidades prácticas de salinidad, así como una termoclina somera (~20-60 m) (Fiedler & Talley, 2006; Reyes-Hernández *et al.*, 2016).

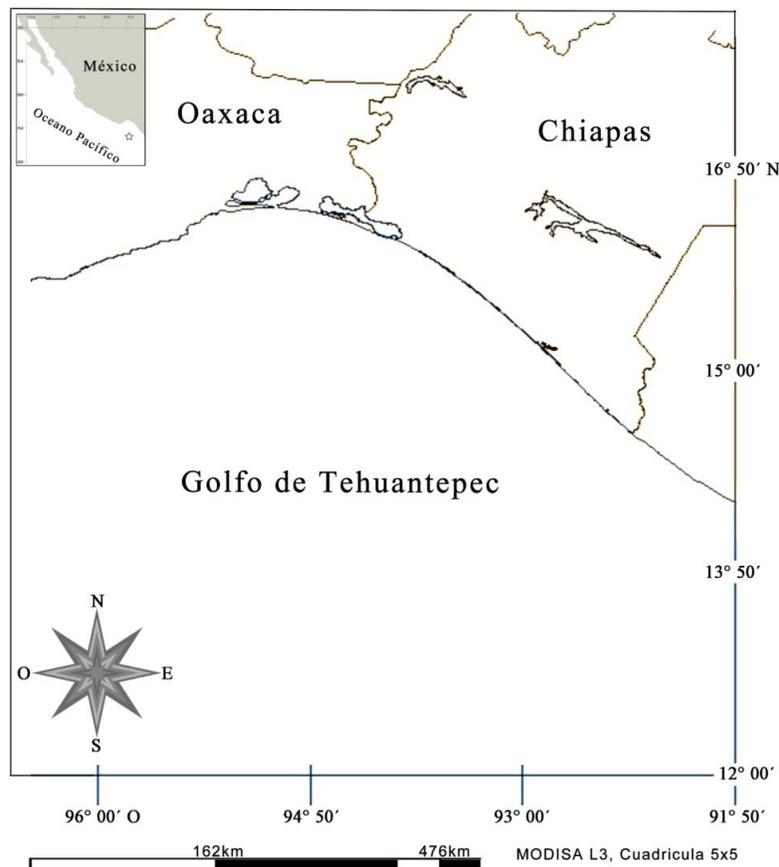


Figura 2. Golfo de Tehuantepec y áreas oceánicas adyacentes, Oaxaca, Chiapas, México.

La mayor precipitación ocurre de mayo a octubre de 957 mm y los niveles más bajos de noviembre a abril de 39.6 mm (Nava, 2013). La precipitación media anual es de 800 mm (Gallegos-García & Barberán-Falcón, 1998; Tapia-García *et al.*, 2007). La temperatura superficial promedio anual es de 27.5 °C (Misra *et al.*, 2016).

En las costas orientales, la entrada de sedimentos fluviales alóctonos aumentan en época de lluvias y están compuestos por cuarzo, feldespatos, mica, ilmenita, magnetita, circonio, olivino, fragmentos de polen, roca y material vegetal, sin embargo, la fracción dominante son el cuarzo y los restos biogénicos marinos y terrestres (Tapia-García *et al.*, 2007; Machain-Castillo *et al.*, 2008). Al oriente, en las costas de Chiapas, el río Suchiate es el más importante (Morales de la Garza & Carranza-Edwards, 1995). Por otra parte, tienen influencia de los ríos fronterizos con Guatemala: El Naranjo, Ocosito y Samala (Spillmant *et al.*, 2000; Estrada-Orozco, 2017).

El GT se caracteriza por la presencia y ausencia de vientos meridionales provenientes del Norte principalmente y de su régimen de lluvias, como se detalla a continuación:

1) De mayo a octubre (verano/otoño) en la cual se presentan vientos débiles (~ 3 m/s), lluvias y actividad de huracanes que permiten la estratificación térmica con temperaturas mayores a los 28.5°C .

2) De noviembre a abril (invierno/primavera) presentando vientos intensos del Norte denominados localmente como “Nortes” o “Tehuano”, que en el presente trabajo nos referiremos a ellos como eventos Nortes, se caracterizan por vientos de hasta $25\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, los cuales rompen la estratificación térmica y reducen la temperatura superficial del mar a $<28.5^{\circ}\text{C}$ (Roden, 1961). Siendo éste el mecanismo principal de generación de proliferaciones fitoplanctónicas en el área.

Los Nortes son vientos fríos provenientes de las Grandes Llanuras Norteamericanas (Schultz *et al.*, 1997; Steenburgh *et al.*, 1998) y se producen cuando existe un gradiente de presión atmosférica entre el Golfo de México con presiones altas y el Pacífico tropical con presiones bajas, lo que origina un chorro de viento a través del Istmo de Tehuantepec que sale en forma de abanico sobre las aguas del GT (Steenburgh *et al.*, 1998; Chelton *et al.*, 2000; Cobb *et al.*, 2002; Romero-Centeno & Zavala-Hidalgo 2003; Chelton *et al.*, 2004). Ocasionalmente que la “Alberca Cálida del Pacífico Este” se divide en dos, debido a la formación de una pluma de agua fría, lo cual ocurre entre $\sim 9^{\circ}$ y 16° N (Trasviña *et al.*,

2003). En temporada de lluvias la “Alberca Cálida del Pacífico Este” alcanza su máxima incursión al Sur hasta los 5° N. En esta época se ha registrado también la presencia de ondas inerciales atrapadas a la costa, tormentas tropicales, remolinos de mesoescala y aguas con propiedades de la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) (Trasviña & Barton, 2008; Flores-Vidal *et al.*, 2014; Reyes-Hernández *et al.*, 2016). Aunado a ello, es afectado por procesos interanuales como El Niño-Oscilación del Sur (ENOS).

La profundidad de la termoclina cambia gradualmente debido a los vientos y la magnitud del evento. P.ej. en época de La Niña, la profundidad promedio de la termoclina disminuye, dependiendo su magnitud y del esfuerzo que producen los Tehuanos. Puede alcanzar el mínimo de profundidad (30 m) y ascender progresivamente mientras el esfuerzo del viento disminuye. Por su parte, en época de El Niño la profundidad de la termoclina podría alcanzar su máximo (75 m), pero el esfuerzo de los vientos amortigua dicho descenso (Romero-Centeno & Zavala-Hidalgo, 2003).

Respecto a las corrientes oceánicas, en el invierno los Nortes mantienen una fuerte influencia en la circulación costera, causando un descenso en el nivel de la superficie oceánica y por ende, un ascenso de la termoclina (Flores-Vidal *et al.*, 2011). Se especula la incursión al Golfo de la CCCR con aguas caracterizadas por una temperatura entre los 27.5 - 39.5 °C y 33.4 unidades prácticas de salinidad, sin embargo, la presencia de esta corriente aún se encuentra en discusión debido a la temporalidad y amplitud de su incursión (Barton *et al.*, 2009; Flores-Vidal *et al.*, 2011; Reyes-Hernández *et al.*, 2016). Al Oeste del GT se ha registrado la existencia de una estructura oceánica permanente denominada Tazón de Tehuantepec (TB en inglés, entre los 13° N - 105° O) con aguas entre 26 y 27 °C de temperatura y 34.2 - 34.3 unidades prácticas de salinidad (Kessler, 2006; Barton *et al.*, 2009).

Por otra parte Reyes-Hernández *et al.* (2016), registran para septiembre de 2004 la presencia de un sistema de remolinos en el GT (Fig. 3), mencionando que cuando el Tazón de Tehuantepec se debilita, una incursión de la CCCR puede suscitarse hacia el Norte.

Los remolinos afectan el intercambio aire-mar del dióxido de carbono durante la mayor parte de la temporada, las regiones bajo la influencia de remolinos anticiclónicos están casi en equilibrio con la atmósfera. La influencia más importante es por el hundimiento de la termoclina por el efecto de los remolinos anticiclónicos. El tiempo que duran los remolinos anticiclónicos funcionan como sumideros, contribuyendo a las aguas superficiales con niveles mínimos de carbono inorgánico disuelto y presión parcial de dióxido de carbono. Estas condiciones son favorables para especies calcificantes que pueden proliferar como los coccolitofóridos (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015).

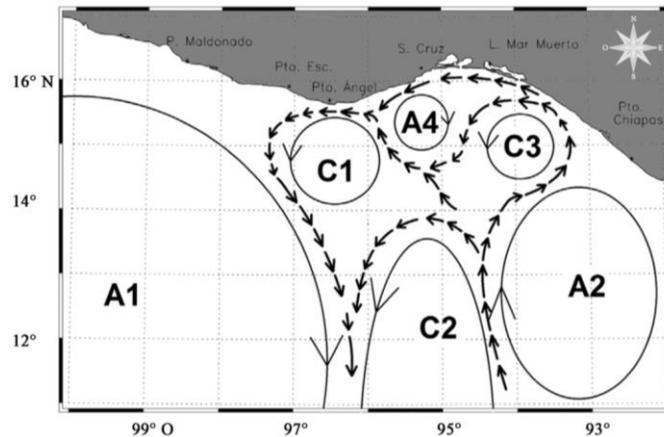


Figura 3. Sistema de circulación con las características de la CCCR en el GT, referencia simbólica C para remolinos ciclónicos y A para anticiclónicos (Reyes-Hernández *et al.*, 2016).

Cuando los vientos cesan (pos-tehuano) ocurre el restablecimiento gradual de la temperatura y la reducción de la turbulencia, aumento en la estratificación superficial, incremento la penetración de la luz y mayor absorción por el fitoplancton. La respuesta biológica son las proliferaciones, que se traducen en un incremento de la producción primaria, y por lo tanto, en una alta concentración de clorofila (Jun-Hong *et al.*, 2009).

Lo anterior es validado, entre otros, en la serie de tiempo generada por Nava (2013), donde se demuestra que cuando hay vientos Nortes la temperatura superficial del mar se reduce progresivamente ($\bar{X} = 26.1$ °C de octubre a abril) y paulatinamente después de un Norte la Clorofila *a* tiende a aumentar ($\bar{X} = 2.0$ mg·m⁻³). Por su parte, en épocas de calma (sin Norte) la temperatura comienza a aumentar ($\bar{X} = 30$ °C, de mayo a octubre) y la Clorofila *a* disminuye ($\bar{X} = 0.3$ mg·m⁻³).

5. Hipótesis

Con base en la literatura disponible se plantearon las siguientes hipótesis:

Distribución Espacial

Las proliferaciones de *E. huxleyi* serán más persistentes en las costas orientales y centrales del GT y no así en las costas occidentales.

Variación Estacional

- La variación mensual de las proliferaciones de *E. huxleyi*, deberá seguir los patrones estacionales documentados en el GT para la Temperatura Superficial del Mar (TSM), el Carbón Inorgánico Particulado (CIP) y la concentración de Clorofila *a* (Chl-*a*).

-Por lo antes mencionado en las costas orientales y centrales del GT, se espera que las proliferaciones de *E. huxleyi* se incrementen en la temporada de lluvias (mayo-octubre) y por otra parte, que en las costas occidentales aumenten durante la temporada de secas (noviembre-abril).

6. Objetivos

General

Determinar la variación espacio-temporal de las proliferaciones de *E. huxleyi* en el GT y su relación, con los cambios estacionales de Chl-*a*, CIP y TSM.

Específicos

1. Elaborar el registro diario (L2_LAC_OC) y mensual (L3 Chl-*a*, CIP y TSM) de imágenes satelitales AquaMODIS del periodo 2006-2017.
2. Procesar las señales digitales diarias de *E. huxleyi* para el GT y áreas oceánicas adyacentes.
3. Establecer la espacialidad para las proliferaciones de *E. huxleyi* a partir de la regionalización de sus señales digitales en tres periodos: Primero mensual, luego anual, por último interanual representativo para los 12 años.
4. Determinar la disposición espacial de las proliferaciones de *E. huxleyi*, usando la regionalización interanual y el CIP dentro de las proliferaciones como medida indirecta.
5. Explicar la influencia oceanográfica estacional de las proliferaciones de *E. huxleyi*, usando las tendencias netas mensuales de Chl-*a*, CIP y TSM fuera de las proliferaciones.

7. Métodos y análisis

7.1. Procesamiento satelital

Todos los procesos que a continuación se describen, se realizaron con el programa *WIM/WAM* 2016.

Entre los años 2006 al 2017 se obtuvieron imágenes satelitales diarias del tipo AquaMODIS [<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov>]. Las imágenes tienen una resolución de 1.47 km/píxel, son productos con nivel de procesamiento L2, disponibles en formato *Network Common Data Form* (*.nc). Este tipo de imágenes satelitales se descargaron para los productos L2_LAC_OC.nc.

El producto L2_LAC_OC.nc contienen sub-productos como: aerosoles, angstrom, reflectancias, clorofilas, carbón orgánico particulado, radiación fotosintéticamente activa, pero el de interés para el desarrollo del trabajo es el denominado I2 FLAGS. Este sub-producto contiene imágenes de polígonos irregulares llamados “Máscara *Coccolith*”, que representa a las proliferaciones de *E. huxleyi* detectadas a 555 nm (McClain *et al.*, 1995). La Máscara *Coccolith* carece de bordes continentales y los píxeles que constituyen al área oceánica, están representadas con el color negro con valor digital de 0, mientras que los píxeles constituyentes a la proliferación están representados con el color blanco con valor digital de 255 (Fig. 4).

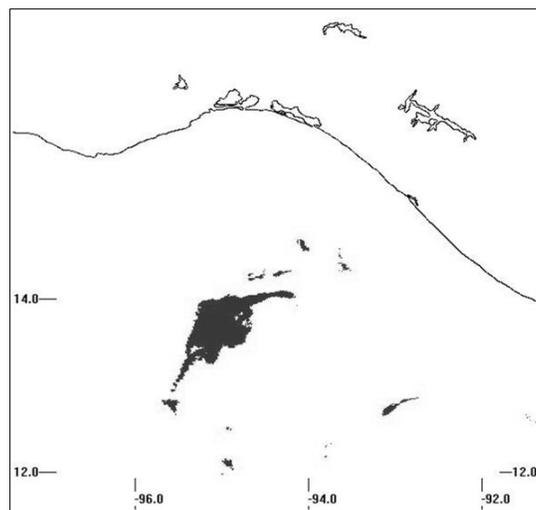


Figura 4. Ejemplo de una imagen “Máscara *Coccolith*”.

Adicionalmente, para los mismos años 2006 al 2017 se obtuvieron imágenes satelitales mensuales del tipo AquaMODIS [<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/l3/>]. Las imágenes tienen una resolución de 4 km/píxel, son productos con nivel de procesamiento L3 de Chl-*a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$), CIP ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$) y TSM ($^{\circ}\text{C}$).

Una vez extraídas las Máscaras *Coccolith* y las imágenes satelitales mencionadas, se procedió a resolver la cuadratura espacial, ya que ninguna tuvo consistencia espacial geográfica respecto al GT. Para obtener un producto disponible, se cambió la proyección espacial original de “Lat/Lon arrays” a “Lineal”, usando como base, la geo-referencia MOD03 de una imagen del tipo L3 acotada al GT, obtenida de la página web [<https://lance-modis.eosdis.nasa.gov/cgi-bin/imagery/realtime.cgi>]. Finalmente, el método de Cervantes-Hernández & Manzano-Sarabia (2017) se utilizó para acotar, cortar y extraer todas las imágenes mencionadas, cabe destacar que la región de estudio se nombró “región L” (Figs. 2, 5).

Para mejorar la representación visual de las proliferaciones de *E. huxleyi* en las Máscaras *Coccolith*, los píxeles que la constituyen fueron cambiados del valor digital = 255 en color blanco al valor digital = 1 en color morado. Los píxeles que forman el área oceánica, no fueron modificados (Fig. 5b).

Las imágenes satelitales de Chl-*a* tienen el tipo de píxel FLOAT en escala lineal (Fig. 5c), por esta razón, las áreas oceánicas en donde la Chl-*a* alcanza los valores más altos se muestran en color blanco, pero en aquellas, el valor digital (v.d.) asignado no es realmente 255. Para corregir este defecto de visualización, esas imágenes fueron corregidas con tipo de píxel BYTE en escala logarítmica [$\text{Chl-}a/\text{SeaWiFS} = 10^{(0.015 \text{ v.d.}) - 2.0}$], con rango válido de = 0.01 a $64 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ y precisión de 0.01, en este caso v.d. son las imágenes satelitales diarias de Chl-*a* originales. Lo mismo se realizó para la TSM, el tipo de píxel INT16 en escala lineal (Fig. 5d), se corrigió al tipo de píxel BYTE en escala lineal [$\text{TSM}/\text{pathfinder}/\text{C} = (0.15 \text{ v.d.}) - 3$], con rango válido de 0 a 35.25°C y precisión de 0.01, en este caso el v.d. son las imágenes satelitales diarias de TSM originales.

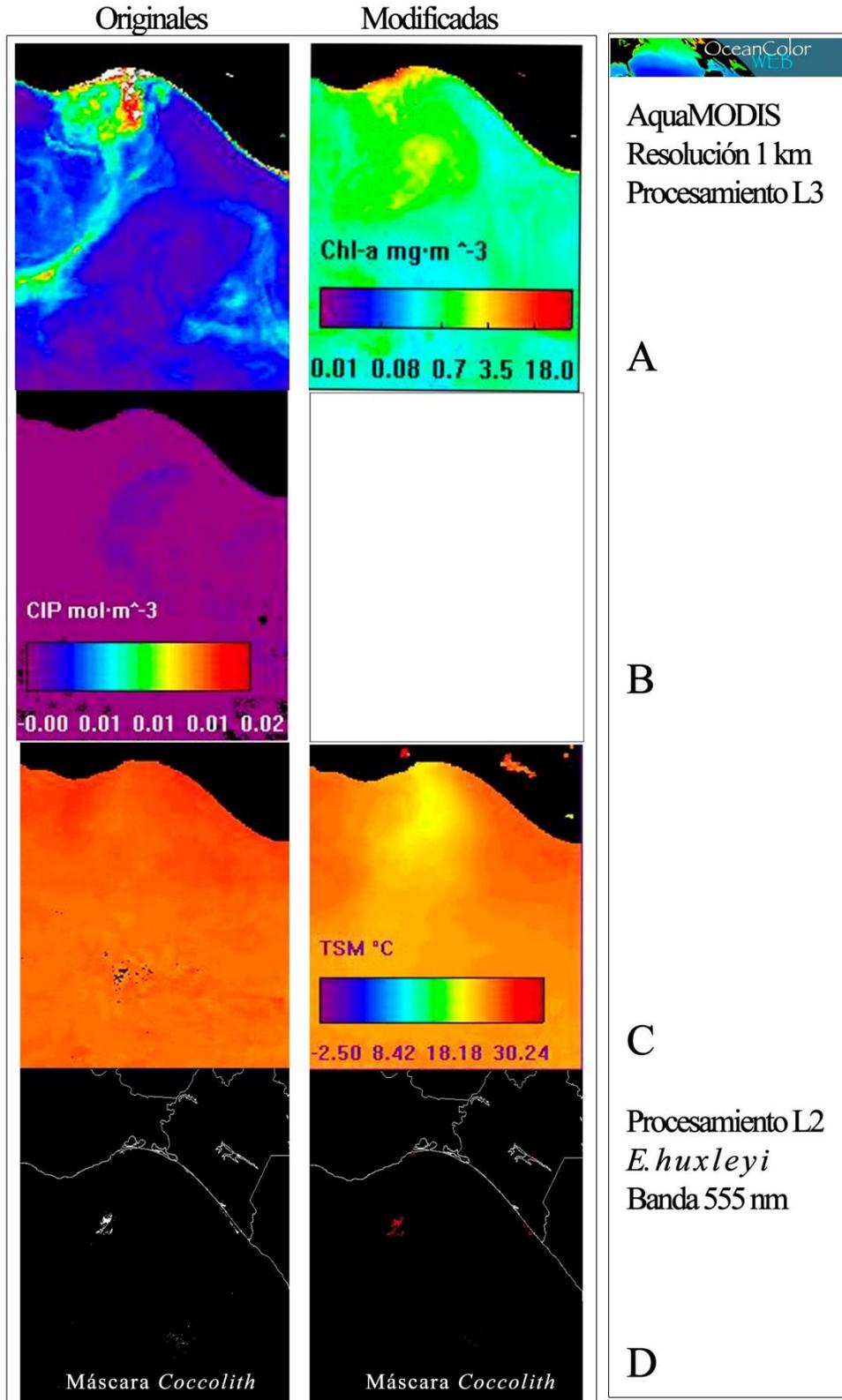


Figura 5 a-d. Correcciones a la información satelital de Chl-a, TSM y Máscara *Coccolith* (A, C y D) en la región L, el caso del CIP (B) es sin corrección.

El formato *.nc, se cambió al formato *Hierarchical Data Format* (*.hdf) para optimizar la manipulación y procesamiento de toda la información satelital.

Del proceso de recopilación de la información satelital, se descartaron las escenas diarias para las que no se registraron proliferación de *E. huxleyi*. Así, un total de 513 Máscaras *Coccolith* y 4, 380 imágenes de Chl-*a*, CIP y TSM fueron seleccionados. Con base en esta información, se procedió a realizar los siguientes procesos satelitales.

7.2. Análisis de la espacialidad

La espacialidad de las proliferaciones de *E. huxleyi* se realizó con el Análisis Clúster (ACr) (Kahru, 2015), el cual sirvió para sub-dividir o “regionalizar” a la región L “GT” (Fig. 2), en n sub-regiones o conglomerados jerárquicos, cuyas características internas son únicas y persistentes en el rango de tiempo t y $t+1$ “01 enero 2006-31 diciembre 2017” (Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez, 2013). Además de los autores mencionados, las bases del ACr están documentadas en Preisendorfer & Mobley (1988) y Kelly (1988). En el ACr, la unidad básica de ordenación es la “fusión” y la unidad más grande de ordenación es la sub-región o conglomerados jerárquicos, también nombrado conjunto de fusiones.

En resumen, para la región L las k Máscaras *Coccolith* para cualquier escala de tiempo ($t, \dots, t+1$) [diaria, mensual o anual], tiene la siguiente estructura matricial [$k(t, L), \dots, k(t+1, L)$] y sobre la base matricial se aplicó secuencialmente el ACr, como se indica a continuación:

1. Para la región L se despliegan todas las Máscaras *Coccolith* diarias registradas en el mes i del año j . Luego, mediante la estimación de la matriz de distancias (Dst), el ACr evaluó la proximidad entre ellas, para formar las primeras fusiones, mediante el pegado entre Máscaras *Coccolith*. De esta manera, se generó la primera regionalización con temporalidad mensual. Las Máscaras *Coccolith* diarias que no resultaron próximas se mantuvieron sin fusionar, hasta la segunda regionalización con temporalidad anual. Con este proceso, se generaron 12 regionalizaciones de enero a diciembre para cada año j .

2. Para la región L, se desplegaron las 12 regionalizaciones Máscaras *Coccolith* mensuales (enero-diciembre) del año j . Luego, mediante la estimación de una segunda Dst, el ACr evaluó la proximidad entre ellas, para detectar la formación de nuevas fusiones y el tamaño de las antes formadas. Las Máscaras *Coccolith* mensuales que no resultaron próximas se mantuvieron sin fusionar, hasta la tercera regionalización con temporalidad interanual. Con este proceso, se generaron 12 regionalizaciones representativas para los años 2006 al 2017.

3. Para la región L, se desplegaron las 12 regionalizaciones Máscaras *Coccolith* anuales (2006-2017). Luego, mediante la estimación de una tercera Dst, el ACr evaluó la proximidad entre ellas, para formar finalmente a los conglomerados jerárquicos finales. Las Máscaras *Coccolith* anuales que resultaron sin fusionar se asignaron al conglomerado jerárquico más cercano. Con este proceso, se generó una única imagen, que es la regionalización final de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L.

Finalmente, se estimaron las extensiones de los conglomerados jerárquicos obtenidos y en apego a ello, se realizó una primera descripción, para identificar la disposición espacial de las proliferaciones y para establecer dónde esas fueron más persistentes de ocurrir en la región L. Para el primer caso, se propuso el uso de una escala arbitraria de colores, con la que se distinguió a las proliferaciones de mayor (rojo), media (morado) y menor (azul) extensión.

7.3. Análisis de la temporalidad

Para el análisis de la temporalidad, se procedió de la siguiente manera:

1. La regionalización interanual de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L se usó espacialmente para montar sobre todas las imágenes de Chl-*a*, CIP y TSM. Con base en esta guía y por unidad de área, para los conglomerados jerárquicos obtenidos, se extrajo el promedio mensual de CIP_{*a*}, de acuerdo a Cervantes-Hernández & Egremy-Valdez (2013). Después, con esta información se estructuraron las respectivas series de tiempo.

2. Se establecieron polígonos irregulares alrededor o fuera de los conglomerados jerárquicos obtenidos y por unidad de área se extrajo el promedio mensual de Chl-*a*, CIP_f y TSM. Luego, con esta información se estructuraron las respectivas series de tiempo.

Todos los procesos satelitales se realizaron con el programa *WIM/WAM* 2016 y las series de tiempo se estructuraron con el programa *STATISTICA*® ver. 7.0. Con las series de tiempo así estructuradas se realizaron los siguientes procesos estadísticos adicionales.

Presencia temporal de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L

Para este análisis, se consideró a las series de tiempo estructuradas para el CIP_d mensual dentro los conglomerados jerárquicos obtenidos. Las series de tiempo fueron analizadas con el modelo de Clasificación por Redes Neuronales (CRN) de Haykin (1999). Para este caso, el objetivo fue verificar si las proliferaciones de *E. huxleyi* ocurren al mismo tiempo a lo largo de la región L.

Para implementar el CRN en el programa estadístico, la información de entrada fueron los registros mensuales del CIP_d y la de salida fueron estimadas en términos de probabilidad mensual o P(CIP_d). Finalmente, los resultados se representaron e interpretaron gráficamente.

Para este análisis se utilizó el CIP desde la posición de Balch *et al.* (2005) como una magnitud indirecta que indica la presencia de proliferaciones de *E. huxleyi* en la superficie del mar.

Ocurrencia mensual de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L

Para este análisis, se consideró a las series de tiempo estructuradas para el CIP_d mensual dentro los conglomerados jerárquicos obtenidos. Luego, se estructuró un año tipo con los promedios para los meses de enero a diciembre. Esta información se analizó con el modelo de CRN de Haykin (1999). Para este caso, el objetivo fue verificar en que mes del año tipo las proliferaciones de *E. huxleyi* ocurrieron a lo largo de la región L.

Para implementar el CRN en el programa estadístico, la información de entrada fueron los registros mensuales del CIP_d y las salidas se estimaron en términos de probabilidad mensual o $P(CIP_d)$. Con estas últimas estimadas de enero a diciembre, se estructuró una matriz de contingencias, constituida por i renglones [los 12 meses] y q columnas [las n $P(CIP_d)$]. La matriz de contingencias se analizó con el modelo de Análisis Multivariado de Correspondencia (AC) (Hair *et al.*, 1999). En breve, éste se implementó como sigue:

1. Se inicia con la Matriz de Contingencias (la matriz A disponible en el Anexo 1). Después, ésta fue procesada mediante una serie de operaciones algebraicas (Pielou, 1984), para estimar a las matrices de correspondencia (Corrp) y correspondencia estandarizada (CorrpX). De la última matriz, se estimó su correspondiente matriz de correlación (Cor) en q .
2. Con base en Hair *et al.* (1999), la modalidad cuarta del Análisis de Componentes Principales (ACP) se implementó con la matriz Cor en q de la matriz CorrpX, para ordenar las n $P(CIP_d)$ en obligadamente dos Componentes Principales (CP); estructurando así, un sistema de coordenadas estandarizado ($CP1 = x$, $CP2 = y$). Este último, se usó para representar espacialmente a dicha información, se conoce como la ordenación base *Unrotated* en q .
3. Para la ordenación base *Unrotated* en q , se implementó el complemento *Factor Scores*, para ordenar a los 12 meses en obligadamente dos CP, estructurando un segundo sistema de coordenadas estandarizado ($CP1 = x$, $CP2 = y$). Este último, se usó para representar espacialmente a dicha información, se conoce como la ordenación complemento *Score* en r .
4. Finalmente, ambos sistemas de coordenadas estandarizados (en r y q), se representaron especialmente en el nombrado Gráfico Perceptual Espacial (GP), para establecer la correspondencia matricial cruzada, entre ambos tipos de información.

Para interpretar el GP, las estadísticas a considerar son:

Inercia Total (IT). Con la IT magnitud, se cuantifica en promedio dentro del GP, el grado de aproximación o separación espacial que hay entre la información P(CIP_d) y los 12 meses del año tipo. Para la IT magnitud no hay un rango fijo de variación, pero comúnmente, cuando la IT magnitud es ~0.00, se obtiene la máxima aproximación espacial. Al incrementarse gradualmente la IT magnitud, la separación espacial se incrementa y cuando, IT >1.00, la separación espacial es máxima. La IT se estima con:

$$IT = \text{eigen-valor del CP1} + \text{eigen-valor del CP2.}$$

Para el AC, los dos escenarios de correspondencia (con máxima aproximación o máxima separación espacial), son permisibles de ocurrir en el GP y por tanto, no existe la incorrecta implementación del AC. Se debe de tener en cuenta, que en la matriz Corrp están explícitas las razones por las que las P(CIP_d) magnitudes tienen o no correspondencia con los 12 meses del año tipo. Por esta razón, es arbitrario afirmar que sólo uno de los escenarios de correspondencia debiera ocurrir en el GP, ya que ambos escenarios de correspondencia siempre ocurren al mismo tiempo.

En el AC, se implementó la distribución de probabilidad Chi² (Zar, 1999), para plantear el siguiente par de hipótesis:

La confrontación estadística es como se indica:

- Se acepta Ho, sí $\text{Chi}^2_c < \text{Chi}^2_{0.05}$ (P >0.05)
- Se acepta Ha, sí $\text{Chi}^2_c > \text{Chi}^2_{0.05}$ (P >0.05)

[$\text{Chi}^2_c = \Sigma (ij)$ registros de la matriz de Chi^2_c (el sub-índice C significa que es calculada), $\text{Chi}^2_{0.05}$ es el estimador esperado con = 0.05 y grados de libertad (gl) = (número total de P(CIP_d) registros -1) (número total de meses -1)].

Tomando en cuenta a los estadísticos mencionados, para el presente trabajo, con el AC se pueden generar las siguientes combinaciones de resultados:

- Caso 1. Si $IT \sim 0.00$ y se acepta H_0 . En el GP será dominante la aproximación entre las $P(CIP_d)$ magnitudes y los 12 meses del año tipo.
- Caso 2. Si $IT \sim 0.00$ y se acepta H_a . En el GP será parcialmente dominante la aproximación entre las $P(CIP_d)$ magnitudes y los 12 meses del año tipo.
- Caso 3. Si $IT \sim 1.00$ ó >1.00 y se acepta H_a . En el GP será dominante la separación entre las $P(CIP_d)$ magnitudes y los 12 meses del año tipo.

7.4. Influencia estacional

Para este análisis, se consideró por un lado, las n series de tiempo estructuradas para el CIP_d mensual dentro los conglomerados jerárquicos obtenidos y por otra parte, a las series de tiempo mensuales estructuradas para la $Chl-a$, CIP_f y TSM, fuera de los conglomerados jerárquicos obtenidos o “dentro de los polígonos irregulares” para los años del 2006 al 2017. Esta información se analizó con el modelo de Predicción por Redes Neuronales (PRN) de Haykin (1999). Para este caso, el objetivo fue verificar, cuáles fueron las tendencias netas de $Chl-a$, CIP_f y TSM en la región L, a lo largo de 12 años.

Para implementar la PRN en el programa estadístico, la información de entrada fueron los correspondientes registros mencionados de $Chl-a$, CIP_d , CIP_f y TSM, y las salidas, fueron estimadas en términos de probabilidad mensual o $P(Chl-a)$, $P(CIP_f)$ y $P(TSM)$. Con esta última información, se explicaron los tipos de correlación múltiple que se generaron entre éstas.

Todas las redes neuronales se implementaron con el programa STATISTICA© versión 7.0.

8. Resultados

8.1. Procesamiento satelital

Como se estableció, un total de 513 Máscaras *Coccolith* (Tabla I) y 4, 380 imágenes de Chl-*a*, CIP y TSM fueron seleccionadas. Debido a la gran cantidad de información satelital generada, sólo los resultados mensuales por año y los anuales fueron incluidos en el presente trabajo. Todo lo anterior fue incluido para las Máscaras *Coccolith* en el Anexo 2, para la Chl-*a* en el Anexo 3, para el CIP en el Anexo 4 y para la TSM en el Anexo 5.

Tabla 1. Matriz de Mascaras *Coccolith*, presencias utilizada para el ACr.

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Enero	1	0	0	7	4	3	2	3	1	5	2	2
Febrero	0	0	0	7	0	3	2	3	2	5	6	2
Marzo	1	8	1	7	3	4	2	3	4	6	2	3
Abril	5	7	1	5	1	2	1	5	4	4	2	2
Mayo	0	1	4	8	2	3	3	0	4	2	0	5
Junio	0	6	0	8	3	4	2	0	5	1	3	1
Julio	7	8	11	4	5	5	1	3	3	1	7	4
Agosto	0	9	14	6	3	5	4	2	4	4	3	3
Septiembre	3	13	7	8	5	2	7	8	4	3	7	4
Octubre	6	7	0	5	1	5	7	5	2	4	2	4
Noviembre	5	2	5	5	0	6	1	6	5	5	4	0
Diciembre	5	0	4	1	1	3	5	2	0	3	2	0

Dentro de las Máscaras *Coccolith* detectadas se presentaron algunas que duraron de 2 hasta 4 días contiguos alrededor de la misma localización como se muestra a continuación en la Tabla 2.

Tabla 2. Registros de Máscaras *Coccolith* que duraron 2-4 días.

	2006	2007	2008	2009
Enero				5-6
Febrero				6-7, 9-12
Marzo				15-16
Abril	17-20	9-10		31-1, 3-5
Junio				6-8, 29-30
Julio		13-14	27-28	
Agosto			6-8,12-13,19-20	17-18
Septiembre	26-27			30-1
Octubre	24-25, 27-28			
Noviembre	2-3			17-18

8.2. Análisis de la espacialidad

Con base en el último ACr aplicado de manera interanual, se delimitaron tres sub-regiones o conglomerados jerárquicos (Fig. 6). Con base en esto último, se representó la regionalización final de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L. Sin embargo, esto debe tomarse en cuenta que para los ACr involucrados en el proceso de regionalización, no se estiman estadísticos de garantía. En adelante, para referirse a las sub-regiones o conglomerados jerárquicos se usó el término proliferación (P_n).

El uso de la escala arbitraria de colores, quedó de la siguiente manera: La P1 se identificó con el color rojo, con extensión de 200 km, la P2 se identificó con el morado, con 178 km y la P3 con el azul, con 135 km.

En la región L, la P1 se localizó frente a las costas orientales del GT limítrofe con Guatemala. Ahí, la principal influencia terrestre por el aporte pluvial es por los ríos Suchiate, Naranjo y Samala. La P1 tuvo 9 años respecto a Máscaras *Coccolith* (2006, 2008, 2009-2012, 2014, 2016 y 2017), siendo el año 2008, el que registró mayor detección de Máscaras *Coccolith*.

En la región L, la P3 se localizó frente a las costas centrales del GT, entre Salina Cruz y Puerto Arista, Oaxaca. Ahí, la principal influencia terrestre por el aporte fluvial es por el río Tehuantepec y los sistemas lagunares Huave - Mar Muerto. La P3 se presentó en todos los 12 años respecto a Máscaras *Coccolith*, siendo los años 2007 y 2014, los que registraron mayor detección. Cabe destacar que al norte del río Copalita, Oaxaca, la P3 mostró una extensión de 25 km, donde las proliferaciones de *E. huxleyi* son persistentes. Ahí, también tienen influencia terrestre por el aporte fluvial los ríos Ayuta, Grande y Astata (Figura 6).

De frente a estas últimas costas centrales, pero a una distancia de ~100 km mar dentro se localizó a la P2, en las costas occidentales. La P2 se presentó principalmente en los años 2009 y 2011, respecto a Máscaras *Coccolith*.

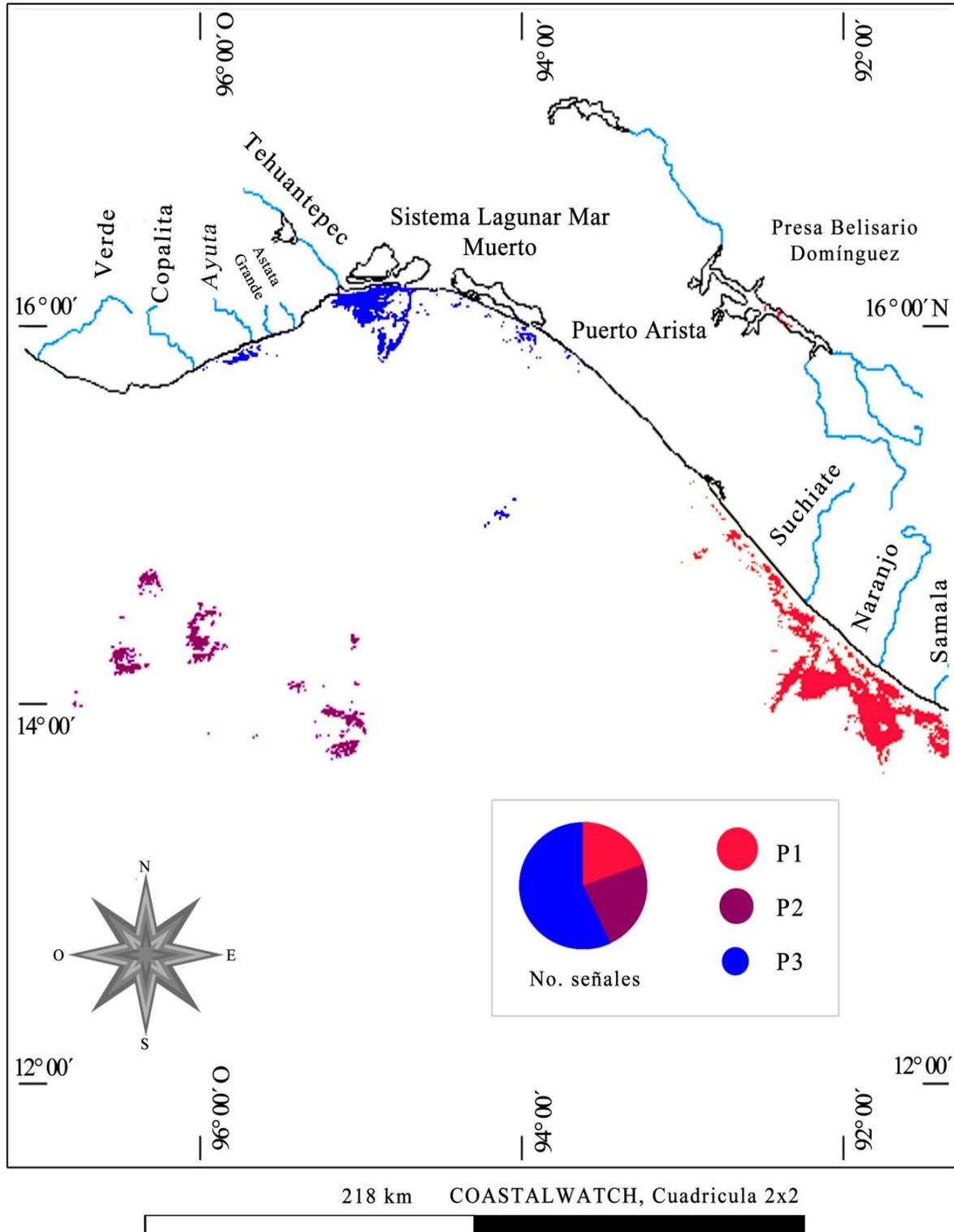


Figura 6. Regionalización de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L, periodo 2006-2017. Las proliferaciones están indicadas como P1, P2 y P3. Por otra parte, el gráfico de porcentajes (color), indica el número de Máscaras *Coccolith* contenidas en cada P.

8.3. Análisis de la temporalidad

Presencia temporal de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L

En apego a los resultados que el programa *Statistica* generó (que incluyen modelos predictivos lineales, lineales de multicapa y radiales), se decidió usar el CRN lineal de multicapa, para verificar si las proliferaciones de *E. huxleyi* ocurren al mismo tiempo a lo largo de la región L. El CRN (Fig. 7), se estructuró con tres capas neuronales lineales y “no lineales” en las capas internas neuronales. En el CRN, la CIP_d información satelital mensual se resolvió simultáneamente para cada P_n . Así, un modelo lineal se usó para integrar y reconocer a la CIP_d información [$A1 = a + (b \cdot CIP_d)$]. Entre las capas neuronales 1 y 2, se usó un modelo lineal como señal sináptica [$S1 = c + (d \cdot A1)$]. La capa neuronal 2 se activó con un modelo exponencial [$A2 = (e^{S1})$]. Entre las capas neuronales 2 y 3, se usó un modelo radial como señal sináptica [$S2 = ((A2 - f)^2 \cdot f)$]. La capa neuronal 3 se activó con un modelo lineal [$A3 = g + h \cdot (S2)$]. Mediante la interacción combinada de las ecuaciones antes descritas, fueron predichas las $P(CIP_d)$ en las P1, P2 y P3 (Fig. 8).

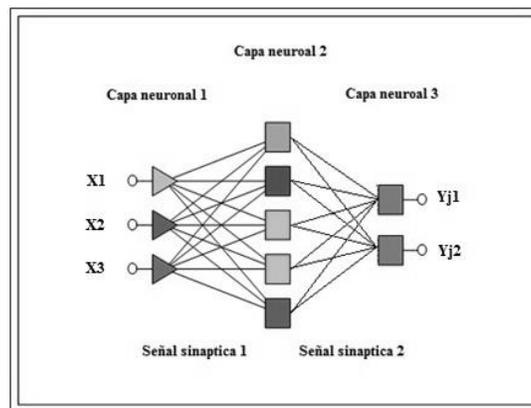


Figura 7. CRN lineal multicapa.

La tendencia neta en la $P(CIP_d)$ para la P1 fue al ascenso. La tendencia neta en la $P(CIP_d)$ para la P2 fue al descenso. La tendencia neta en la $P(CIP_d)$ para la P3 mostró un domo, cuyo máximo coincide con bajas $P(CIP_d)$ en las P1 y P2. Los mínimos, ocurrieron cuando las $P(CIP_d)$ en las P1 y P2 ascendieron.

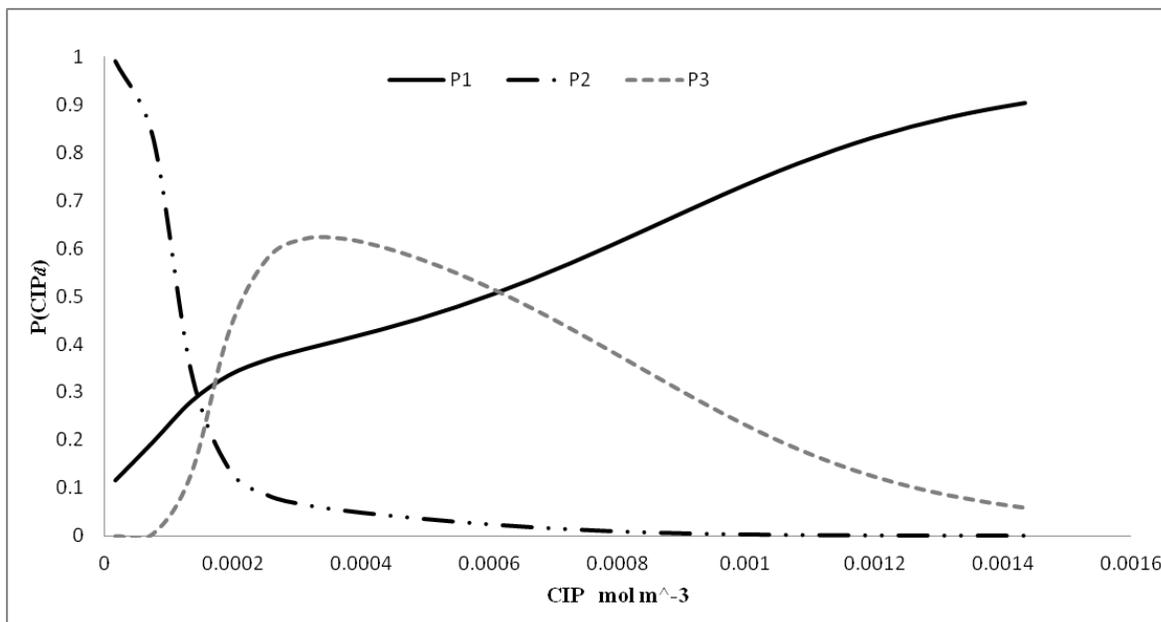


Figura 8. Persistencia temporal del CIP, tendencia probabilística del $P(CIP_d)$ en el eje Y, en el eje X el CIP de la P1, P2 y P3.

Los resultados antes descritos, sugieren que las proliferaciones de *E. huxleyi* no ocurrieron al mismo tiempo a lo largo de la región L. Adicionalmente, ninguna de ellas exhibió tener la misma variación estacional en sus magnitud CIP_d . En la Figura 8, está indicando que los máximos de tendencia $P(CIP_d)$ no están sobrepuestos, de manera que, estacionalmente el desarrollo de las tendencias está relacionado con los cambios temporales que ocurren en las condiciones oceanográficas (explicación más adelante).

Ocurrencia mensual de las proliferaciones de *E. huxleyi* en la región L.

En apego a los resultados que el programa *Statistica* generó, que incluyen modelos predictivos lineales, lineales de multicapa y radiales, se decidió usar el CRN radial, para explicar en qué meses del año tipo, las proliferaciones de *E. huxleyi* ocurrieron a lo largo de la región L.

El CRN (Fig. 9), se estructuró con tres capas neuronales y ahí, están incluidas ecuaciones lineales (en los espacios sinápticos) y ecuaciones lineales y “no lineales” (en las capas internas neuronales). En el CRN, la CIP_d información satelital mensual se resolvió simultáneamente para cada P_n . Así, un modelo lineal se usó para integrar y reconocer a la CIP_d información [$A1 = a + (b \cdot CIP_d)$]. Entre las capas neuronales 1 y 2, se usó un modelo lineal como señal sináptica [$S1 = c + (d \cdot A1)$]. La capa neuronal 2 se activó con un modelo exponencial [$S2 = ((A2 - e)^2 \cdot f)$]. La capa neuronal 3 se activó con un modelo lineal [$A3 = g + h \cdot (S2)$]. Mediante la interacción combinada de las ecuaciones antes descritas, fueron predichas las $P(CIP_d)$ en las P1, P2 y P3 (Fig. 10).

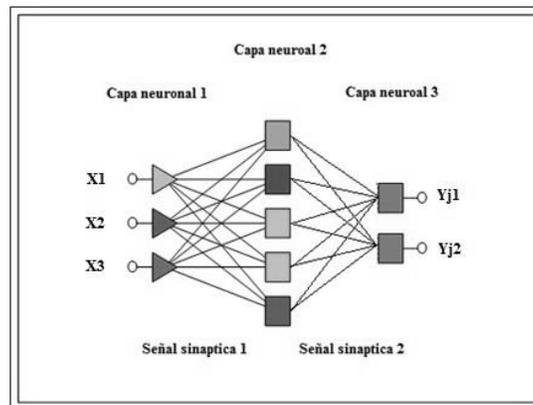


Figura 9. CRN radial.

Con base en lo anterior, se estructuró la Matriz de Contingencias (la matriz A disponible en el Anexo 1), la matriz $CorrpX$ está inscrita en el Anexo 7. Sobre de esta base de resultados, a continuación se muestran la matriz $Corrp$ (Tabla 3) y el gráfico perceptual (Fig. 10).

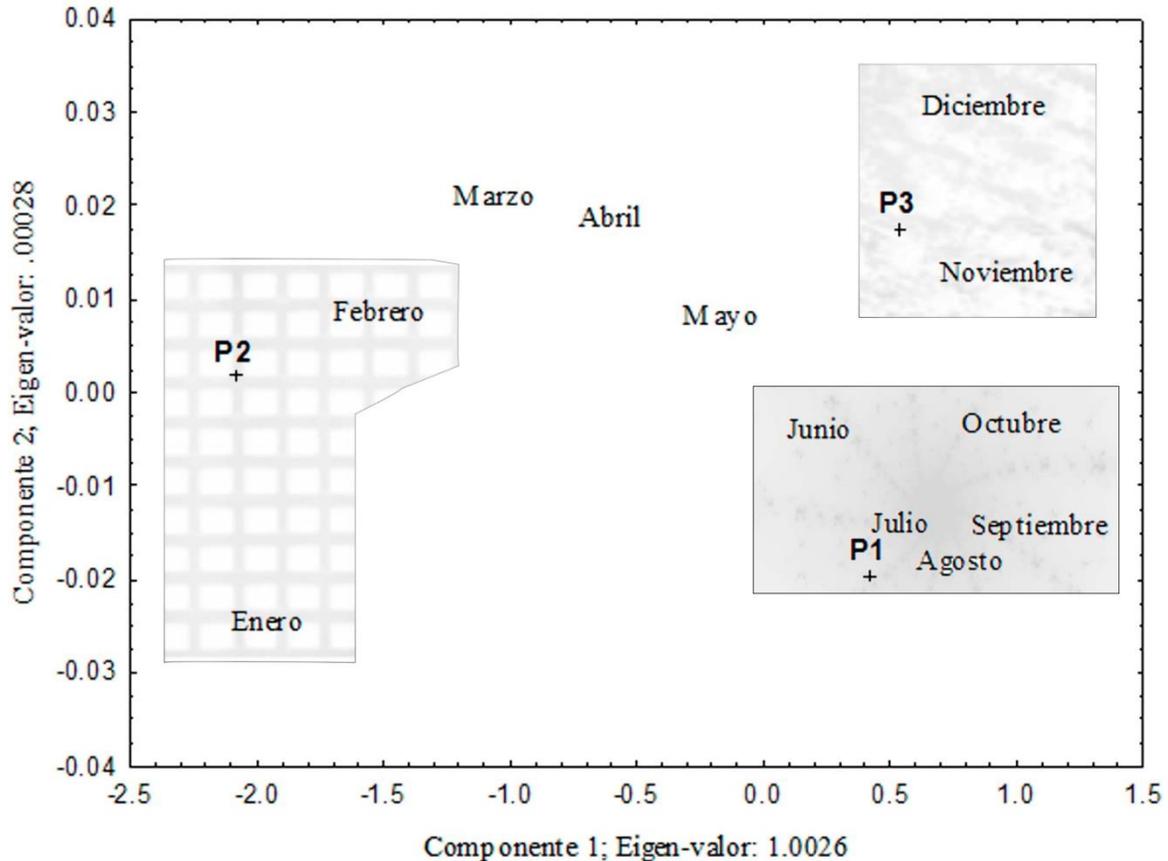


Figura 10. GP generado con la matriz $CorrpX$. La ordenación base Unrotated en q son las $P(CIP_d)$ en las P1, P2, P3 y su complemento, el Score en r son los meses. Componente 1 = CP1, Componente 2 = CP2. Los rectángulos con diferentes tipos de lineado son los sub-grupos de clasificación por correspondencia que pueden establecerse. Las estadísticas del AC son: $IT = 1.00$, se acepta H_a [$\chi^2_c = 12.03 > \chi^2_{0.05} = 0.05$ ($gl = 12$), $P < 0.05$].

Para el AC, se concluyó lo siguiente:

- El Caso 3 del AC ocurrió. $IT \sim 1.00$ y se acepta H_a . En el GP es dominante la separación entre las $P(CIP_d)$ magnitudes y los 12 meses del año tipo.
- La $P(CIP_d)$ en P1 la separación se incrementó durante la temporada de lluvias abarcando a los meses de junio a octubre, con la mayor intensidad en las proliferaciones de *E. huxleyi* de junio a septiembre. En la P1, de ocurrir proliferaciones de los meses restantes, esas son de muy baja intensidad, tal y como se estableció en la Figura 10.

- La $P(CIP_d)$ en P2 la separación se incrementó en la temporada de secas de enero a febrero, con la mayor intensidad en las proliferaciones de *E. huxleyi* en febrero. En la P2, de ocurrir proliferaciones de los meses restantes, esas son de muy baja intensidad, tal y como se estableció en la Figura 10.

- La $P(CIP_d)$ en P3 la separación se incrementó durante la temporada de secas, coincidiendo con la temporada de Tehuanos en la región L, entre octubre y diciembre, cuando ocurrió la mayor intensidad en las proliferaciones de *E. huxleyi*. En la P3, de ocurrir proliferaciones los meses restantes, esas son de muy baja extensión, tal y como se estableció en la Figura 10.

- En la región L, no se registraron proliferaciones de *E. huxleyi* durante los meses de marzo y mayo. Esto se justifica, debido a que se ocurrió el Caso 3 del AC.

De manera análoga, las mismas conclusiones se obtienen de la matriz Corrp (Tabla 3).

Tabla 3. Matriz Corrp, IT=1.002 Chi²=12.035 gl=22 p=0.956.

	$P(CIP_d)$ P1	$P(CIP_d)$ P2	$P(CIP_d)$ P3
Enero	0.087	0.941	-0.029
Febrero	0.142	0.776	0.081
Marzo	0.211	0.599	0.188
Diciembre	0.524	-0.150	0.625

Los pares de meses-proliferaciones que tienen mayor correspondencia, se indican con las magnitudes positivas y las que tiene menor correspondencia se indican en magnitudes negativas.

- La $P(CIP_d)$ en P1 la correspondencia se incrementó durante los meses de junio a octubre, con la mayor intensidad en las proliferaciones de *E. huxleyi* de junio a septiembre.

- La $P(CIP_d)$ en P2 se incrementó durante la temporada de secas de enero a febrero, con la mayor intensidad en las proliferaciones de *E. huxleyi* el mes de febrero.

- La $P(CIP_d)$ en P3 se incrementó durante octubre y diciembre, cuando ocurrió la mayor intensidad en las proliferaciones de *E. huxleyi*.

8.4. Influencia estacional

En apego a los resultados que el programa *Statistica* generó (que incluyen modelos predictivos lineales, lineales de multicapa y radiales), se decidió usar el PRN lineal multicapa, con el objetivo de verificar a lo largo de todo el periodo en estudio, cuáles fueron las tendencias netas de Chl-*a*, CIP_f y TSM en la región L.

El PRN (Fig. 11), se estructuró con tres capas neuronales y ahí, están incluidas ecuaciones lineales en los espacios sinápticos, y ecuaciones lineales y “no lineales” en las capas internas neuronales. En el PRN, la información satelital mensual de Chl-*a*, CIP_f , CIP_d y TSM se resolvió simultáneamente para cada P_n , en el entendido que CIP_d es medida indirecta de las proliferaciones. Para este caso, toda esa información se consideró nombrarla como la X_i información. Así, un modelo lineal se usó para integrar y reconocer a la X_i información [$A1 = a + (b \cdot X_i)$]. Entre las capas neuronales 1 y 2, se usó un modelo lineal como señal sináptica [$S1 = c + (d \cdot A1)$]. La capa neuronal 2 se activó con un modelo exponencial [$A2 = (e^{-S1})$]. La capa neuronal 3 se activó con un modelo lineal [$A3 = g + h \cdot (S2)$]. Mediante la interacción combinada de las ecuaciones antes descritas, fueron predichas las $P(Chl-a)$, $P(CIP_f)$ y $P(TSM)$ en las P1, P2 y P3 (Fig. 12).

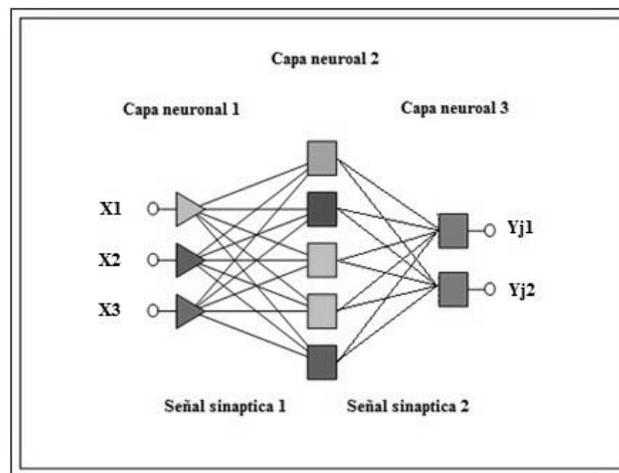


Figura 11. PRN lineal multicapa.

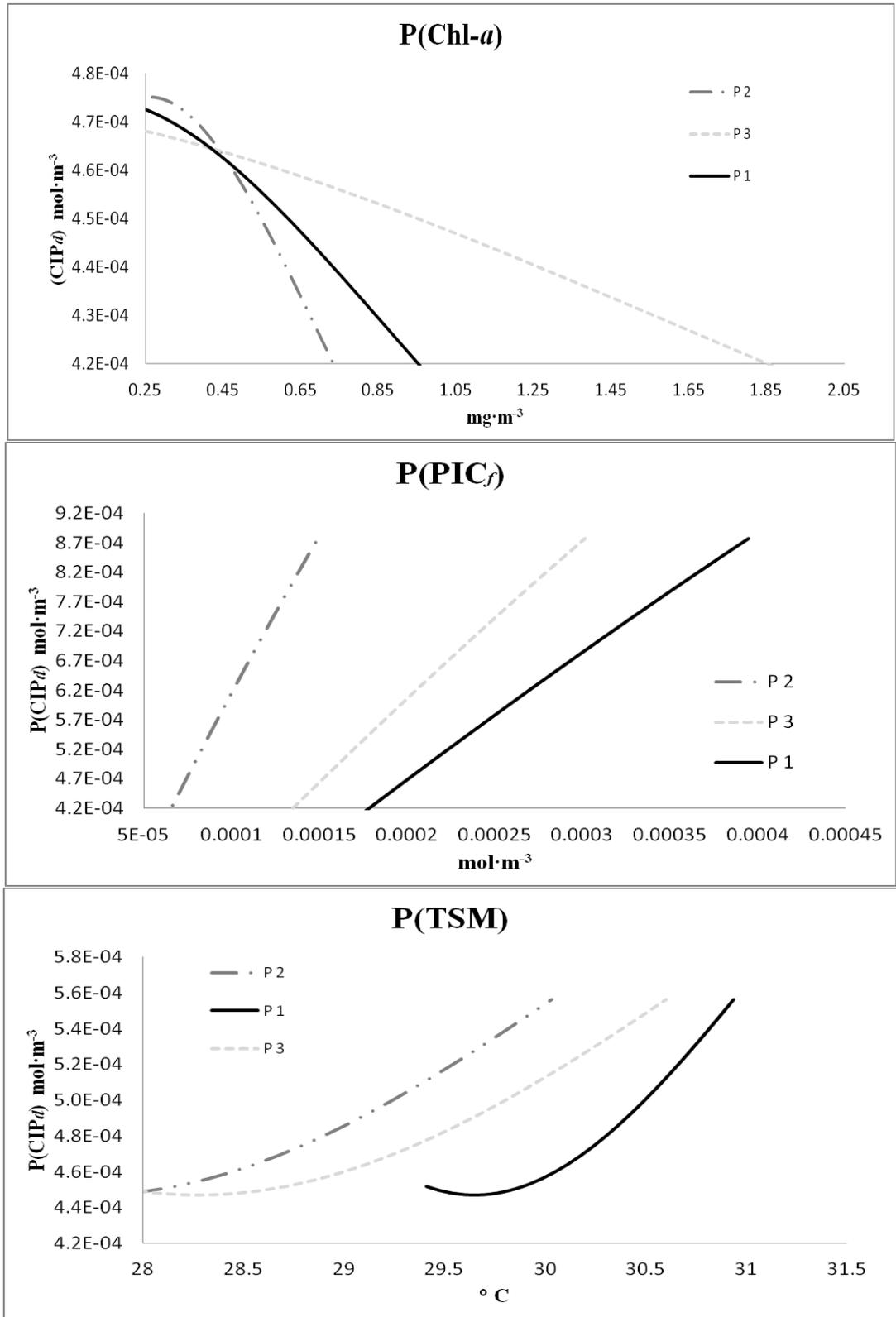


Figura 12. Tendencias probabilísticas de P1, P2 y P3, en el eje X: arriba P(Chl-*a*), en medio P(CIP_f) y abajo P(TSM), en el eje Y, las tendencias de P(CIP_d).

Con base en los resultados del PRN (Fig. 12) se concluyó lo siguiente:

Chl-*a*

En la parte superior, respecto a la Chl-*a* se concluyó lo siguiente; las P1, P2 y P3 descienden ya que tienen una relación inversamente proporcional no lineal ($R^2_m = 0.43$). Siendo P3 la que tiene un descenso en la señal con un intervalo más amplio de 0.25 a 1.85 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, seguido de la P1 con 0.25 a 0.95 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ y por último la P2, que tiene la señal más baja, con un intervalo más corto en descenso de 0.25 a 0.75 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$.

CIP

En la parte media, respecto al CIP se concluyó lo siguiente: las P1, P2 y P3 se incrementa de forma lineal ($R^2_m = 0.85$). Siendo P1 la que tiene una señal más alta de 0.2 a 0.4 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$, seguido de la P3 que va de 0.15 a 0.3 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$ y por último la P2, con la señal más baja de 5⁻⁵ a 0.15 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$.

TSM

En la parte inferior, respecto a la TSM se concluyó lo siguiente: las P1, P2 y P3 se incrementan de forma no lineal ($R^2_m = 0.9$). Siendo P1 la que tiene una señal más alta de 29.5 a 31 °C, seguido de la P3 que va de 28 a 30 °C y por último la P2, que tiene la señal más baja de 28 a 30.5 °C.

9. Discusión

Con la implementación y el análisis de información satelital, se resolvió la dificultad técnica que implica el seguimiento y monitoreo de las proliferaciones de *E. huxleyi* en grandes extensiones oceanográficas, conservando la simultaneidad temporal. Lo anterior es importante a considerar, porque gracias a ello, finalmente, se justificaron las primeras recomendaciones, donde se indicó que para el desarrollo del presente trabajo, eran necesarios realizar muestreos *in-situ*. Las figuras 6 y 10 son los principales productos que representan a las primeras guías espacial y temporal, que pueden ser tomadas en cuenta para la planificación específica de muestreos *in-situ*.

Gracias a que el conocimiento derivado de sensores remotos sobre las proliferaciones de *E. huxleyi* en la superficie del océano es eficiente en la actualidad, la aplicación de los resultados en las Figuras 6 y 10, es como la señalada por Tyrrell *et al.* (1999). Sin embargo, los parches de agua brillantes en ellas, no siempre corresponden a las proliferaciones, como lo hace notar Holligan *et al.* (1983), es por ello que la evidencia satelital se corrobora mensualmente con muestreos *in-situ*, para calibrar y mejorar su detección continuamente (NASA, 2021). Del mismo modo que hicieron Brown & Yoder (1994) y Brown (1995) para separar su firma espectral a 555 nm (McClain *et al.*, 1995), de otros grupos fitoplanctónicos.

Análisis de la espacialidad

Para el análisis de la espacialidad, se planteó la hipótesis donde las proliferaciones de *E. huxleyi* serán persistentes en las costas orientales y centrales del GT y no así en sus costas occidentales, esta hipótesis se fundamentó tomando en consideración los siguientes criterios:

1. A lo largo del GT, las costas orientales tienen una mayor influencia de descarga fluvial en comparación con las costas occidentales, mientras que en las centrales, la influencia debiera ser similar debido a la influencia de los sistemas lagunares Huave y Mar Muerto (Tapia-García *et al.*, 2007), por lo tanto debería formarse una región independiente de alta producción primaria, sin relación estacional con el incremento de la producción primaria,

que ocurre durante el invierno en el occidente del golfo como afirman Robles-Jarero & Lara-Lara (1993).

Al respecto, los resultados mostrados en la Figura 6, son una evidencia sólida que sustenta lo indicado por Tapia-García *et al.* (2007), asumiendo que para las costas orientales, no se cuenta con trabajos enfocados a describir la variación espacial de la Chl-*a*. En este sentido, la P(CIP_d) registrada en P1 para *E. huxleyi*, funciona como indicador indirecto de la producción primaria (Fig. 8) y que adicionalmente, ocurre durante la temporada de lluvias (Fig. 10).

2. En la región central del GT, existe la presencia de una lengua de producción primaria, que ocurre de octubre a abril, con máximo desarrollo de noviembre a enero con máximos del 80% de cobertura en invierno (temporada de secas o Tehuanos) y mínimos en verano (temporada de lluvias) con base en Lluch-Cota *et al.* (1997). Análogamente Romero-Centeno & Zavala-Hidalgo (2003) registraron los valores máximos de productividad en invierno, mínimo en mayo-junio, y un máximo relativo en julio. Al igual que Yoshikasu *et al.* (2012) también registran cambios estacionales de la Chl-*a* y concluyeron que los altos niveles de clorofila ocurren de octubre-marzo.

En este aspecto, así como la P(CIP_d) registrada, la concentración de Chl-*a* asociada a las proliferaciones de *E. huxleyi* también forma parte de producción primaria. Por esta razón, se sugiere que los resultados obtenidos, indican que a lo largo las costas occidentales, las proliferaciones de *E. huxleyi* ocurren y siguen el mismo patrón espacial y estacional que la producción primaria registrada por los autores antes mencionados. Es preciso señalar que esto último no fue directamente verificado, porque la Chl-*a* al interior de las proliferaciones no está disponible en los productos satelitales L2_LAC_OC.nc / sub-producto I2 FLAGS / “Máscara *Coccolith*”.

En términos de regionalización, la comparación entre los patrones espaciales de la producción primaria registrados en la literatura y las proliferaciones de *E. huxleyi* (Fig. 6), sugieren consistentemente, que entre la porción occidental y las costas centrales del GT,

durante el transcurso de la temporada de secas o Tehuanos, ocurre persistentemente la formación de las proliferaciones indicadas en P2; y en las costas orientales, durante el transcurso de la temporada de lluvias, ocurre persistentemente la formación de las proliferaciones indicadas en P1. Así como indirectamente fue señalado por Tapia-García *et al.* (2007), cuando P2 está presente, la P1 no lo está; y lo inverso ocurre, cuando ésta última está presente. Por el contrario, se identificaron bajas proliferaciones de *E. huxleyi* en las costas centrales durante el transcurso de la temporada de secas o Tehuanos, pero ahí, debido a su baja presencia, se les consideró como proliferaciones transitorias.

Dentro de este orden de ideas, en la temporada de lluvias, se establecieron condiciones costero/marinas en las costas orientales del golfo, que favorecen la proliferación de *E. huxleyi* (Fig. 6, P1) como un oportunista, logrando las mayores extensiones y como se demostró con la P(CIP_d), con una mayor persistencia temporal (Fig. 8).

De igual forma la producción primaria, en términos del CIP, tiene una mayor exportación hacia los sedimentos cuando la TSM disminuye, y es menor cuando la TSM aumenta (Laws, 2004; Smith *et al.*, 2006). Los frentes térmicos más cálidos, se registraron hacía las costas orientales durante la temporada de lluvias y para este caso, desde la posición de los autores, la tasa metabólica de consumo del CIP es muy alta por el aumento de la TSM; lo que sugiere, un aumento en la depredación entre especies y generando con ello, un retraso en el flujo de exportación hacia los sedimentos del CIP.

La producción primaria juega un papel importante, principalmente en el occidente del GT. Con la columna de agua estratificada en el occidente del golfo, la producción primaria debe aumentar como lo indicaron Laws (2004) y Smith *et al.* (2006), debido a un flujo de exportación bajo del CIP hacia los sedimentos. Por otro lado, Robles-Jarero & Lara-Lara (1993) indicaron que el micro-fitoplancton tuvo una contribución importante sobre la Chl-*a* estimada, y la concentración ascendió gradualmente hacia el oriente del golfo. Con base en lo anterior, tenemos un indicio que ayuda a saber porque hay una moderada presencia de *E. huxleyi* en las costas centrales.

Los resultados obtenidos sobre la regionalización de las proliferaciones de *E. huxleyi*, indican que a lo largo del GT la especie prolifera tanto en ambientes costero/marinos oligotróficos (Weeks *et al.*, 2004), como en los enriquecidos por nutrientes vía surgencia eólica en el occidente del GT y descarga fluvial en el centro. Lo que sustenta su amplia adaptabilidad a distintas condiciones ambientales como afirman Cook *et al.* (2011), Iglesias-Rodríguez *et al.* (2006) y Medlin *et al.* (1996).

En la opinión de Machain-Castillo *et al.* (2008) en la costa oriental del GT, la disminución de la biomasa del fitoplancton es ocasionada por el intenso transporte mecánico que el agua genera al ingresar desde los ríos, ya que fragmenta las células planctónicas y aumenta la materia orgánica, este proceso contribuye a la disolución de los carbonatos, afectando la abundancia del plancton calcificante, como los foraminíferos.

Sin embargo, lo antes propuesto, pareciera no afectar a las proliferaciones de *E. huxleyi*, pero sí es un limitante en su distribución de acuerdo a Milliman *et al.* (1999), por esta razón y con base en una inspección más detallada de la Figura 6, las proliferaciones en P1, evidenciaron estar un tanto alejadas de la costa, donde la influencia fluvial es menor, de manera que, las proliferaciones evitan la reducción de la luz y la disolución de sus estructuras carbonatadas. Pero el rango de la distribución, evidencia que la competencia con otras especies del fitoplancton debe ser menor, porque como lo indicaron los últimos autores, la sobrepoblación de cocolitofóridos y el desprendimiento de sus cocolitos producen una lluvia continua de carbonato de calcio, que generan un gradiente de alcalinidad desde las aguas superficiales hasta las profundas.

Como se ha mostrado en la Figura 6, las proliferaciones de *E. huxleyi* en P3 aparentemente no proliferaron en las costas centrales del GT, registrando la menor extensión (segregada) y poca persistencia (Fig. 8). Por esta razón, se consideró que las proliferaciones son transitorias en las costas centrales. Esto mismo se concluyó para las proliferaciones en P2, localizadas en la región oceánica occidental fuera del GT y su presencia aquí, está relacionada con los desplazamientos del agua superficial marina, que provocan los chorros

de viento. Luego entonces, en el presente estudio, se consideró que las proliferaciones P2 occidentales, son procedentes de las proliferaciones P3 en el centro del GT.

Por lo que concordamos con Huntsman & Barber (1997), Reynolds (2006), Fraisse *et al.* (2015), autores que estudian las condiciones oceanográficas y la alta turbidez, factores que provocan la destrucción de cualquier célula de fitoplancton, lo que probablemente ocurra en las costas centrales y región media oceánica del GT. Dichos factores antes mencionados, afectan durante la temporada de secas o Tehuanos, en primer lugar, inciden los chorros de viento desde las costas centrales, deprimiendo la superficie marina costera y desplazando el agua superficial marina hacia la región oceánica fuera del GT, exponiendo la termoclina y las aguas con bajas temperaturas provenientes de la capa sub-superficial (Barton *et al.*, 1993; Trasviña *et al.*, 1995). En segundo lugar, la región media oceánica en el GT está influenciada por el mayor esfuerzo eólico (Velázquez-Muñoz *et al.*, 2011) y los chorros de viento que lo atraviesan, provocan el arrastre del agua superficial generando una mezcla vertical extremadamente turbulenta (Trasviña *et al.*, 1995; Barton *et al.*, 2009).

Ahora se analiza un ejemplo de coincidencias entre los cambios oceanográficos y las proliferaciones. La proliferación registrada en el occidente “P2” en abril del 2006, ya que Flores-Vidal *et al.* (2011) registraron un evento Tehuano en la segunda semana de abril del 2006, el cual generó un remolino anticiclónico, después de ejercer un $\tau_y \approx 0.25 \text{ Nm}^{-2}$ dos días continuos. En otras palabras, probablemente la proliferación registrada durante cuatro días se originó posterior al remolino anticiclónico. Sin embargo, las coincidencias en las proliferaciones registradas en el occidente “P2”, es importante utilizar el mapa regionalizado y calibrarlo con modelos de nutrientes y productividad en la región occidental del GT.

En resumen, de acuerdo a la información recabada en el occidente del GT “P2”, es importante considerar que, la probabilidad que las proliferaciones registradas sean causadas por el aporte de nutrientes de la región central “P3”, además, por la formación de los remolinos anticiclónicos, ya que la duración de los remolinos anticiclónicos funcionan como sumidero de dióxido de carbono, pero con niveles mínimos de carbón inorgánico

disuelto y presión parcial de dióxido de carbono, provocan condiciones favorables para la proliferación de cocolitofóridos (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015).

Análisis de la temporalidad

En perspectiva de la regionalización, las proliferaciones de *E. huxleyi* (Fig. 6), siguen los patrones espaciales de producción primaria reportados en la literatura para las costas occidentales y centrales; así como, lo deducido para las costas orientales. En consecuencia hay tres puntos destacados que se explican a continuación:

1. Las costas occidentales tienen la mayor producción primaria y de ésta, las proliferaciones de *E. huxleyi* tienen una moderada contribución. Esto ocurre al final de la temporada de secas o Tehuanos en la P2 entre enero y febrero (Fig. 10).
2. Las costas centrales tienen la menor producción primaria y de ésta, las proliferaciones de *E. huxleyi* tienen una escasa contribución durante toda la temporada de secas o Tehuanos en la P3 (Fig. 10).
3. Las costas orientales tienen la segunda mayor producción primaria y de ésta, las proliferaciones de *E. huxleyi* tienen una alta contribución. Esto ocurre durante la temporada de lluvias en la P1 de junio a octubre (Fig. 10).

A demás de lo establecido en el análisis de la espacialidad, los tres puntos antes sugeridos, tienen un fundamento parcial a juicio de que en las regiones tropicales, las proliferaciones de *E. huxleyi* ocurren durante todo el año (Tyrrey & Merico, 2004); tal y como fue descrito en el modelo tridimensional de Balch (2004) (Fig. 1). Sin embargo, en el GT los momentos de proliferación, con sus respectivas diferencias en dominancia, extensión y persistencia, ocurrieron en dos temporadas climáticas: por efectos de la descarga fluvial y por el estrés del viento se incrementa la concentración de nutrientes. Por consiguiente, se concluye que al menos en el GT, las proliferaciones de *E. huxleyi* no ocurren durante todo el año y ellas en definitiva, no están presentes durante los meses de marzo, abril y mayo (Fig. 10).

Por otra parte, se corroboró la presencia de proliferaciones de *E. huxleyi* en las costas occidentales y orientales del GT donde se ha registrado alta PPN; pero no así, en las regiones de mayor influencia eólica, como las costas centrales y las regiones oceánicas. Esto último, no es consistente desde el punto de vista de Balch (2004), quién menciona que en sistemas altamente eutróficos como son las áreas de surgencia estacional, la dominancia en las proliferaciones se vuelve mono específica, favoreciendo el incremento en la biomasa de *E. huxleyi* (Fig. 1). No obstante, esto último no pudo verificarse con base en los resultados obtenidos (Figs. 6, 10).

Ecología

El presente trabajo es pionero en registrar las temporadas en que ocurren las proliferaciones de cocolitofóridos (*E. huxleyi*) a nivel regional, por lo tanto, aceptamos la hipótesis donde la variación mensual de las proliferaciones deberá seguir los patrones estacionales documentados para las variables oceanográficas específicas tales como TSM, CIP y biológicas como Chl-*a*.

Antiguamente se creía que las proliferaciones sólo ocurrían en las regiones oceánicas con grades surgencias estacionales (Nissen *et al.*, 2018), como el Ártico y Subártico (Kondrik *et al.*, 2018), Benguela (Weeks *et al.*, 2004), Patagonia (Signorini *et al.*, 2006), Atlántico Norte (Perrot *et al.*, 2016). Pero en el 2013, Schollaert Uz y colaboradores demostraron que hay una reducción progresiva de las proliferaciones en las regiones más frecuentes y extensión en otras. Los resultados obtenidos han demostrado que las condiciones ambientales del GT son favorables para la proliferación de cocolitofóridos. La alta productividad del GT se debe principalmente a los procesos de surgencia y mezcla vertical de las aguas sub-superficiales, que traen consigo fosfatos, silicatos, nitratos y nitritos en altas concentraciones, gracias a los nutrientes se incrementa la red trófica (Ortega-García *et al.*, 2000). Las proliferaciones encontradas se registraron asociadas con incrementos de temperatura entre 28 - 31 °C y CIP entre 0.1 - 0.4 mol · m⁻³, así como descensos de Chl-*a* entre 0.25 - 1.85 mg · m⁻³.

Para concluir, el GT se localiza dentro de la zona sub-tropical de acuerdo a la zonación biogeográfica de cocolitofóridos con base en Winter *et al.* (1994) y Saavedra-Pellitero (2006), caracterizada por siete especies de cocolitofóridos: *Discosphaera tubifera*, *Rhabdosphaera clavigera*, *Umbellosphaera* spp., *Florisphaera profunda*, *Umiliscophaera sibogae*, *Thorosphaera flabellata* y *Syracosphaera* spp. Además, en las dos regiones contiguas tanto al norte en la zona templada como al sur en la Tropical podemos encontrar las especies más abundantes del mundo, en primer lugar *E. huxleyi* seguida de *Gephyrocapsa oceanica* (López Otálvaro *et al.*, 2008).

Adicionalmente a los registros mencionados, sabemos que *E. huxleyi* es la especie que aumenta su tasa de crecimiento en intervalos más amplios de temperatura y dióxido de carbono, en contraste con *G. oceanica* la cual tiende a reducir su crecimiento a mayores temperaturas a causa de una mayor sensibilidad a los cambios de dióxido de carbono (Gafar & Schulz, 2018), por lo tanto, *E. huxleyi* es un buen indicador de la producción comunitaria de cocolitofóridos en la mayoría de provincias biogeográficas.

Por nuestra parte, con los resultados obtenidos se validó el CIP como factor indirecto para detectar las proliferaciones de cocolitofóridos (*E. huxleyi*), con base en los patrones detectados por Balch *et al.* (2005) dentro de las imágenes L2 y L3, en otros términos, siempre que se detectaron señales de cocolitofóridos ocurrieron incrementos de CIP. De igual manera, se obtuvo el comportamiento de las proliferaciones respecto a la Chl-*a*, CIP y TSM, en la Figura 13 se detalla el contraste entre estas, se relacionaron directamente con la TSM, dicho de otra forma, se presentó un incremento de las proliferaciones cuando la temperatura se incrementó y respecto a la Chl-*a* la relación fue inversa, es decir, las proliferaciones aparecieron cuando la Chl-*a* descendió. El incremento en CIP indica la ocurrencia de las proliferaciones como se mencionó anteriormente.

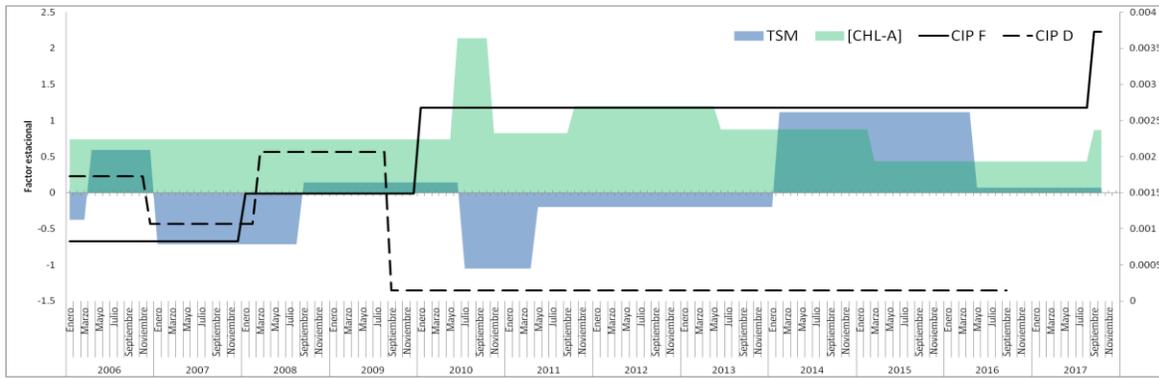


Figura 13. Detección de cambio de régimen para la Chl-a, CIP (CIP F = fuera de las proliferaciones y CIP D = dentro) y TSM, utilizando el parámetro de peso de Huber 1.

Es por ello que concordamos con Bretherton *et al.* (2019), las respuestas de los cocolitofóridos están moderadas por varios factores además de la química del carbonato oceánico que influye en su productividad, entre ellos se deben considerar las interacciones abióticas, como la disponibilidad de luz, temperatura y nutrientes, así como las bióticas a lo largo de la temporada de proliferación; específicamente, es importante indicar que la biomasa de cocolitofóridos es mayor cuando la de diatomeas está más limitada por el ácido silícico, lo que coincide con los niveles de luz más altos y hacia el final de la temporada de crecimiento, sin embargo, la biomasa de cocolitofóridos nunca se acerca a la de las diatomeas. Esto es una consecuencia del control top-down, es decir, los cocolitofóridos están sujetos a una presión de pastoreo específica de biomasa mucho mayor que las diatomeas (Nissen *et al.*, 2018). Por último, las respuestas de los cocolitofóridos también pueden ser específicas de la cepa y depender de la historia ambiental y la adaptación regional desde el punto de vista de Cook *et al.* (2011), Iglesias-Rodríguez *et al.* (2006) y Medlin *et al.* (1996).

10. Conclusiones

1. Con base en la metodología del presente trabajo, se integró el primer registro histórico para las proliferaciones de *E. huxleyi* en el GT y áreas oceánicas adyacentes, describiendo simultáneamente, su dinámica espacio-temporal. El uso de la información satelital fue primordial para la conformación de los resultados, solucionando a la vez por ensayo y error, todos y cada uno de los problemas metodológicos que estuvieron involucrados en el procesamiento como son: La geo-referencia, el manejo de las dimensiones equidistantes, la separación y manipulación de los polígonos irregulares “Mascaras *Coccolith*”.

2. Como resultado de la comparación entre regionalizaciones (Fig. 13), se concluye que las proliferaciones de *E. huxleyi* pueden localizarse en las costas orientales y occidentales, pero no así en las costas centrales, donde se les consideraron como transitorias.

3. De acuerdo a la disposición espacial:

- En la temporada de lluvias, se establecen condiciones costero/marinas en las costas orientales, que favorecen la proliferación de *E. huxleyi* (Fig. 6, P1), logrando las mayores extensiones y como se demostró con el CIP, con una mayor persistencia temporal (Fig. 8).

- En la temporada de secas o Tehuanos, se establecen condiciones costero/marinas en las costas occidentales, que favorecen parcialmente la dominancia y proliferación de *E. huxleyi* (Fig. 6, P2), logrando menores extensiones y como se demostró con el CIP, con una menor persistencia temporal (Fig. 8).

- En apego a la Figura 6, las proliferaciones de *E. huxleyi* en P3 aparentemente, no proliferaron en las costas centrales, registrando la menor extensión (segregada) y poca persistencia (Fig. 8). Por esta razón, se consideró que las proliferaciones ahí son transitorias, excepto en marzo, abril y mayo.

4. Las proliferaciones de *E. huxleyi* puede ser utilizadas como un indicador indirecto de la producción primaria, para localizar áreas de mayor producción a lo largo del GT. Lo

anterior se sustenta en el hecho de que las proliferaciones *E. huxleyi* ocurre, siguiendo el mismo patrón espacial y estacional que la producción primaria.

5. La Chl-*a* tienen una relación inversamente proporcional con las proliferaciones de *E. huxleyi* ($\text{CIP mol}\cdot\text{m}^{-3}$), mientras que el CIP y la TSM tiene una relación directamente proporcional, es decir que se incrementan la CIP-TSM y se reduce la Chl-*a*. Respecto a la Chl-*a* P3, es la que tiene una señal más amplia, seguido de P1 y por último la P2 que tiene la señal más débil. Respecto al CIP y la TSM, la P1 es la que tiene una señal más alta seguido de P3 y por último P2 con la señal más débil.

11. Anexos

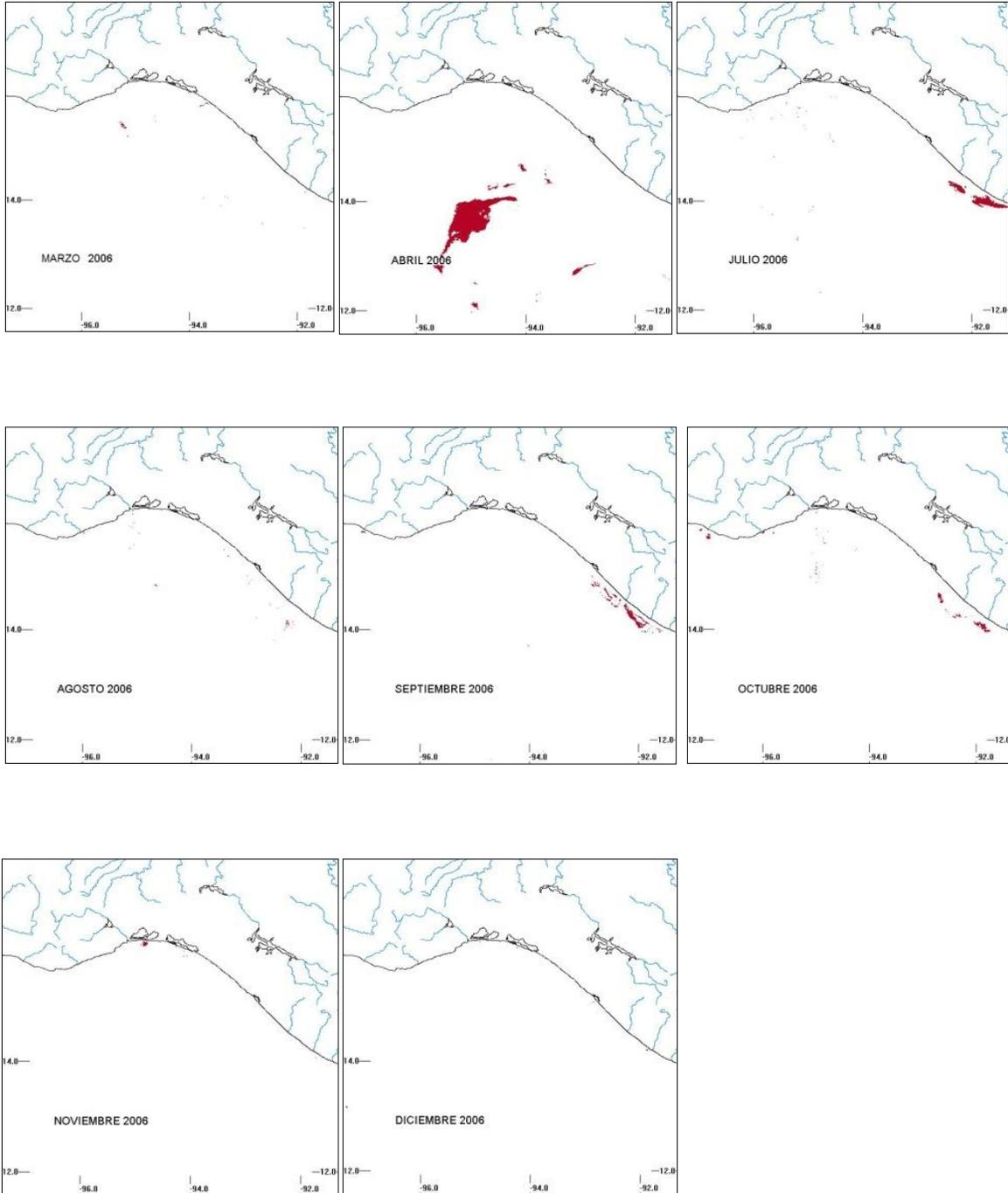
Anexo 1. Matriz A, constituida por i renglones [los 12 meses] y q columnas [las $P(CIP_d)$ de P1, P2 y P3].

Mes	P1	P2	P3
Enero	0.087	0.941	-0.029
Febrero	0.142	0.776	0.081
Marzo	0.211	0.599	0.188
Abril	0.288	0.420	0.291
Mayo	0.364	0.250	0.384
Junio	0.434	0.099	0.465
Julio	0.491	-0.024	0.533
Agosto	0.532	-0.116	0.584
Septiembre	0.554	-0.174	0.619
Octubre	0.559	-0.196	0.637
Noviembre	0.547	-0.186	0.638
Diciembre	0.524	-0.150	0.625

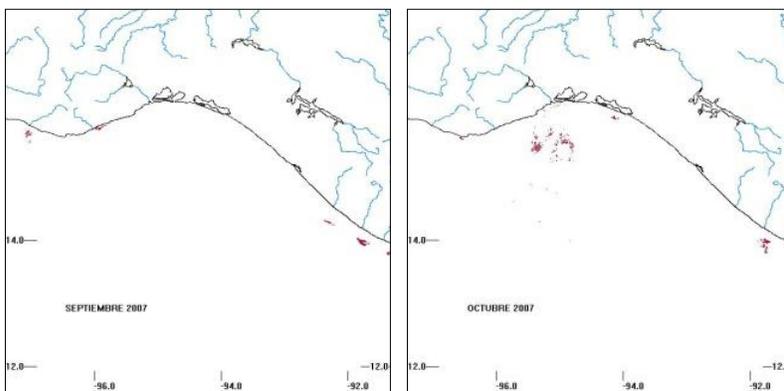
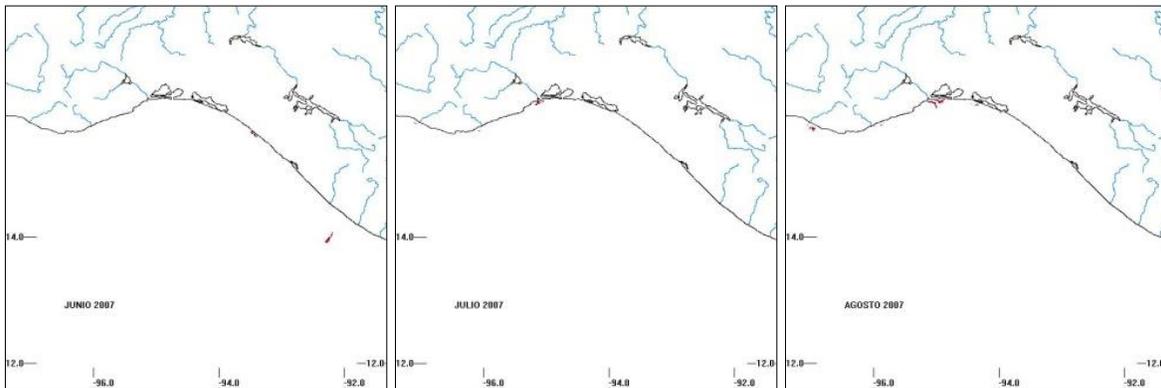
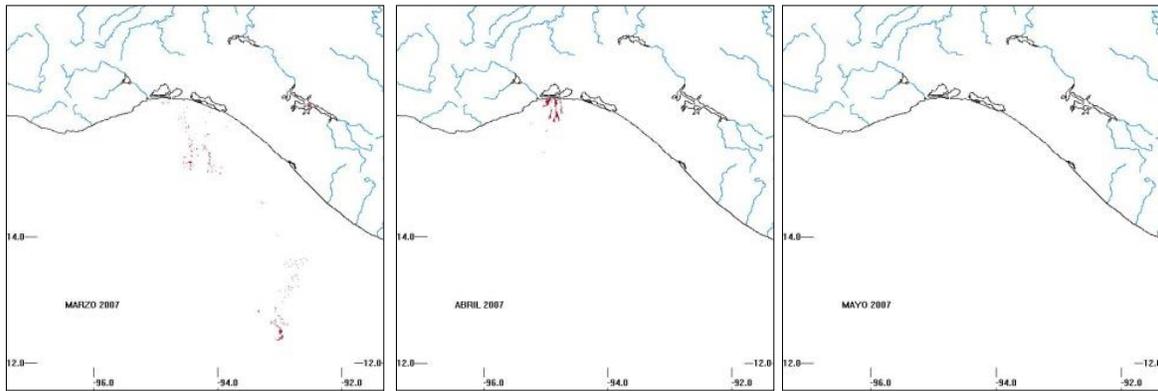
Anexo 2. Resultado mensual y anual para las Máscaras *Coccolith* 2006 - 2017.

Mensuales

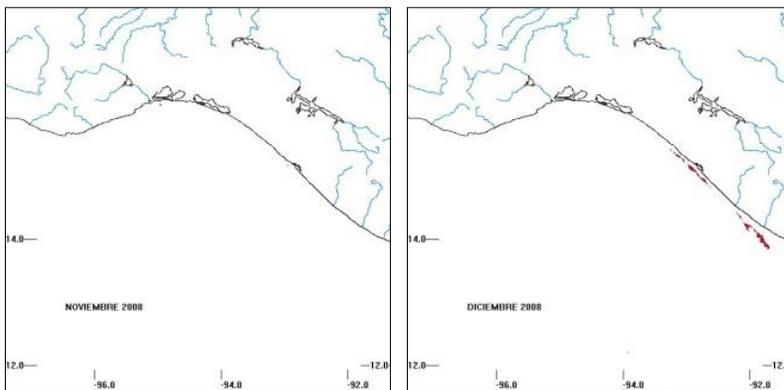
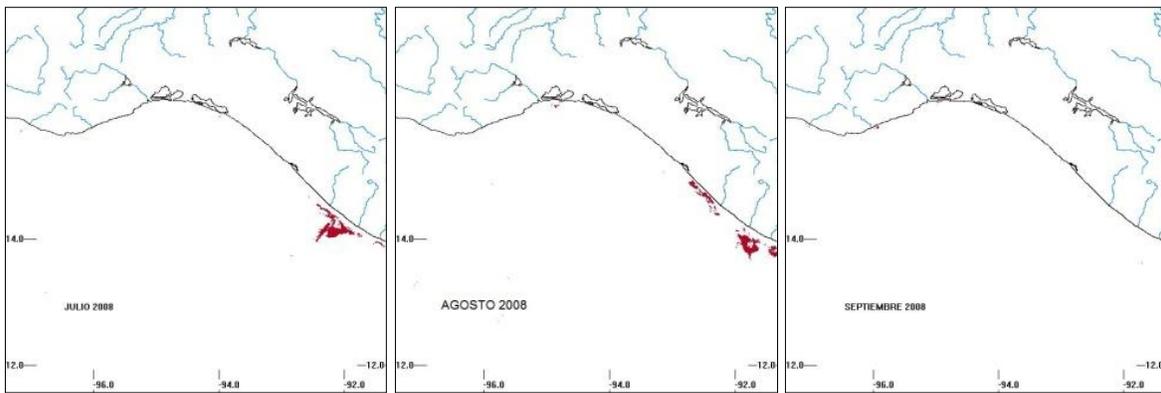
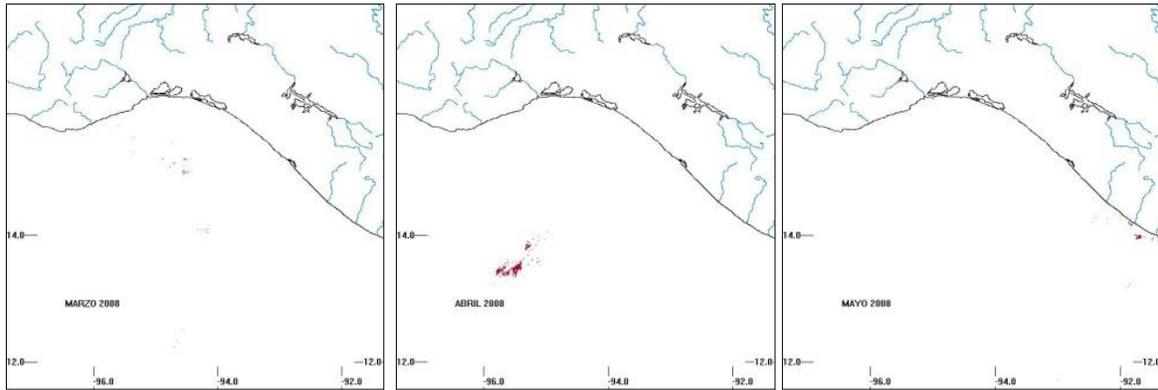
2006



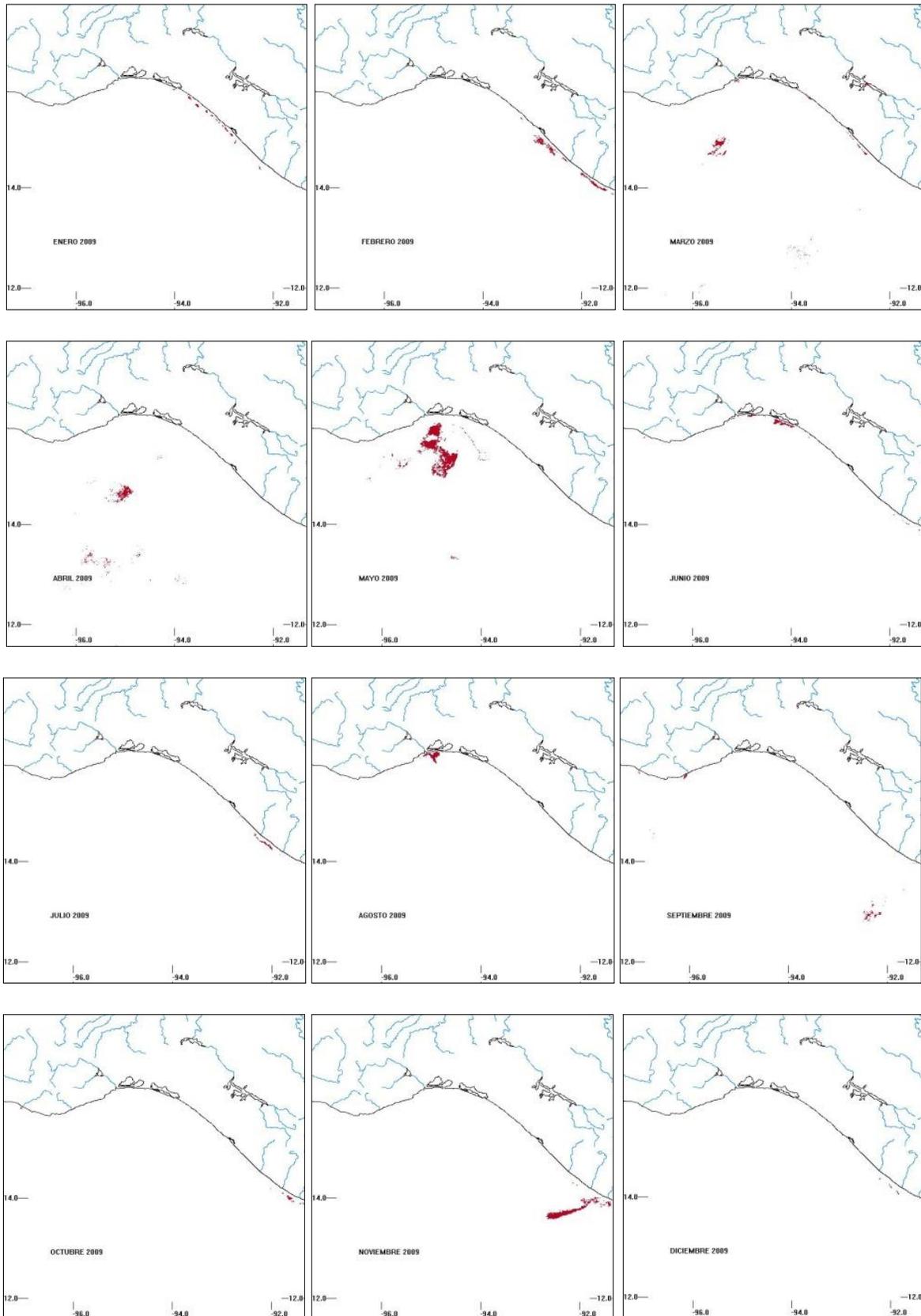
2007



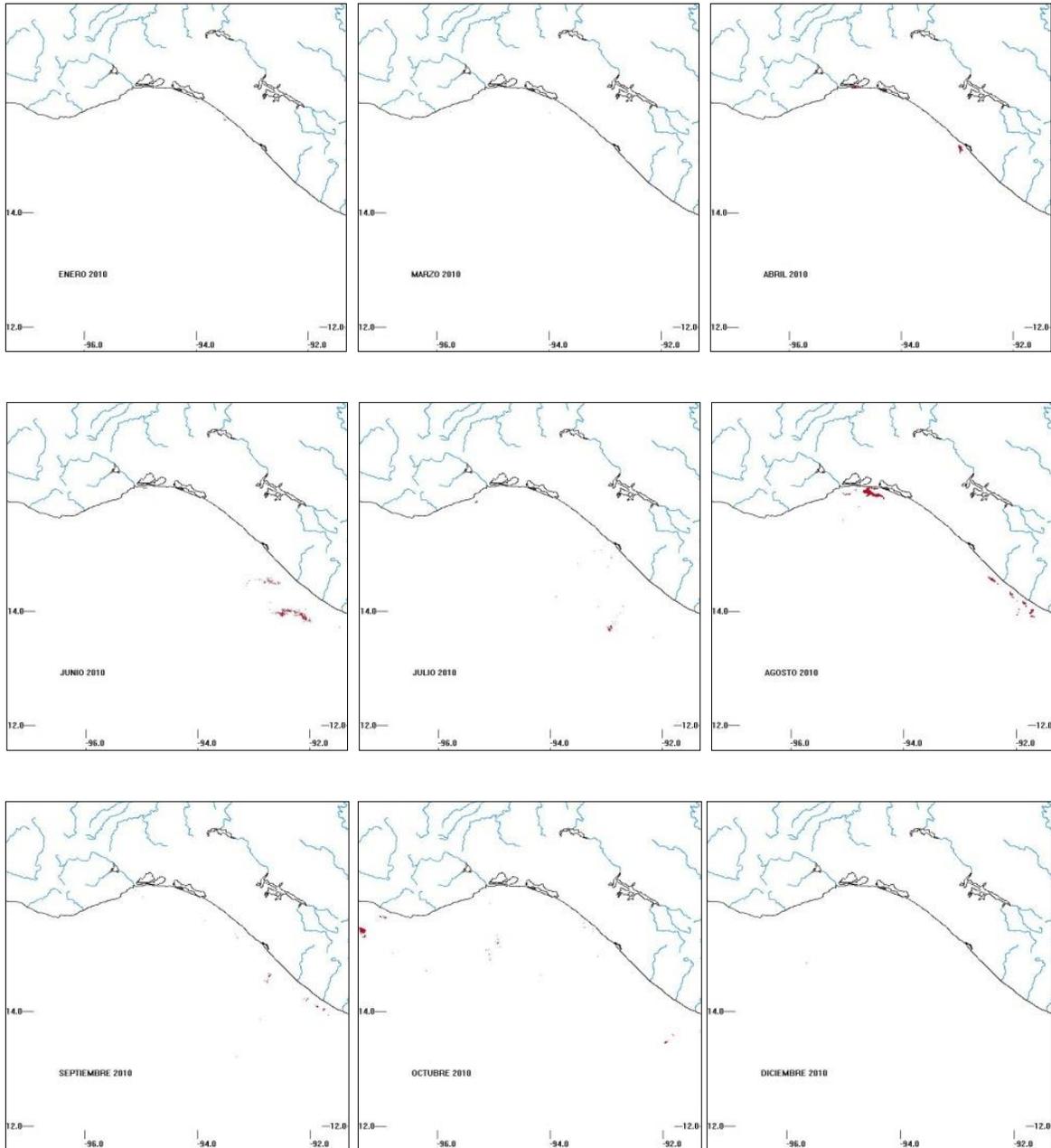
2008



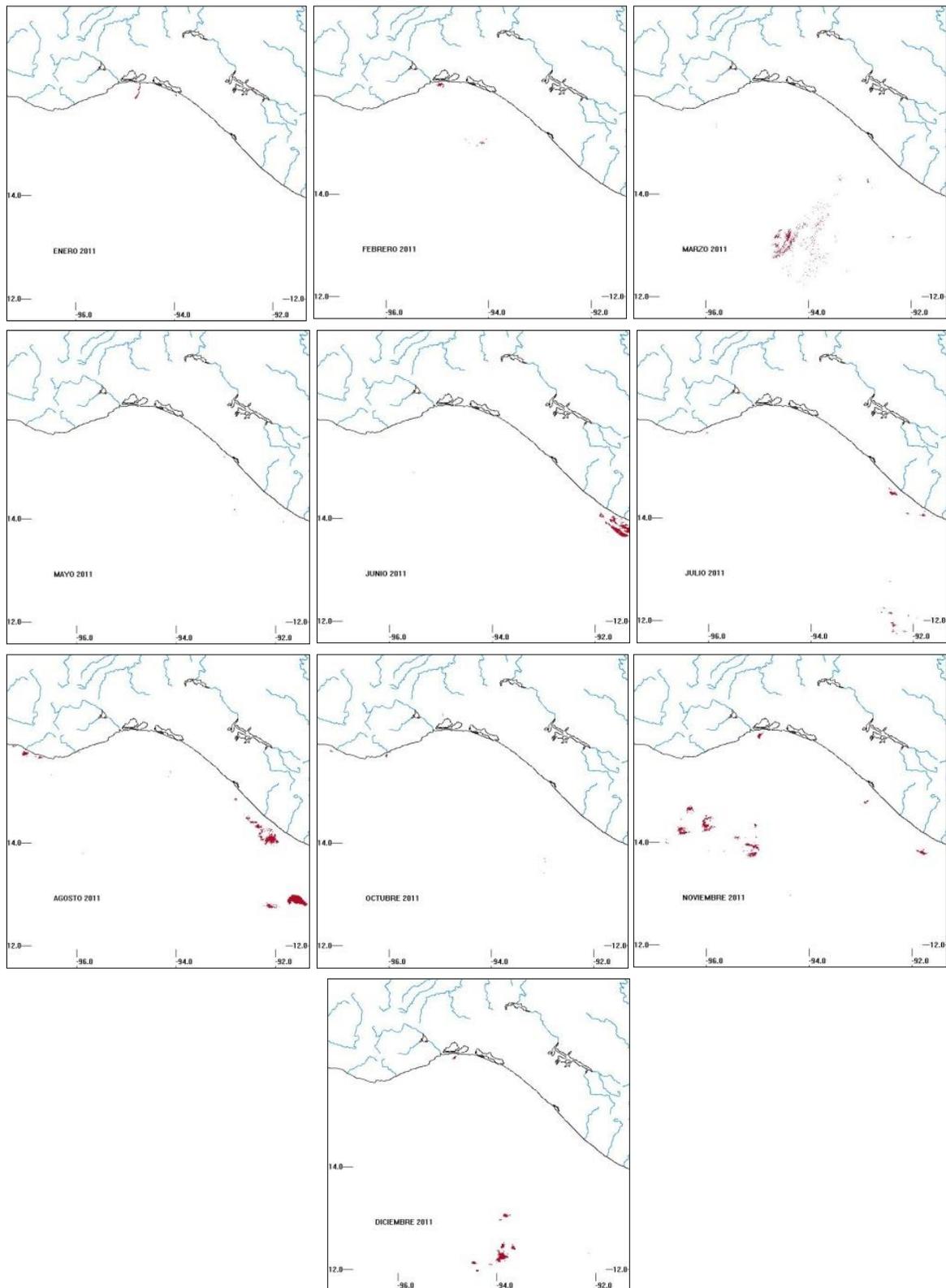
2009



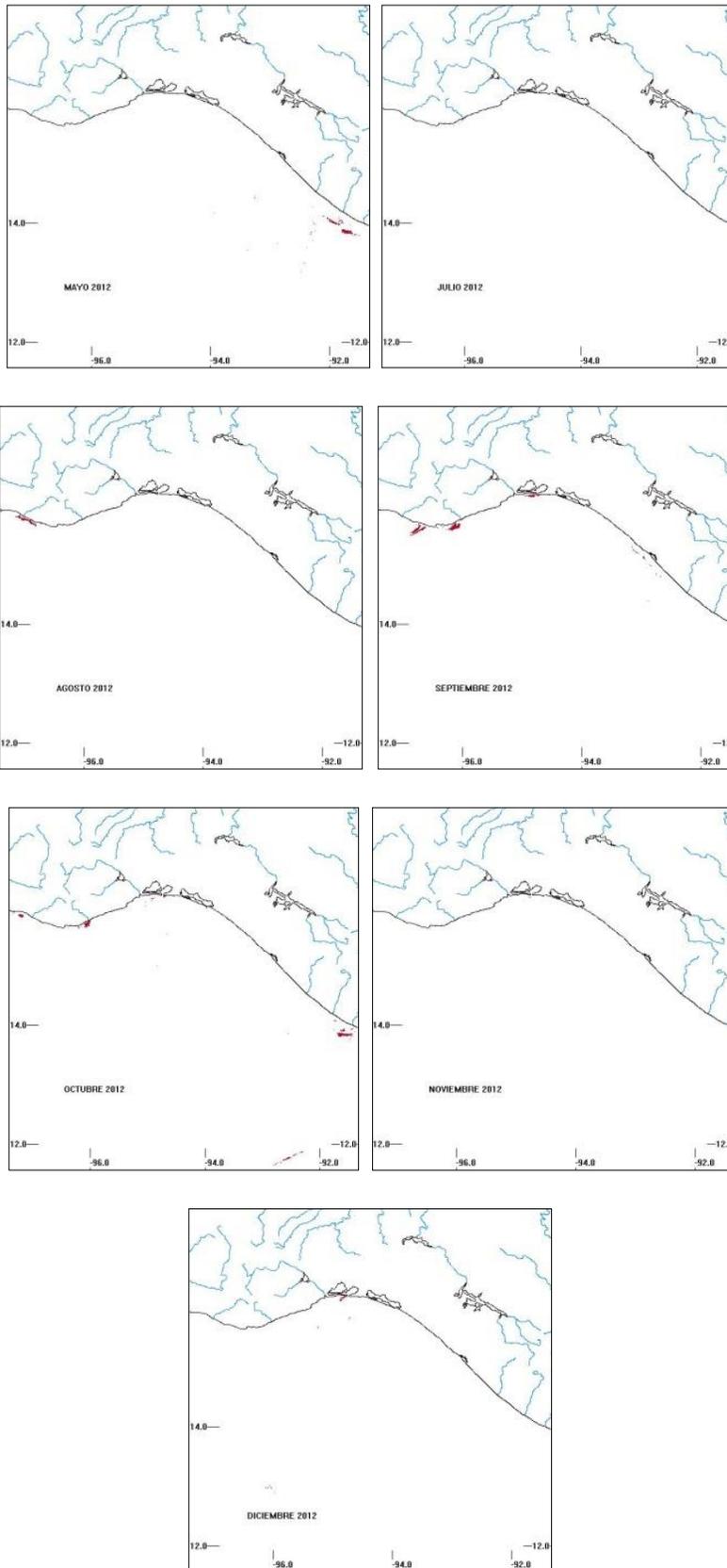
2010



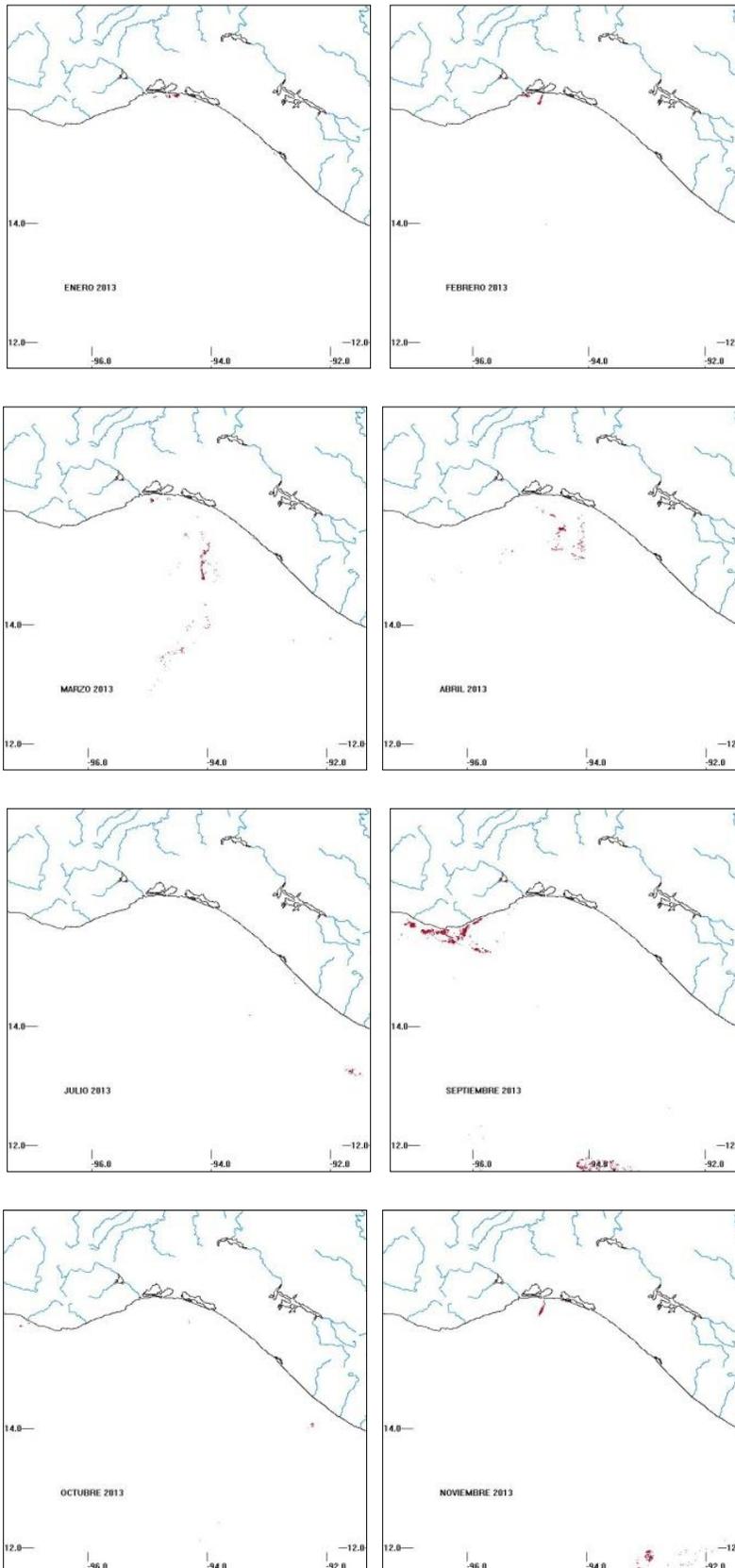
2011



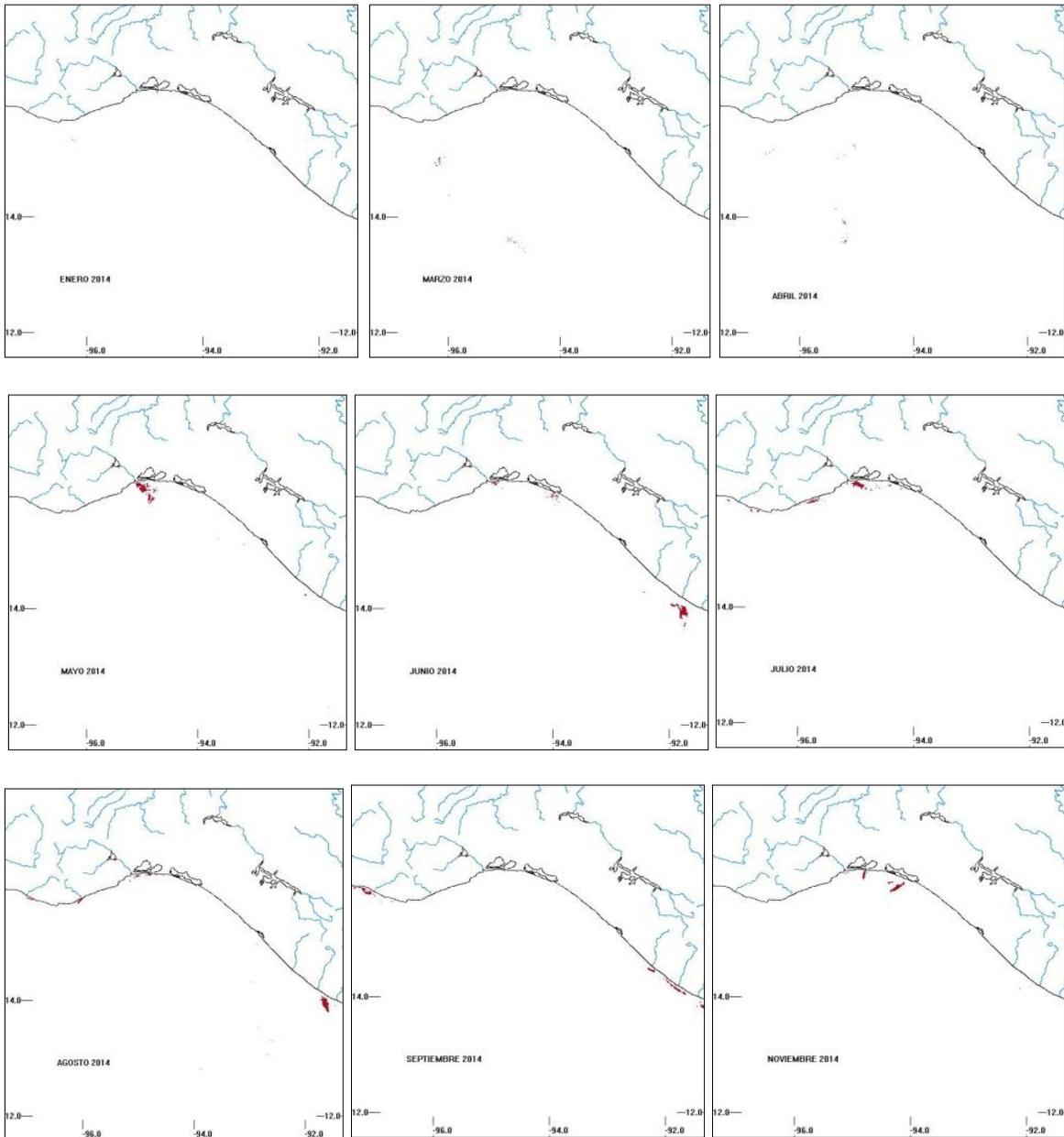
2012



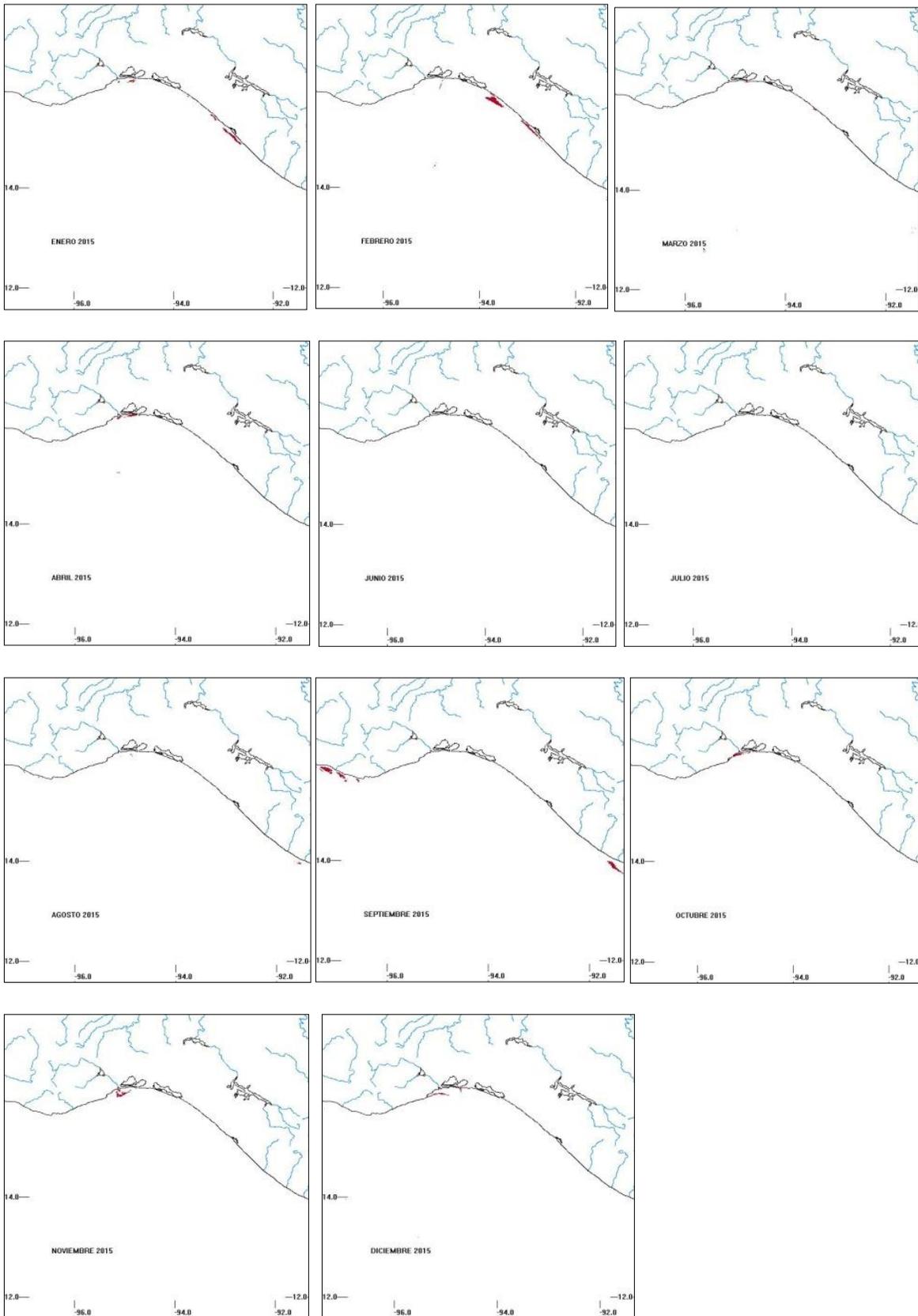
2013



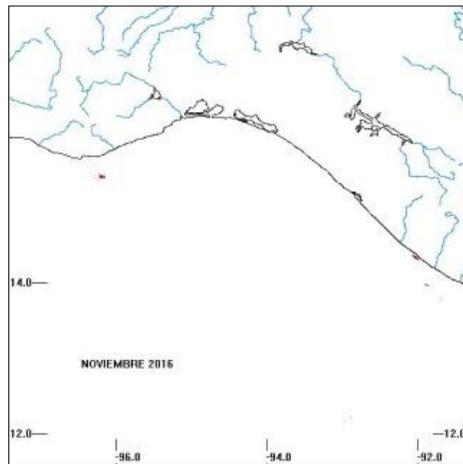
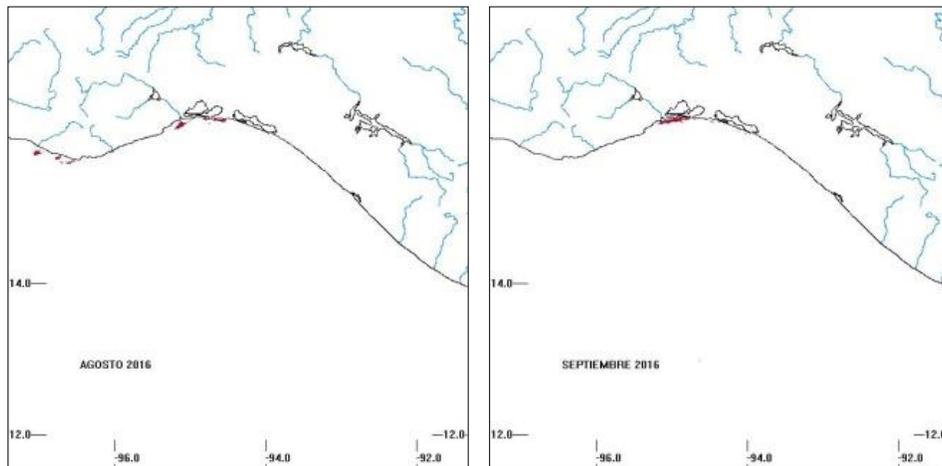
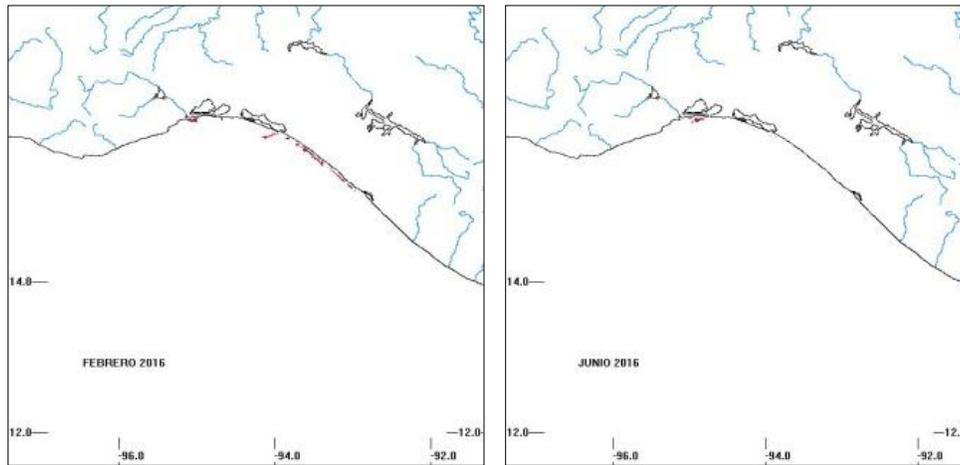
2014



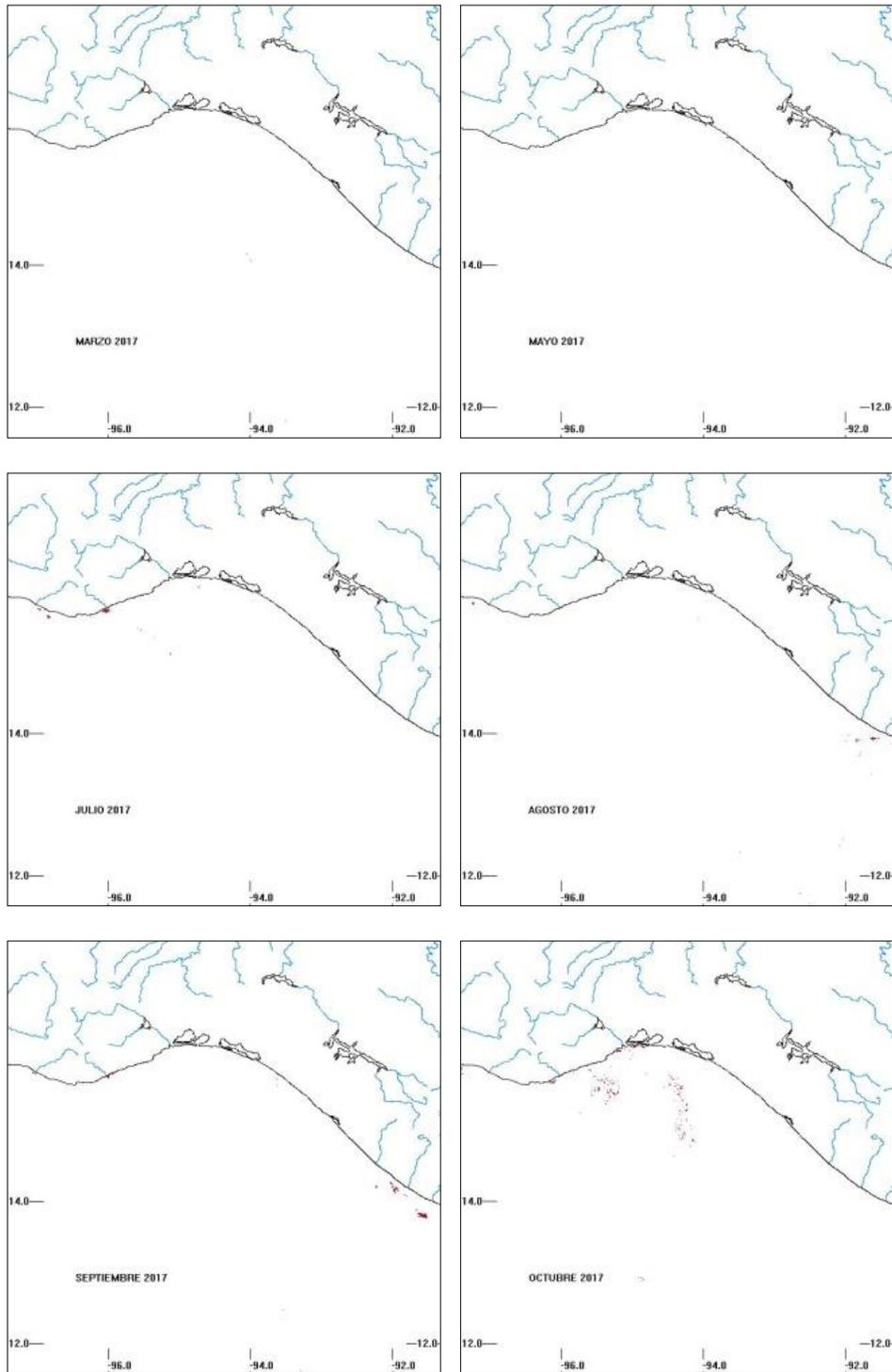
2015



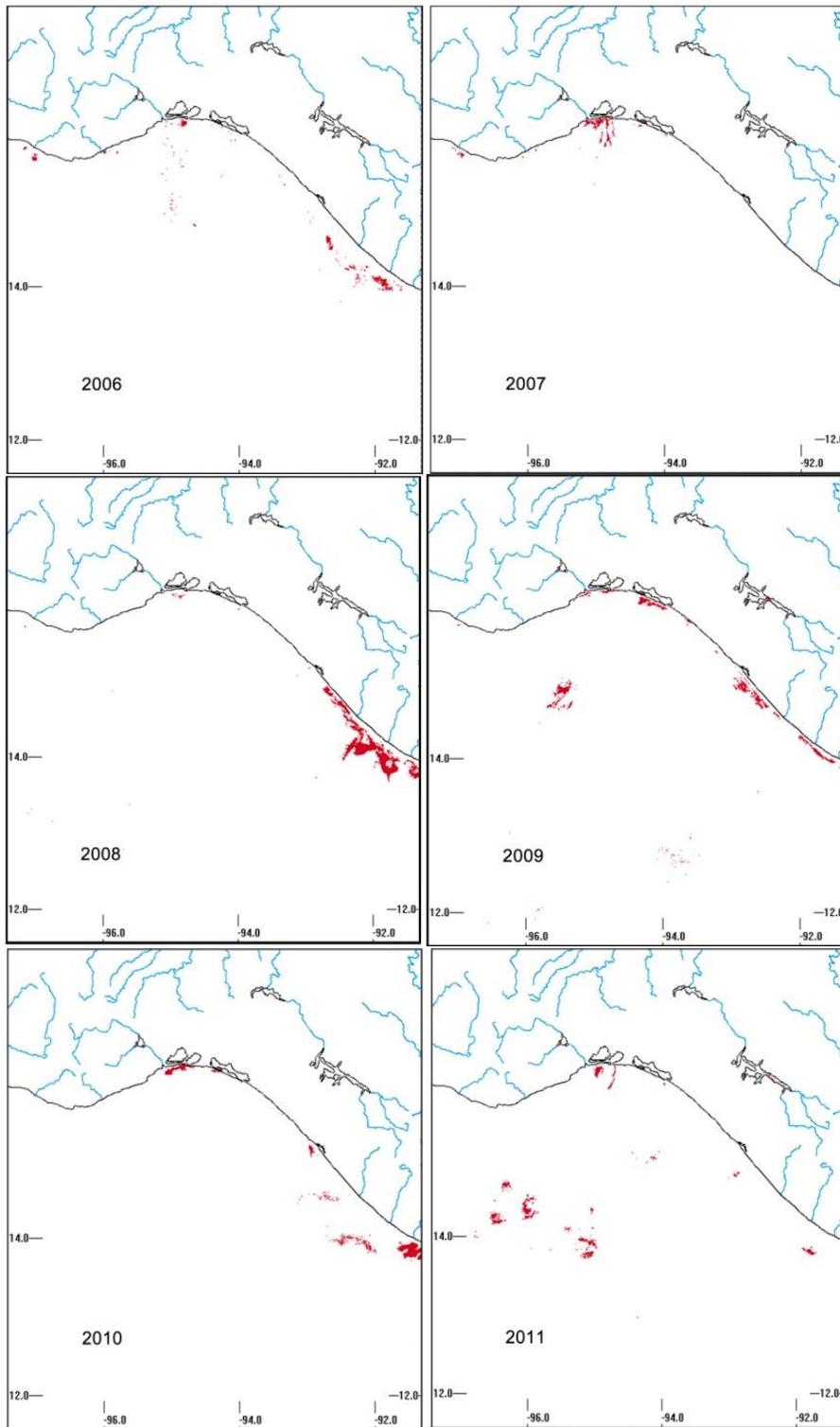
2016

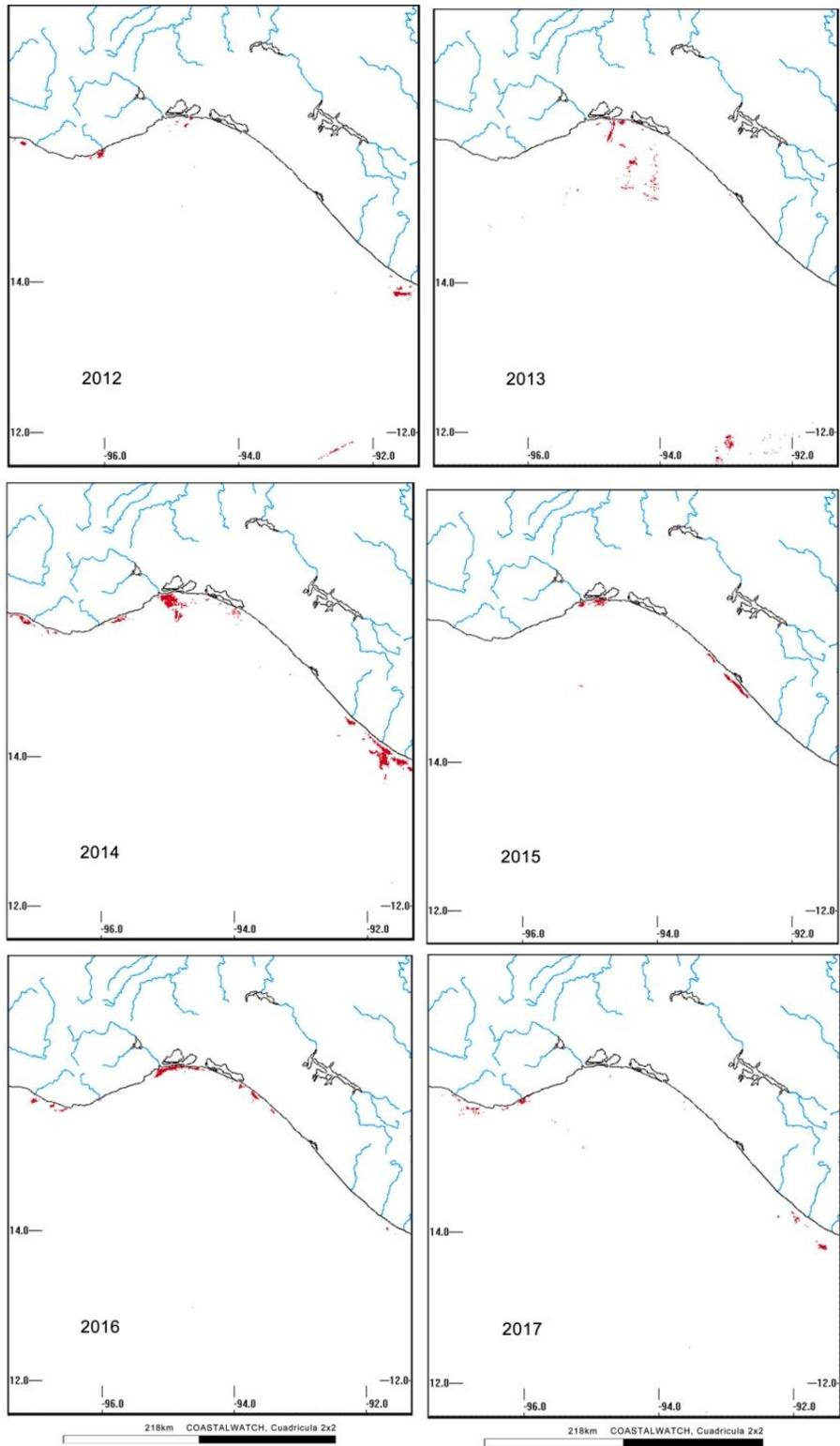


2017

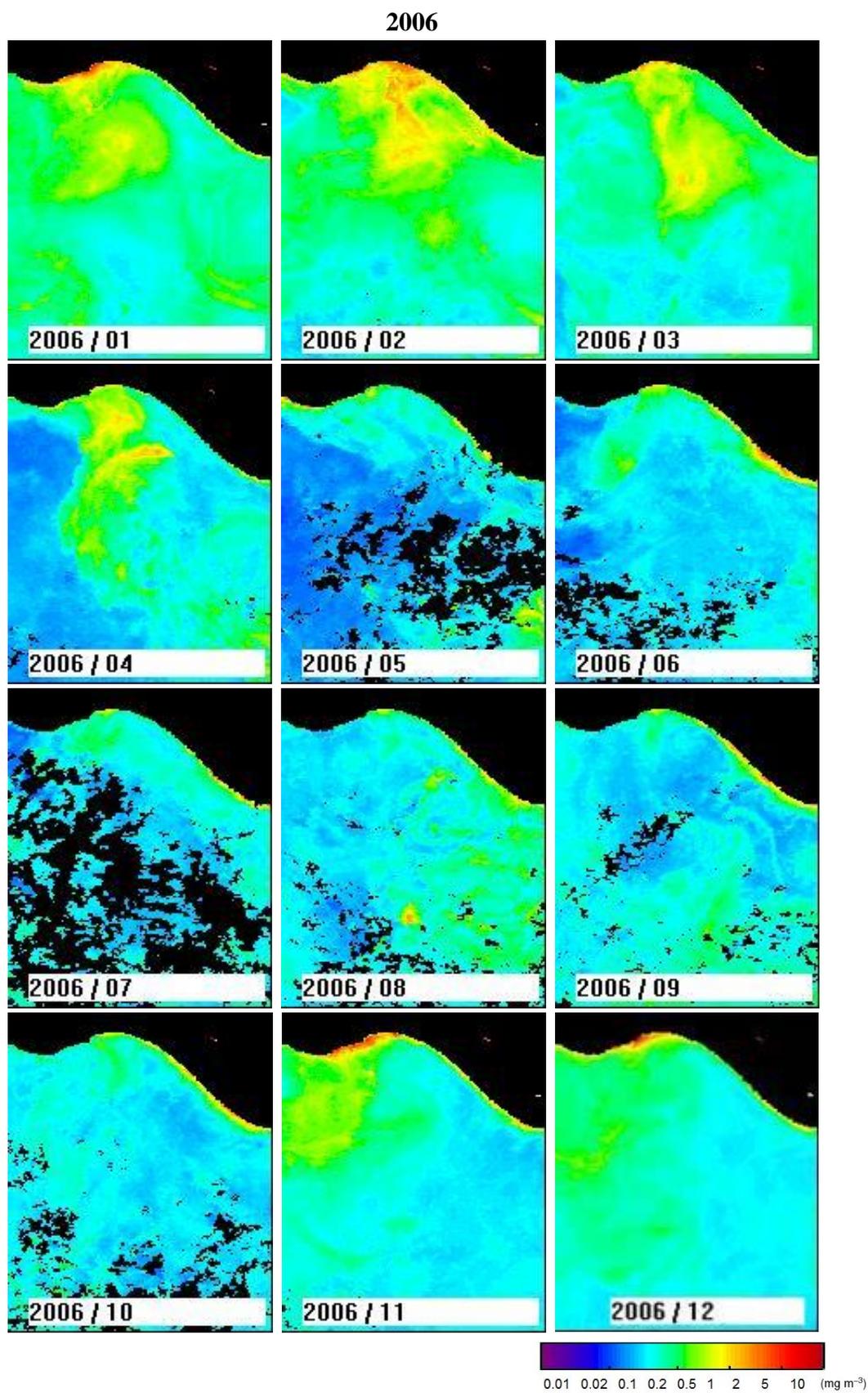


Anuales

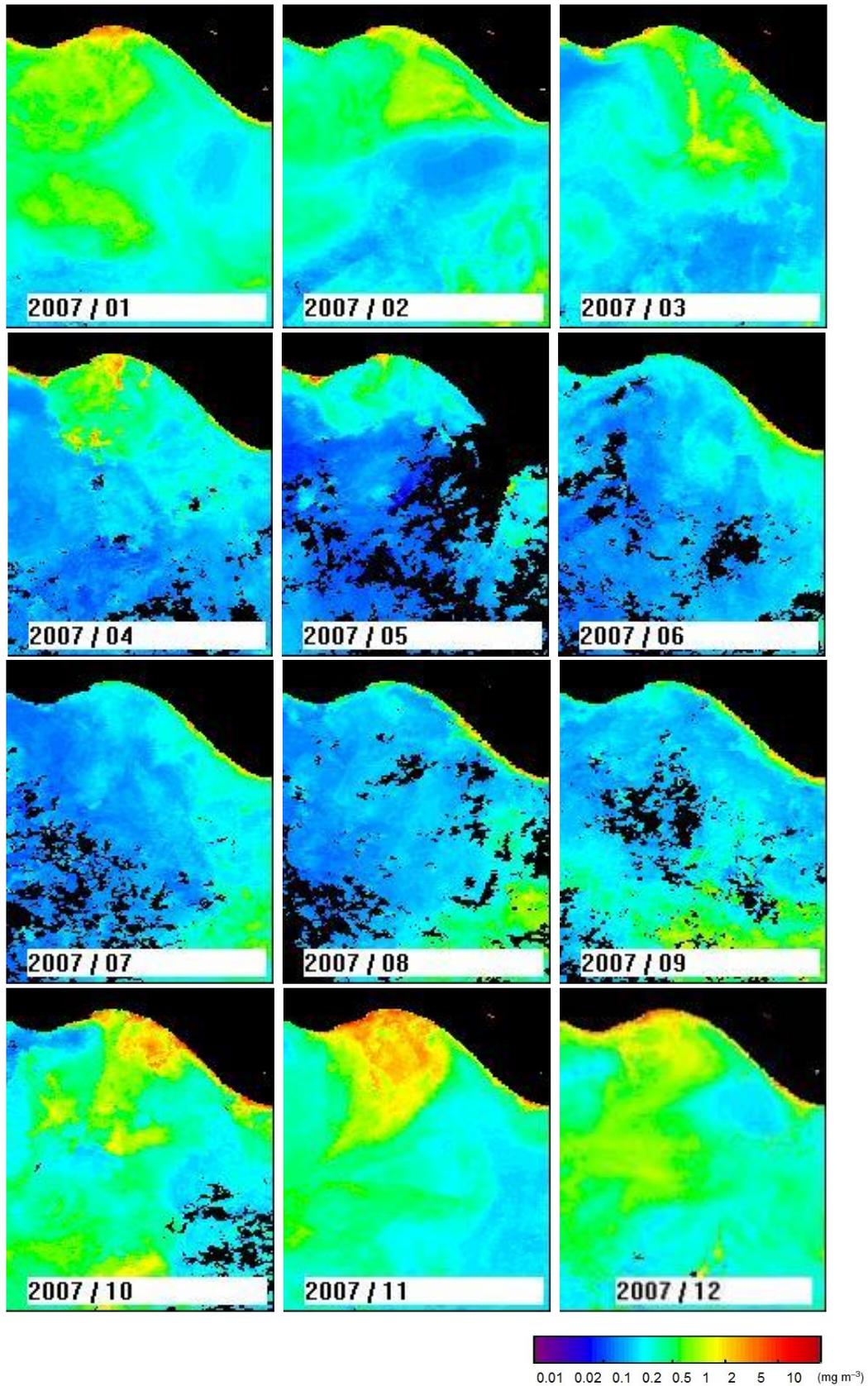




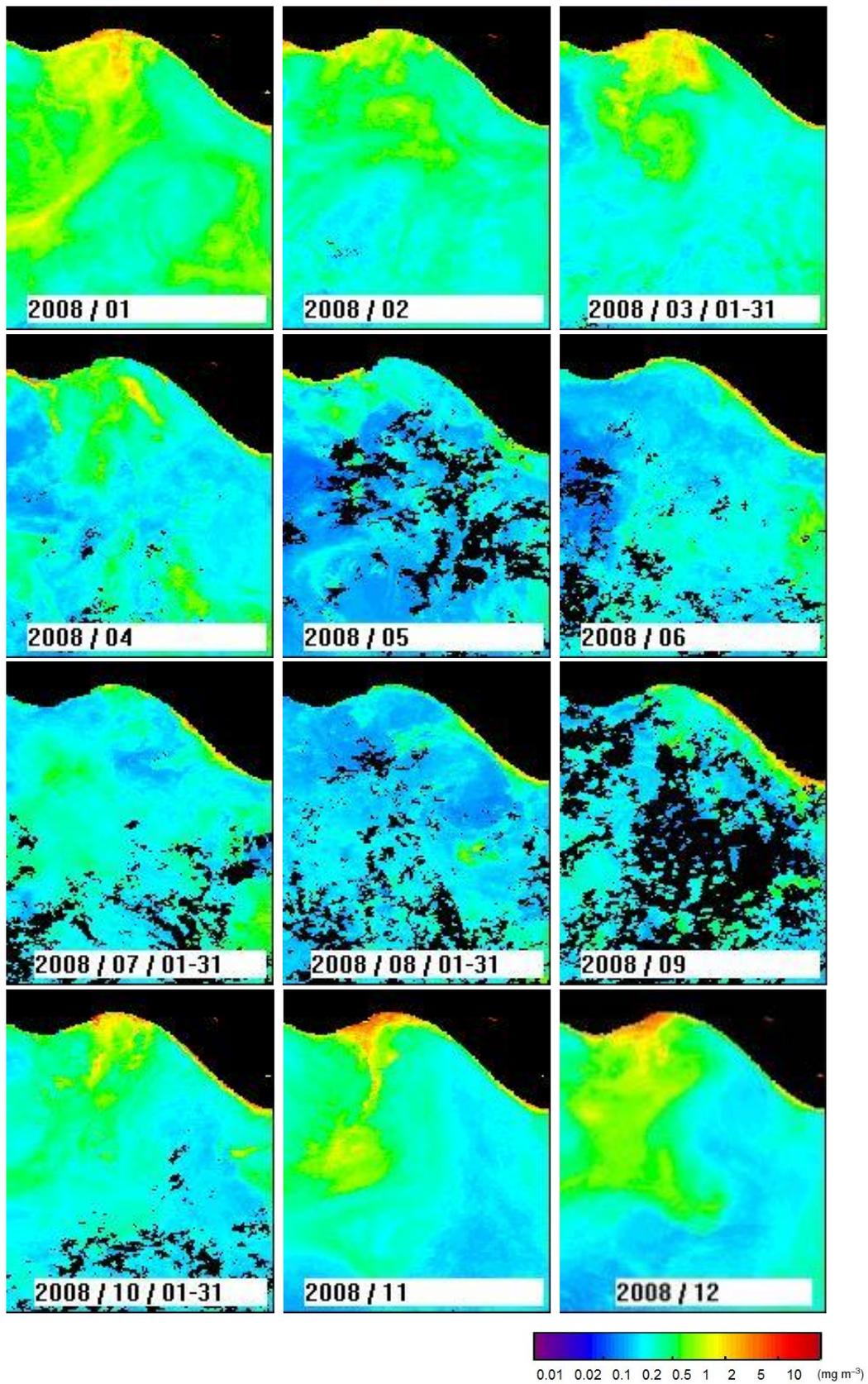
Anexo 3. Resultados mensuales por año para la Chl-*a* 2006 - 2017.



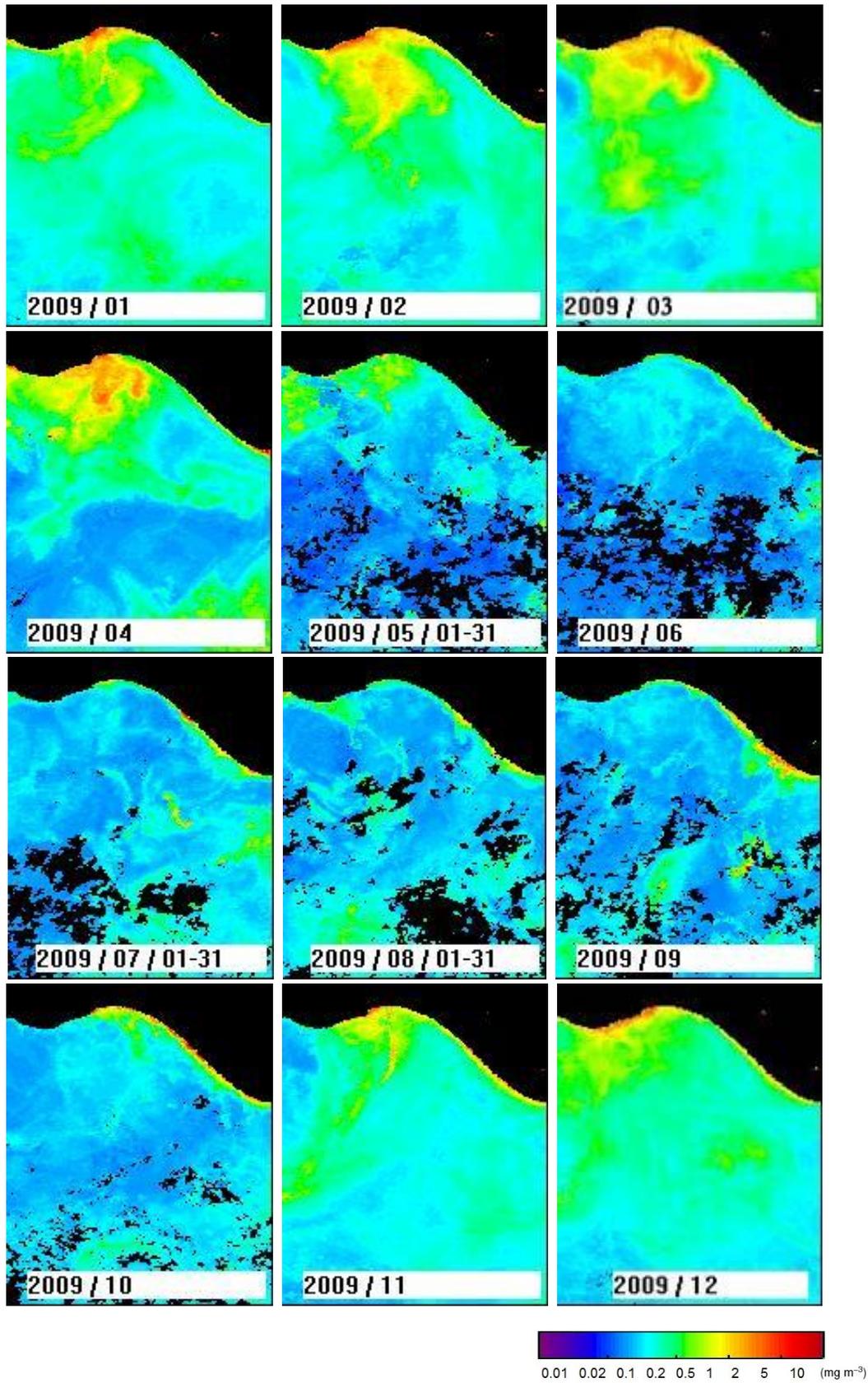
2007



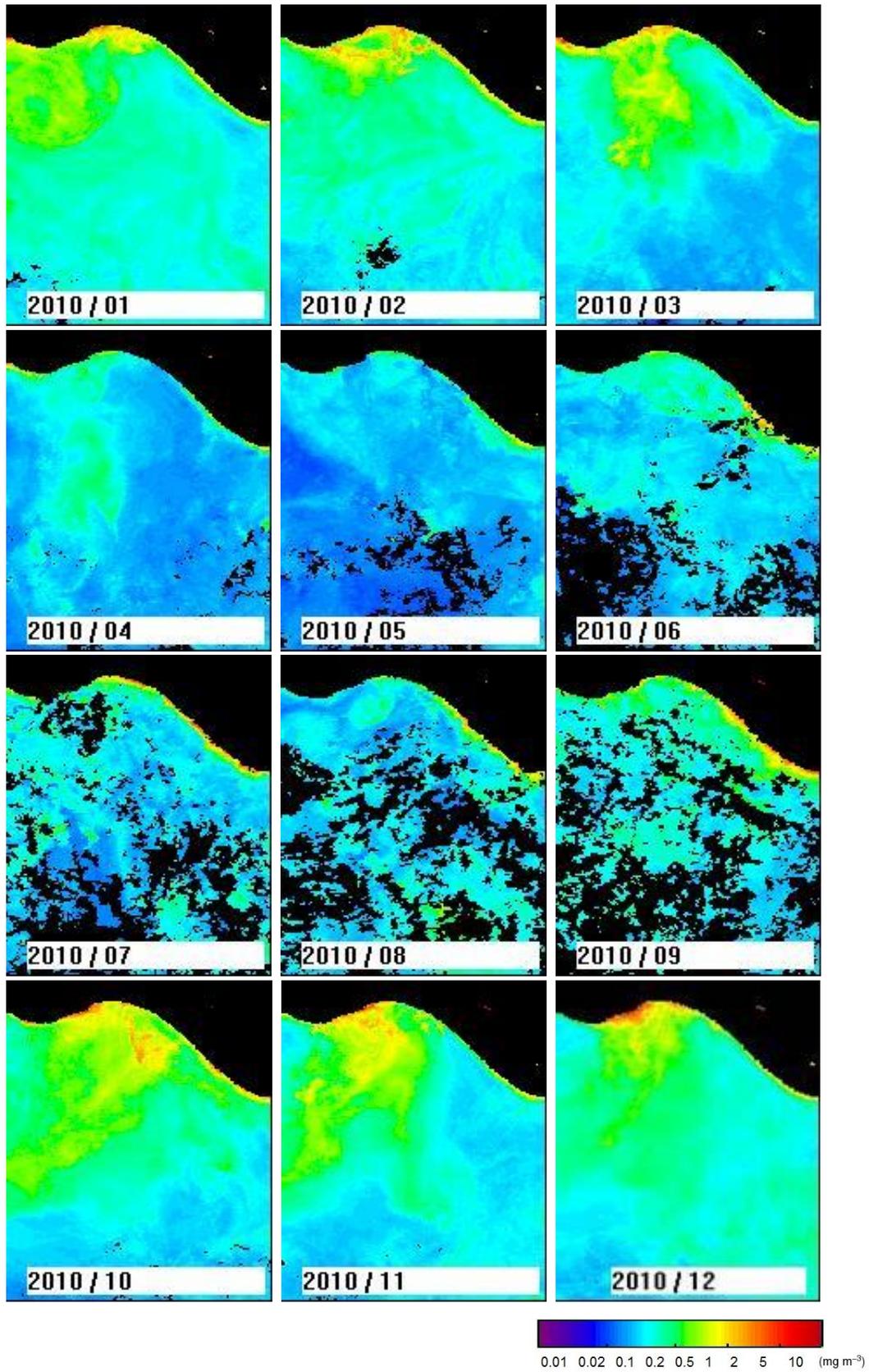
2008



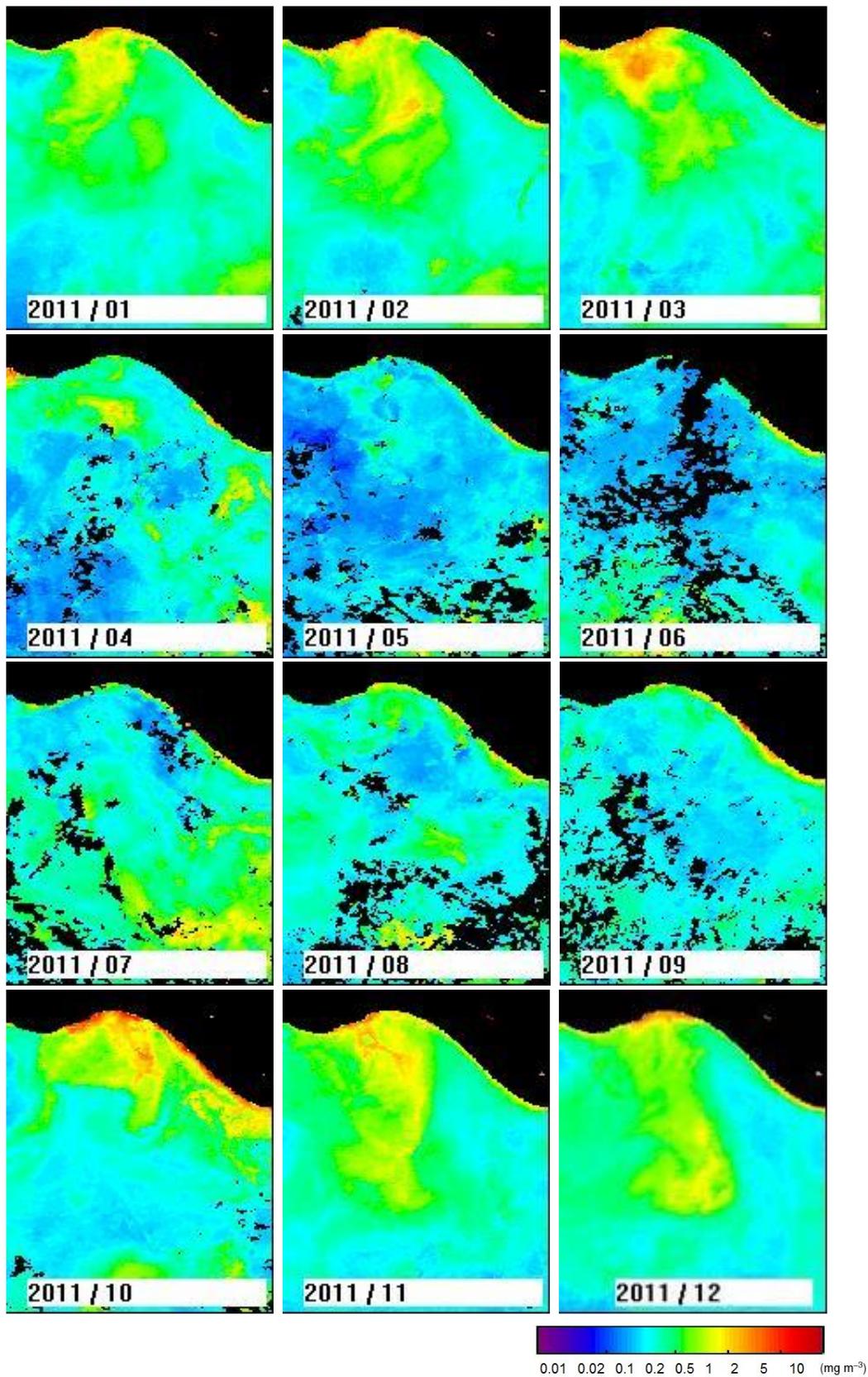
2009



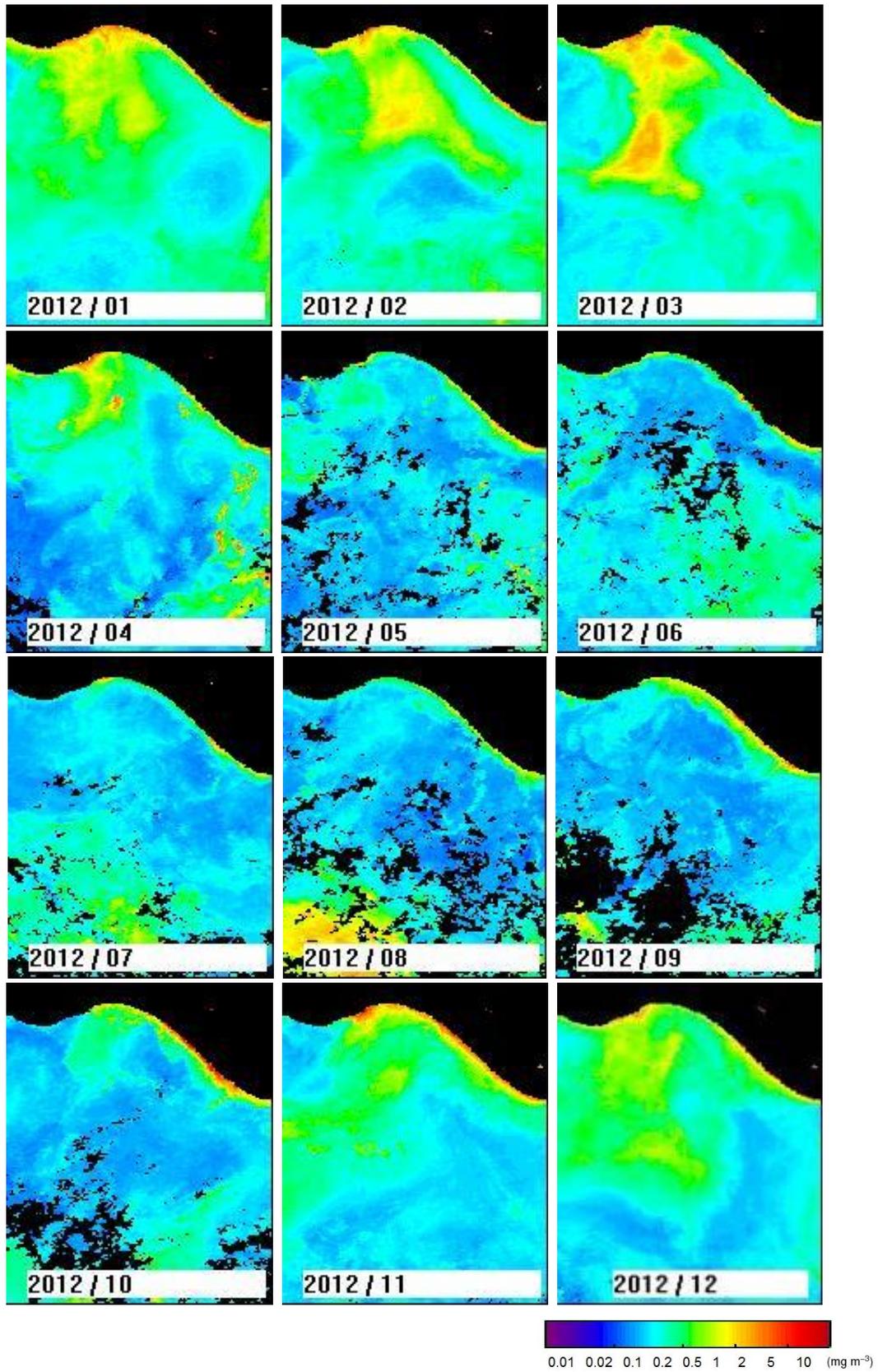
2010



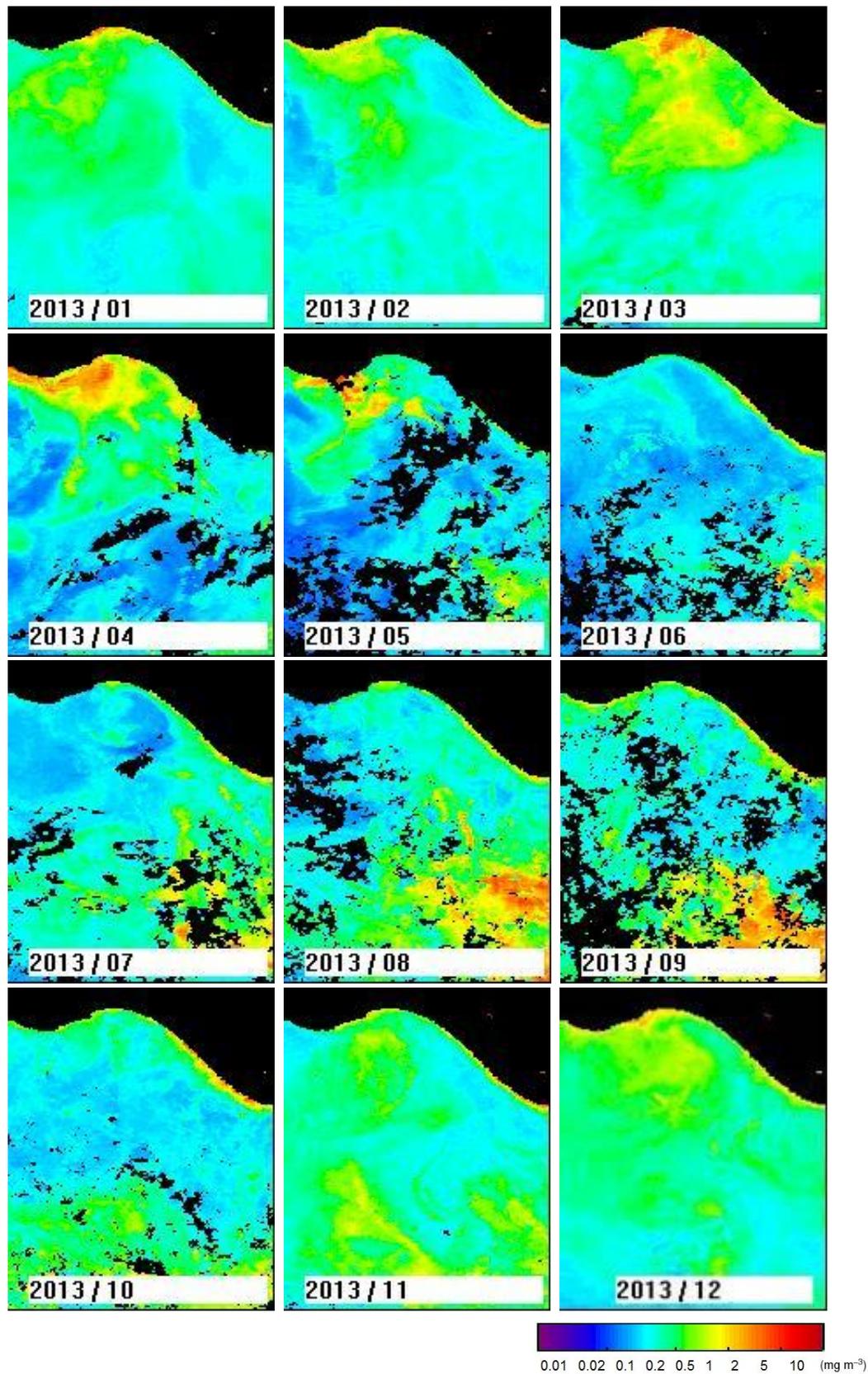
2011



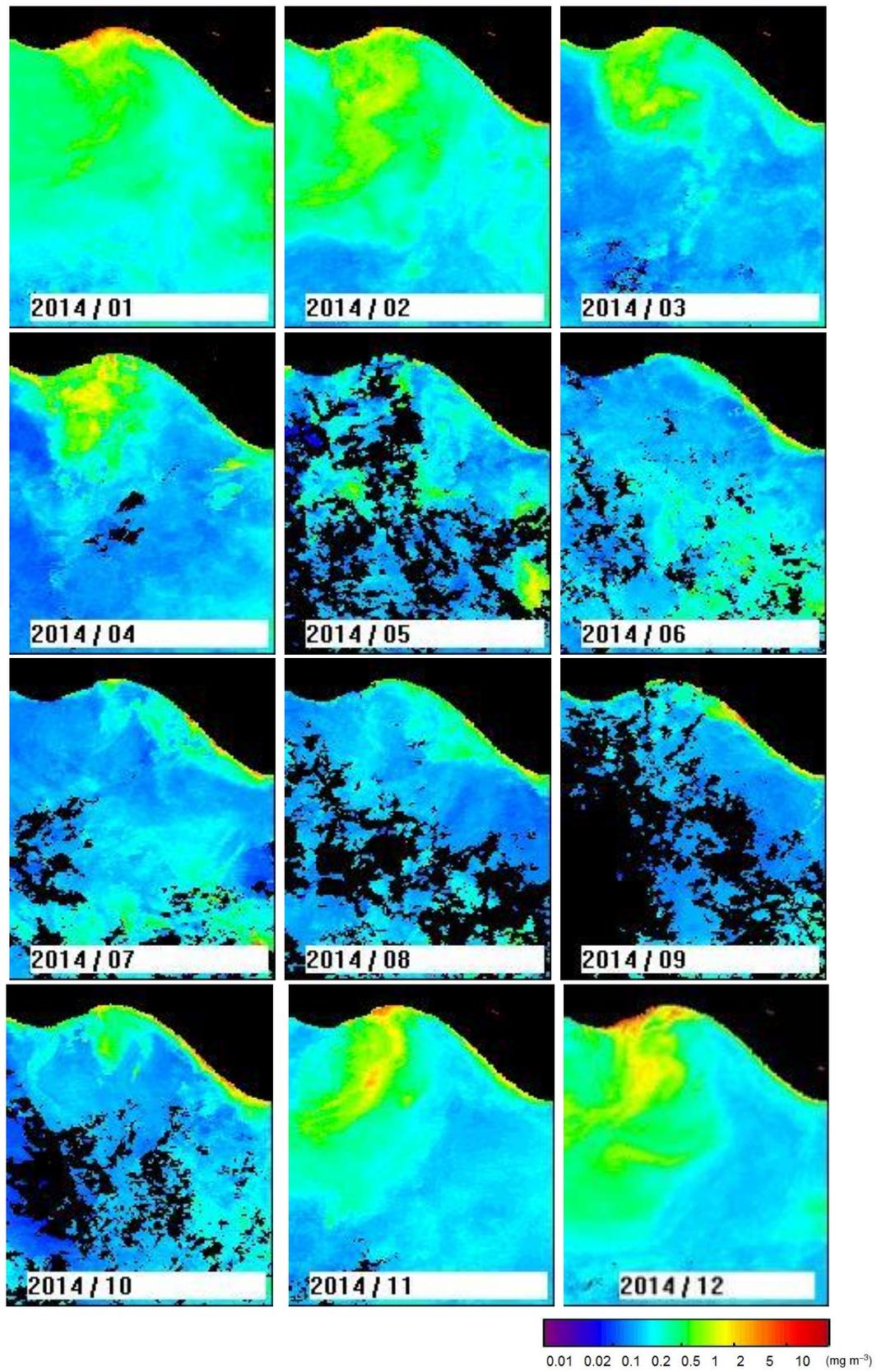
2012



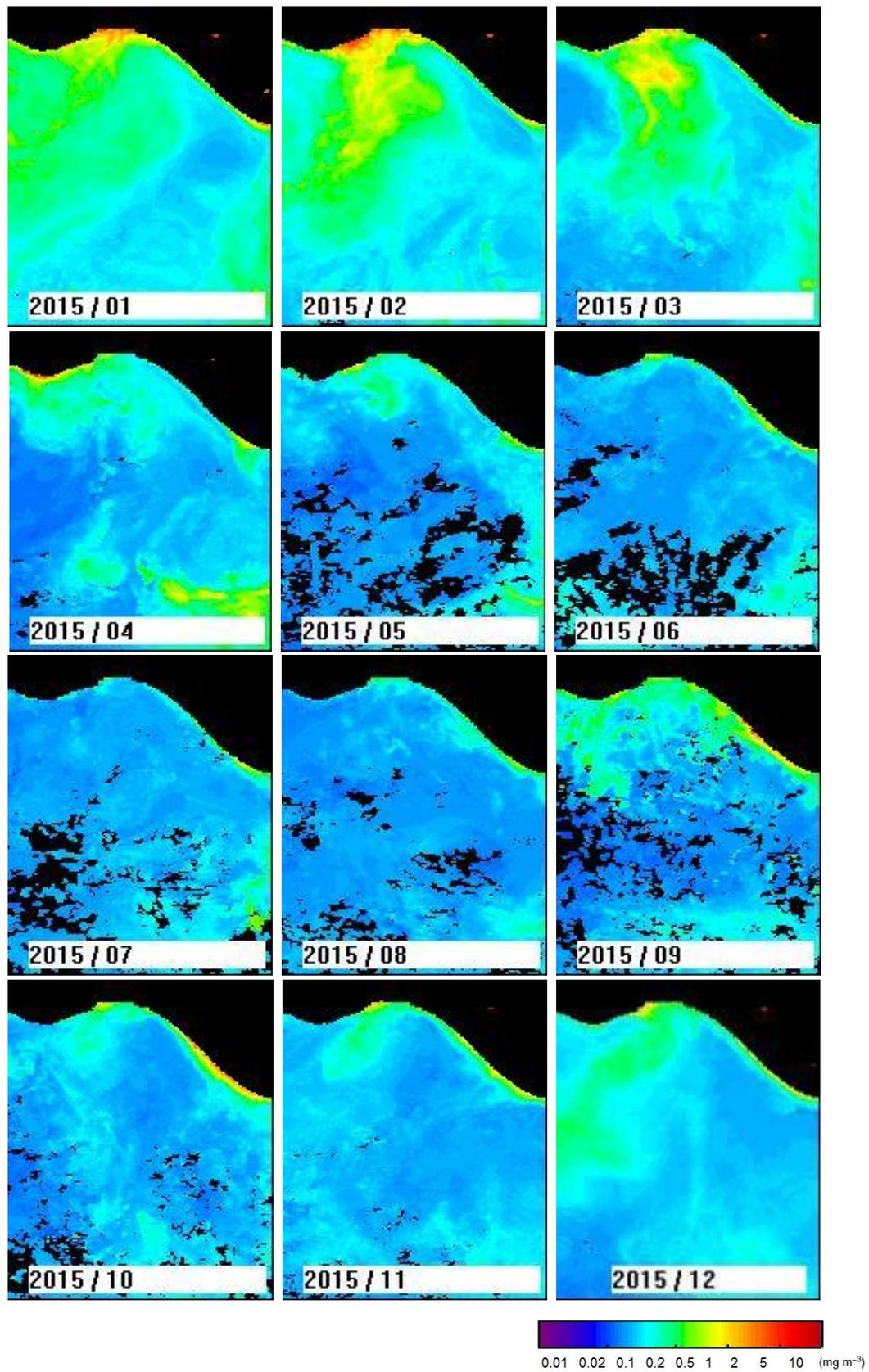
2013



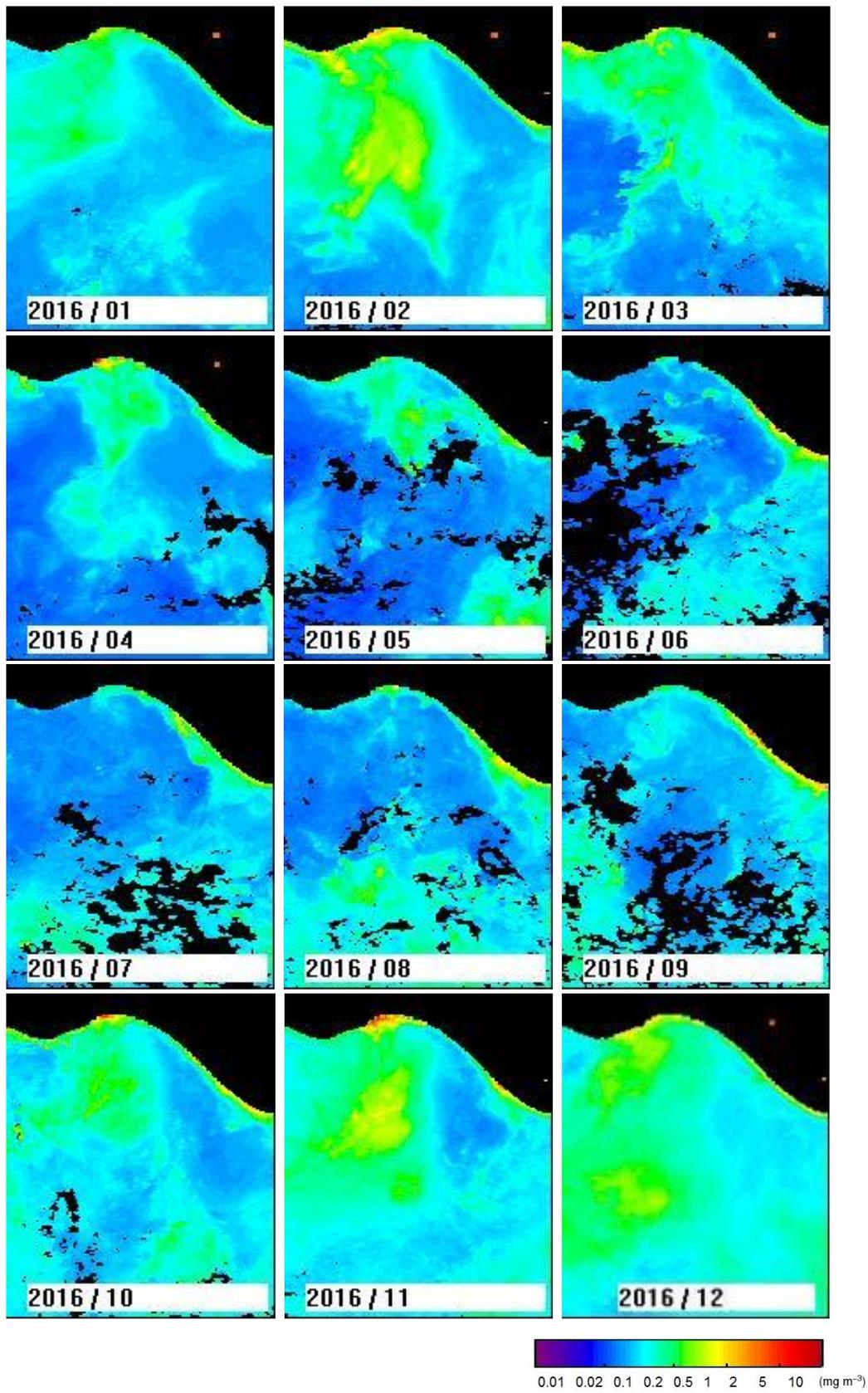
2014



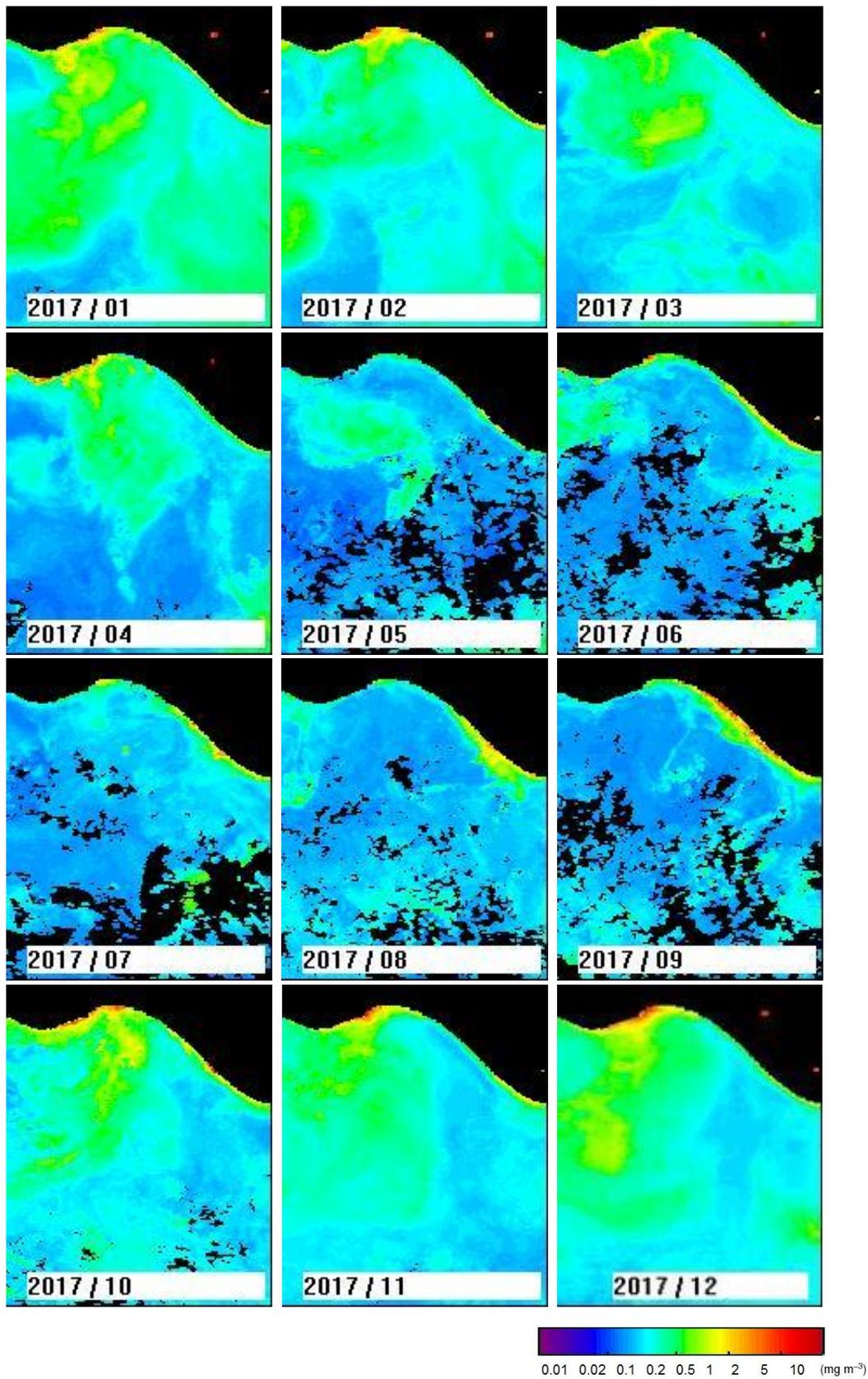
2015



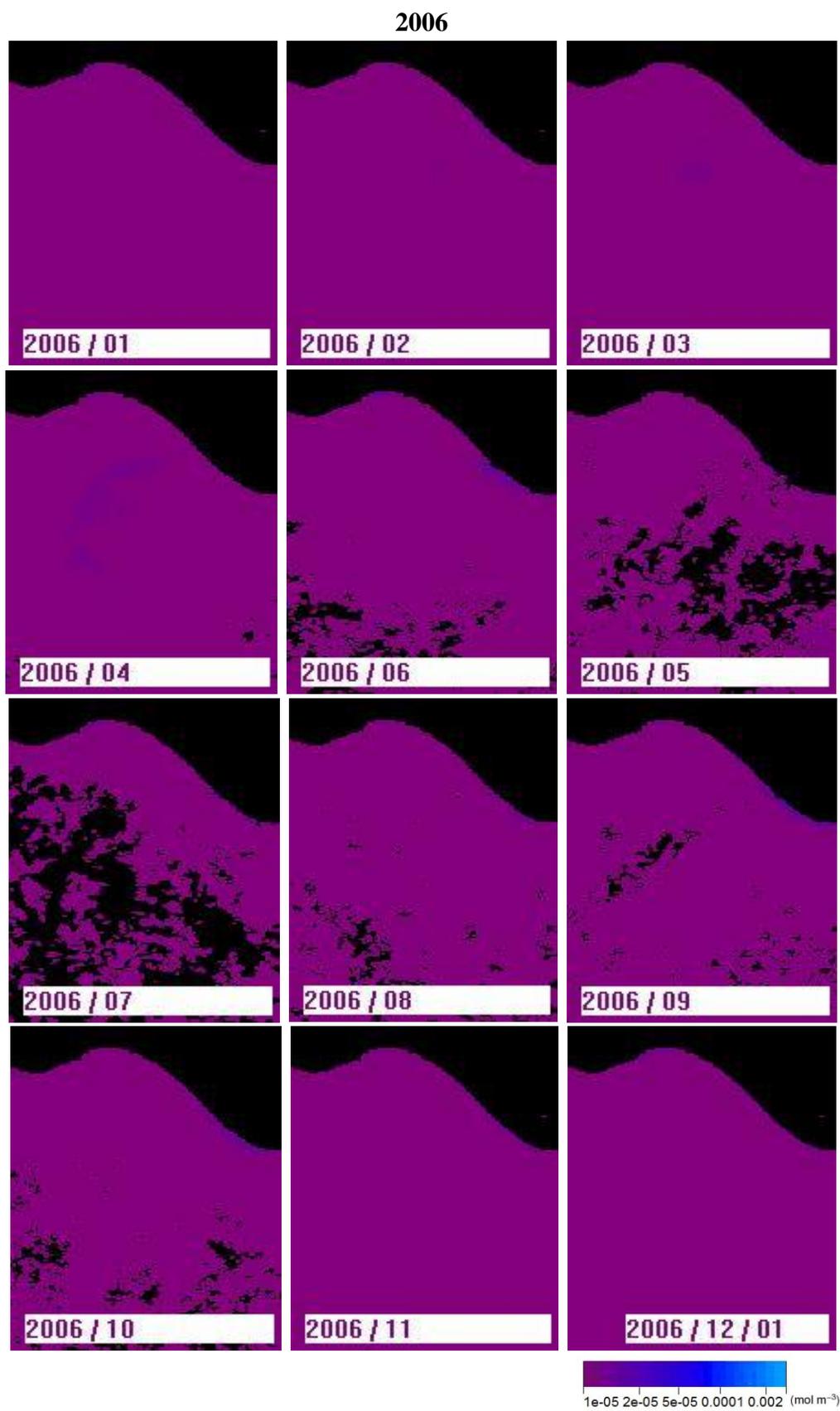
2016



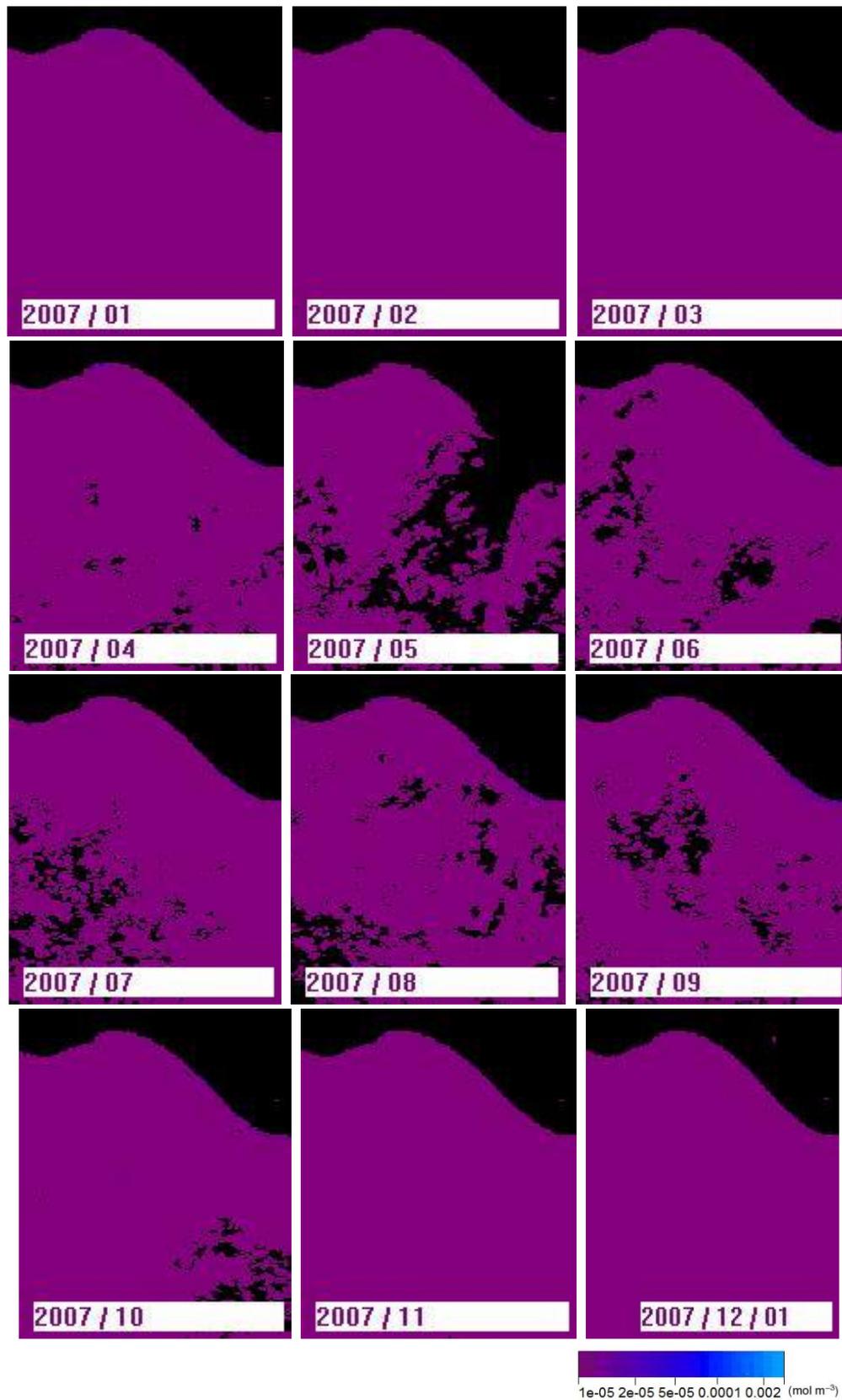
2017



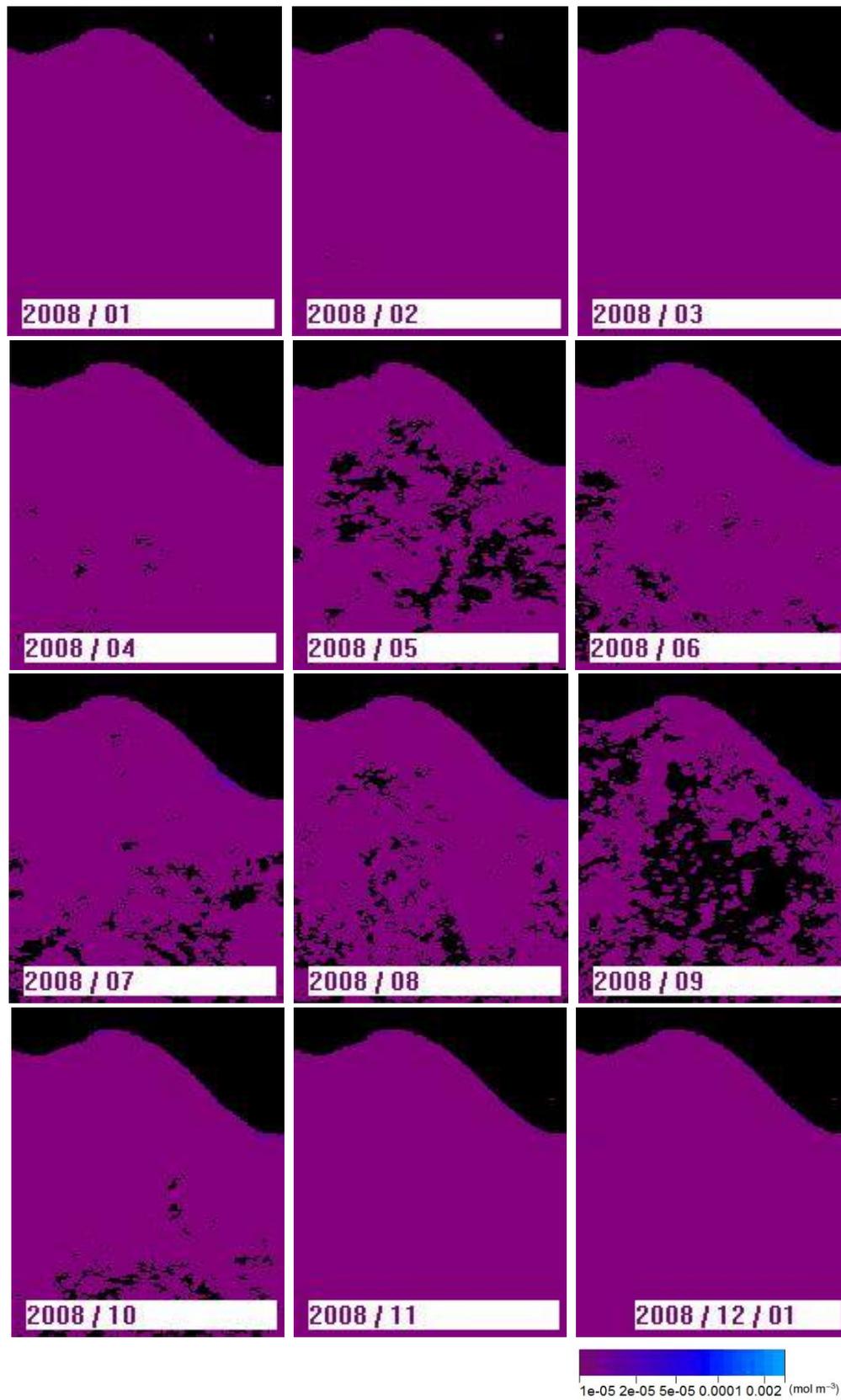
Anexo 4. Resultados mensuales por año para el CIP 2006 - 2017.



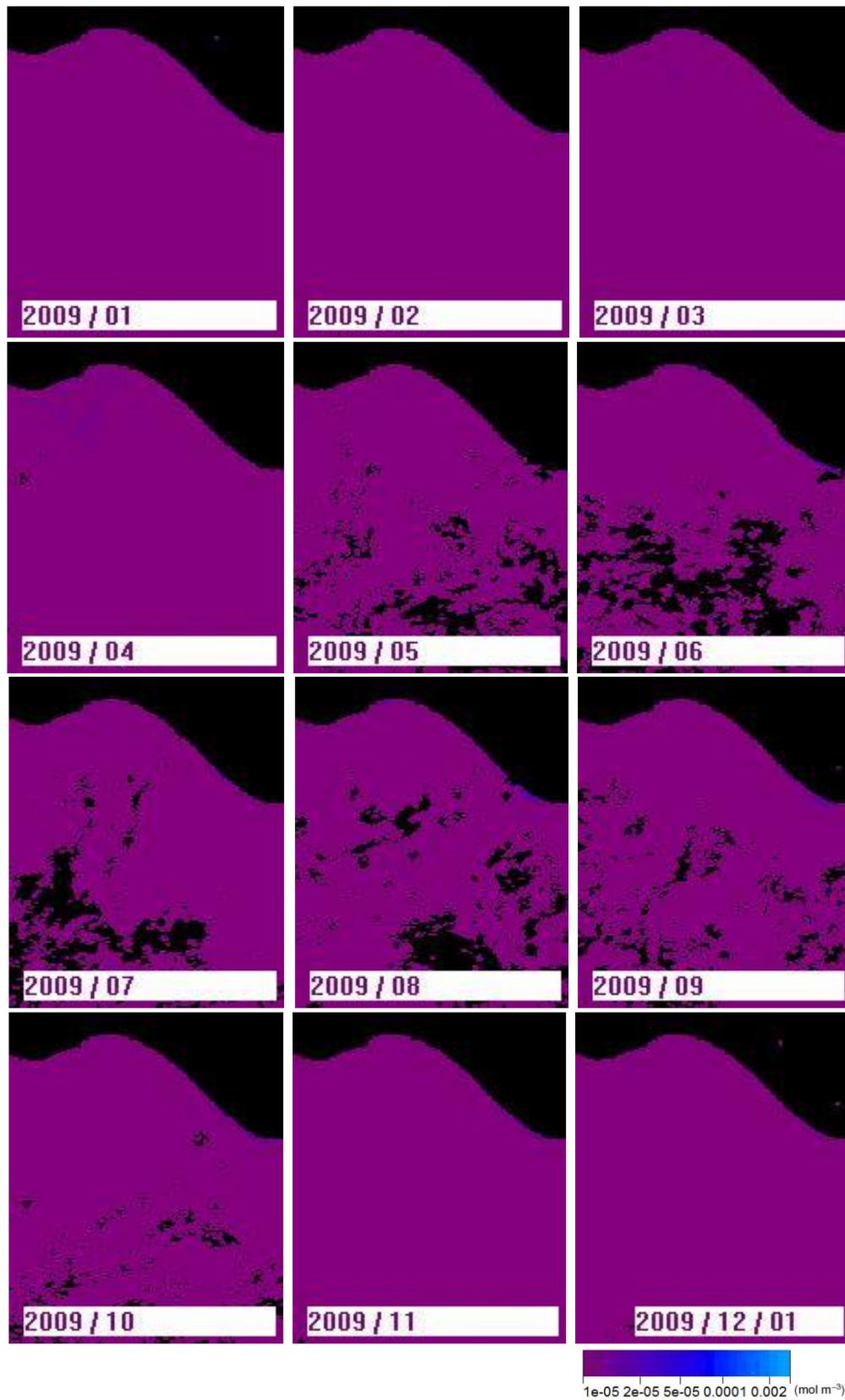
2007



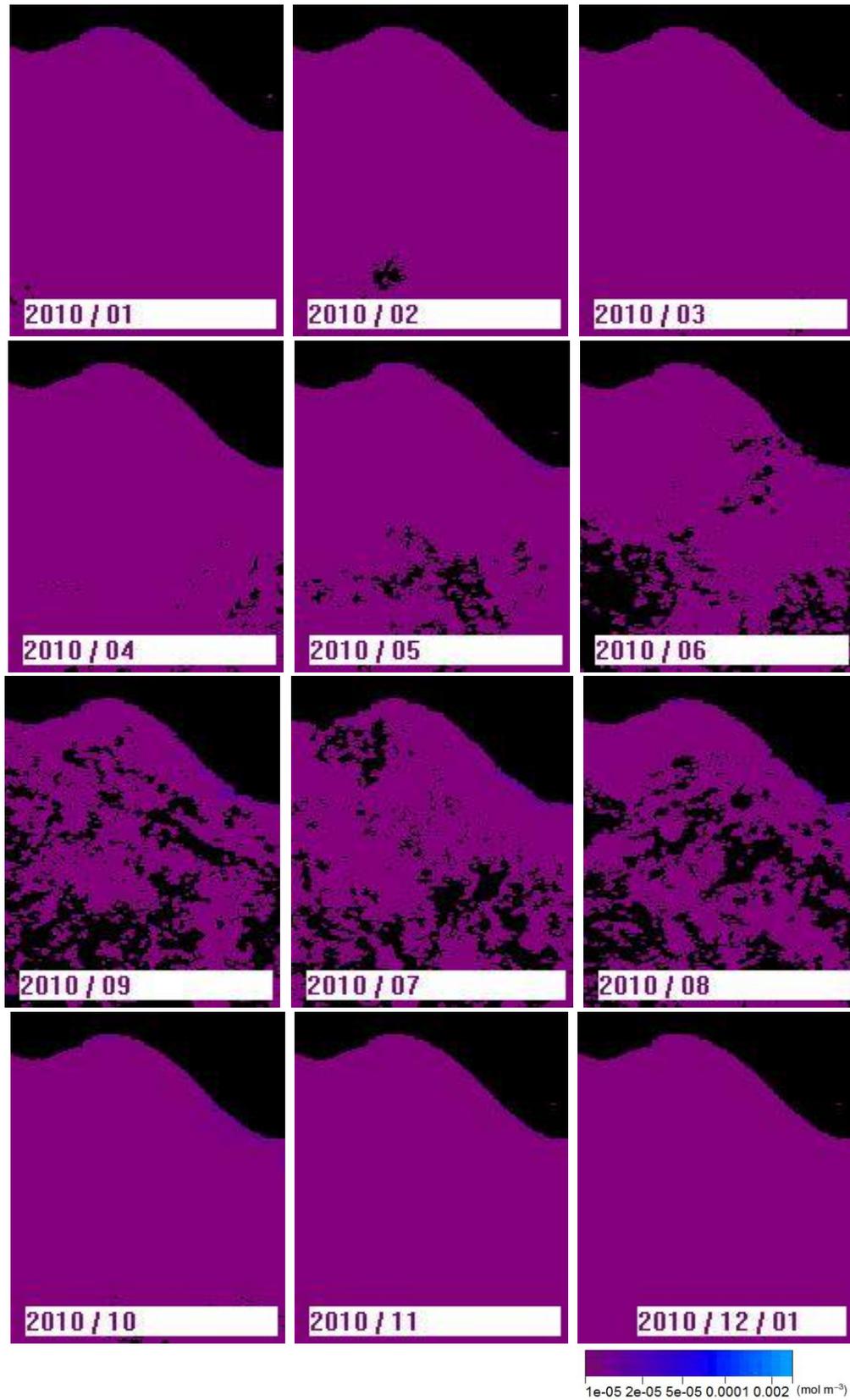
2008



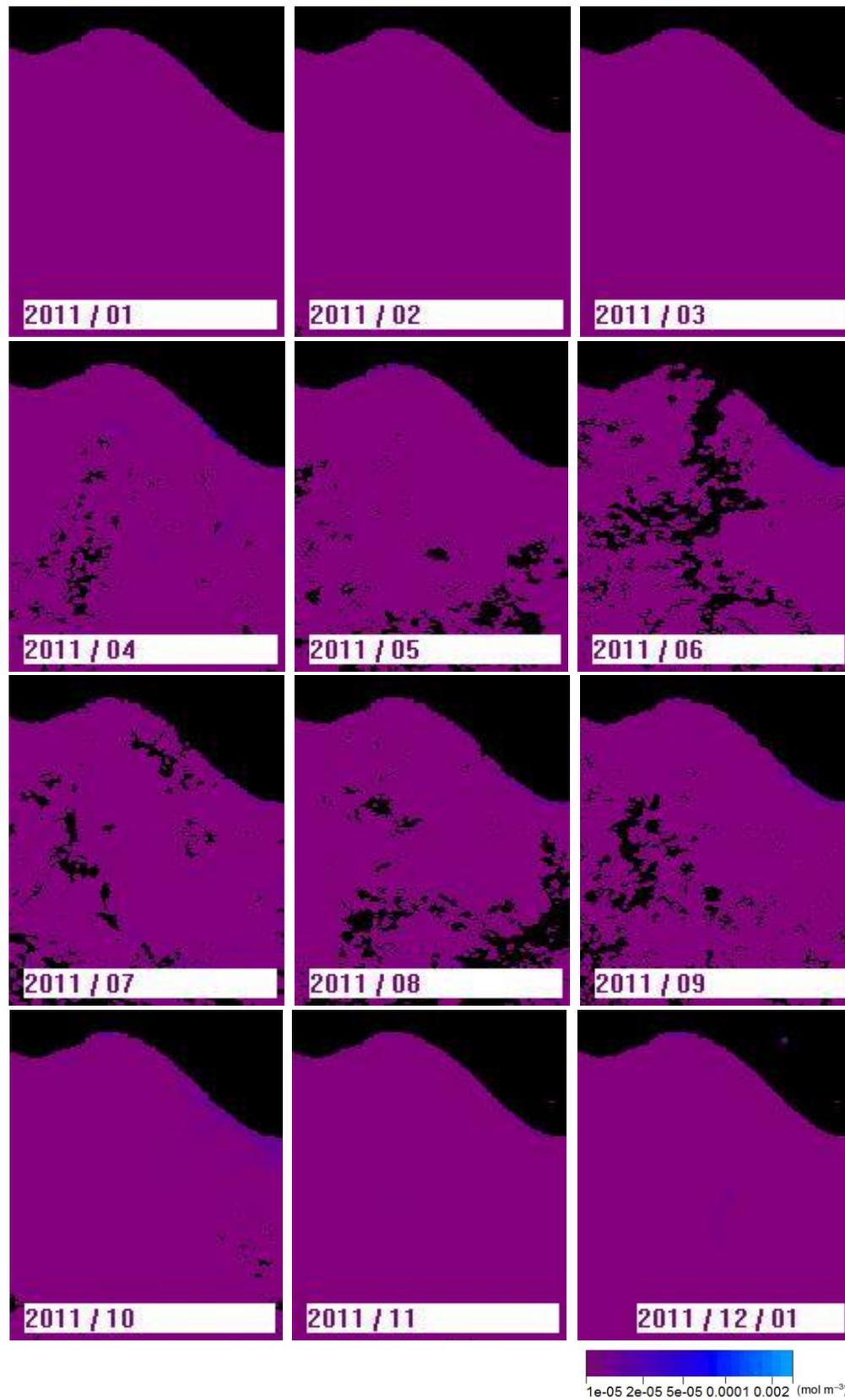
2009



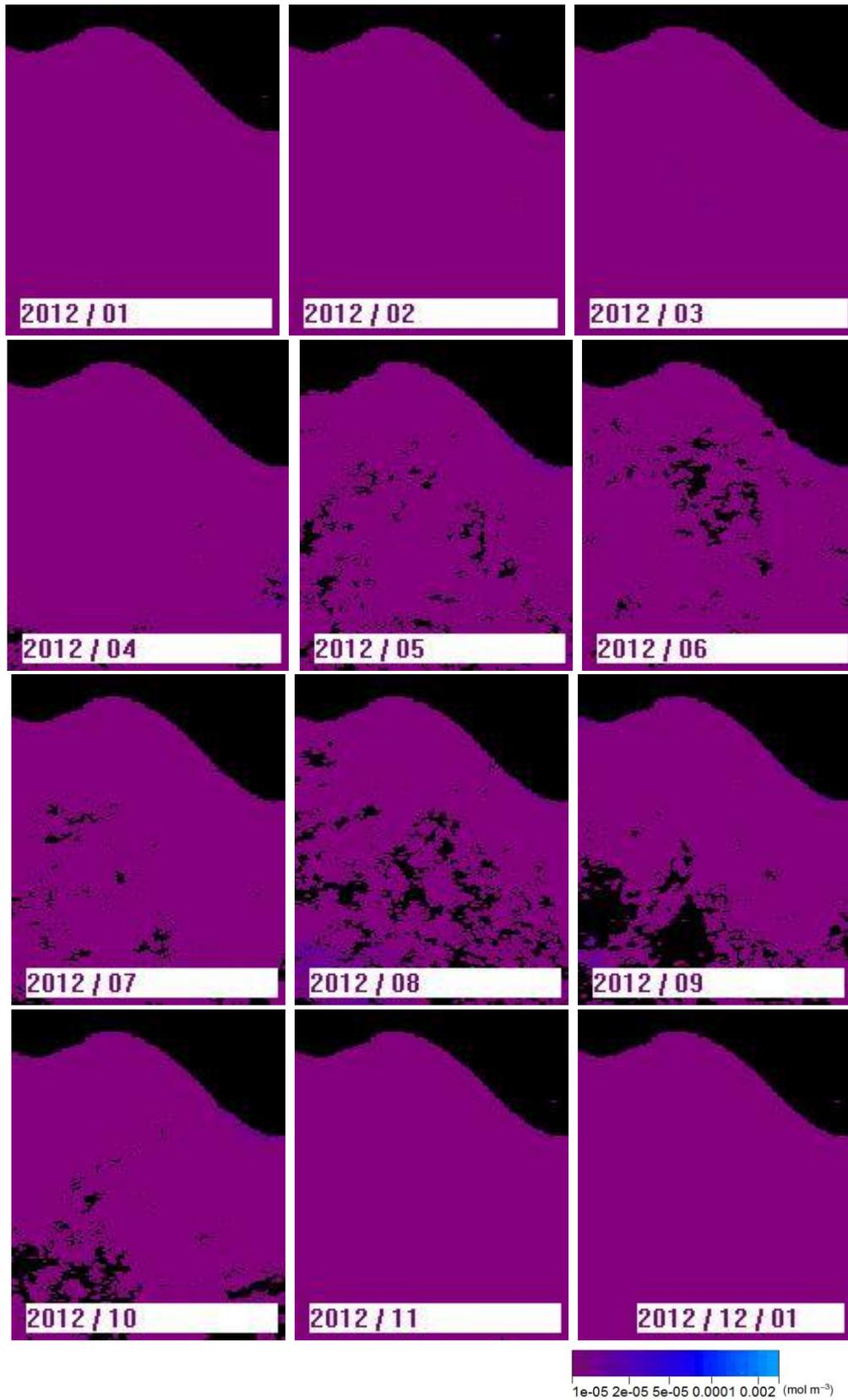
2010



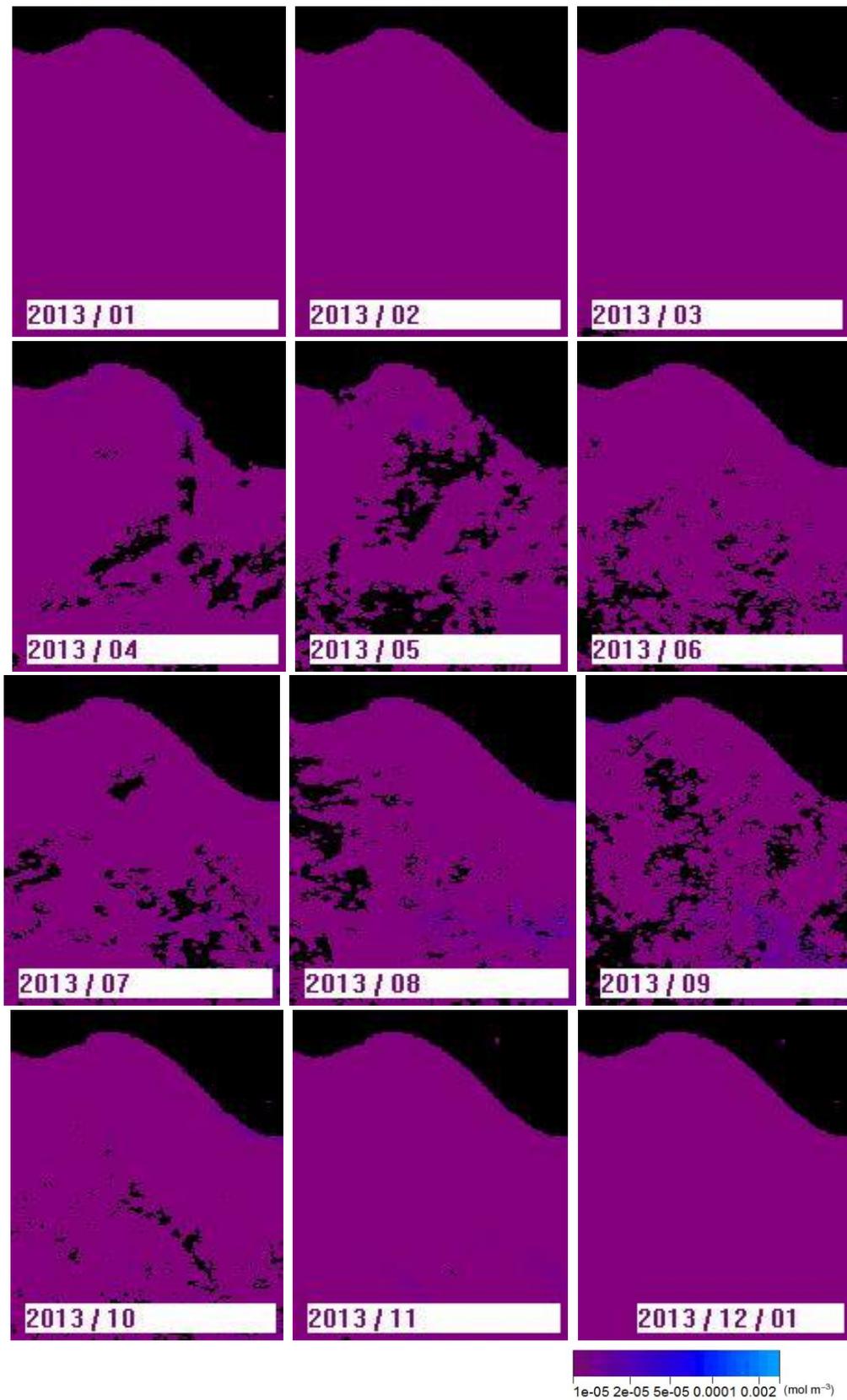
2011



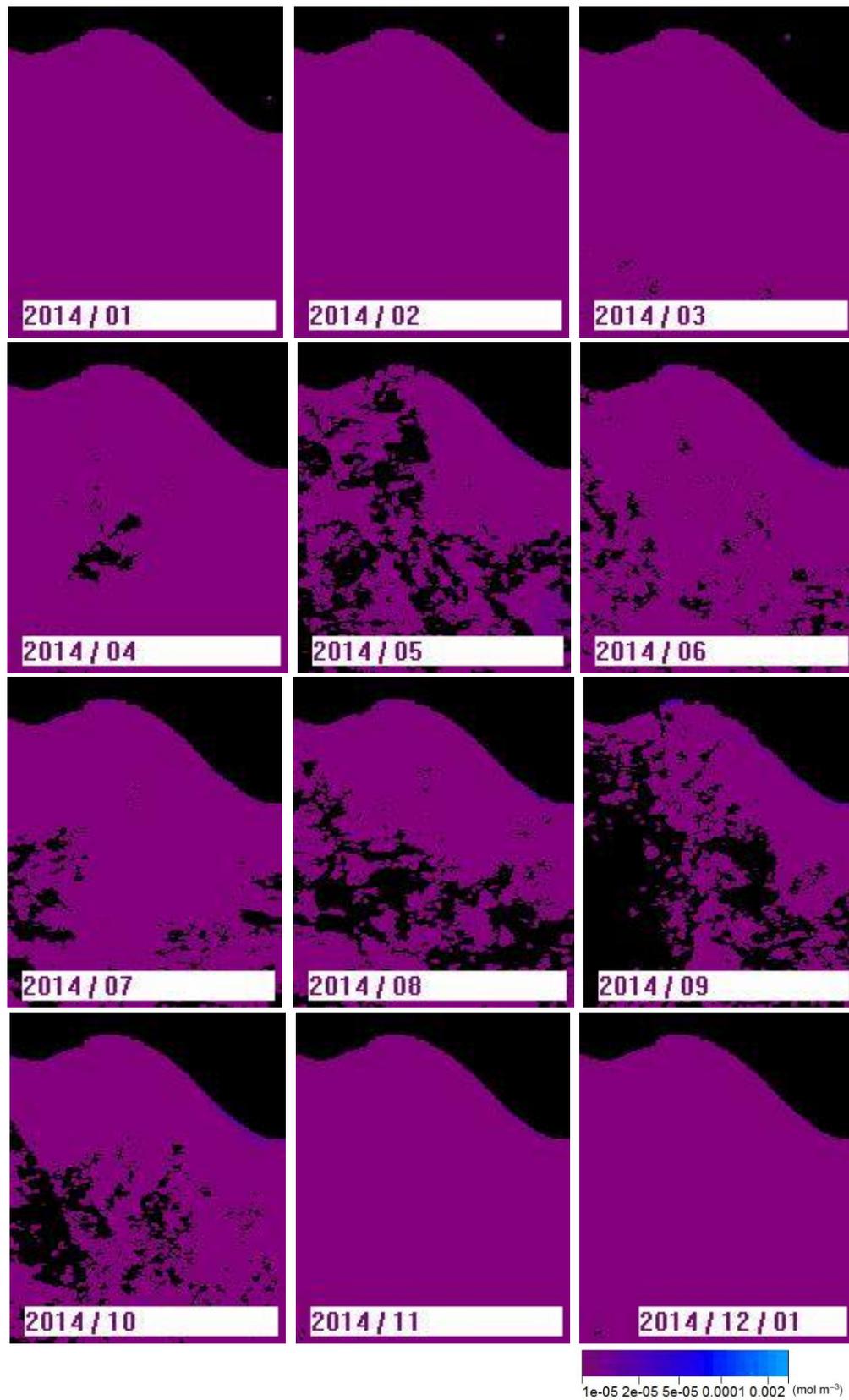
2012



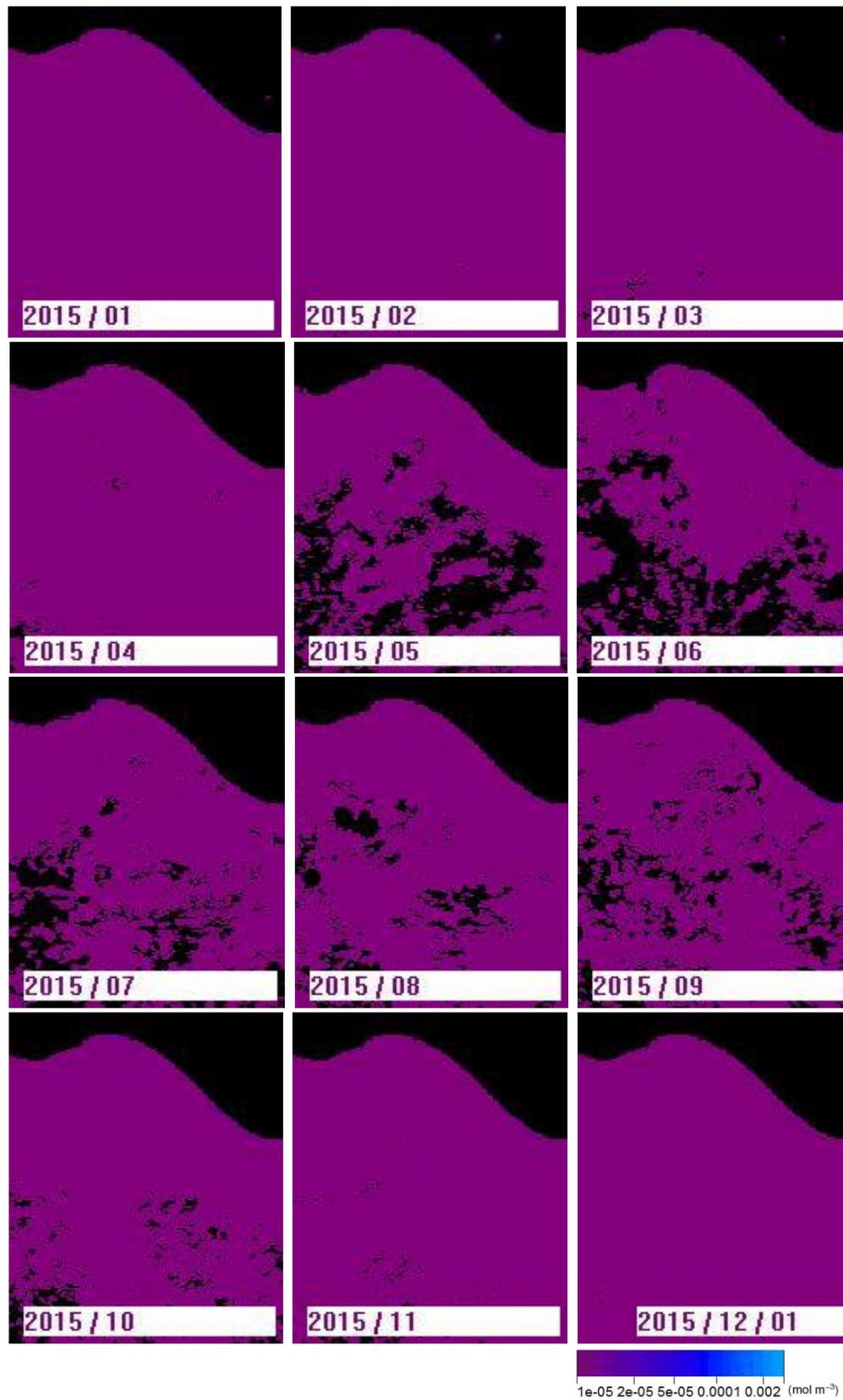
2013



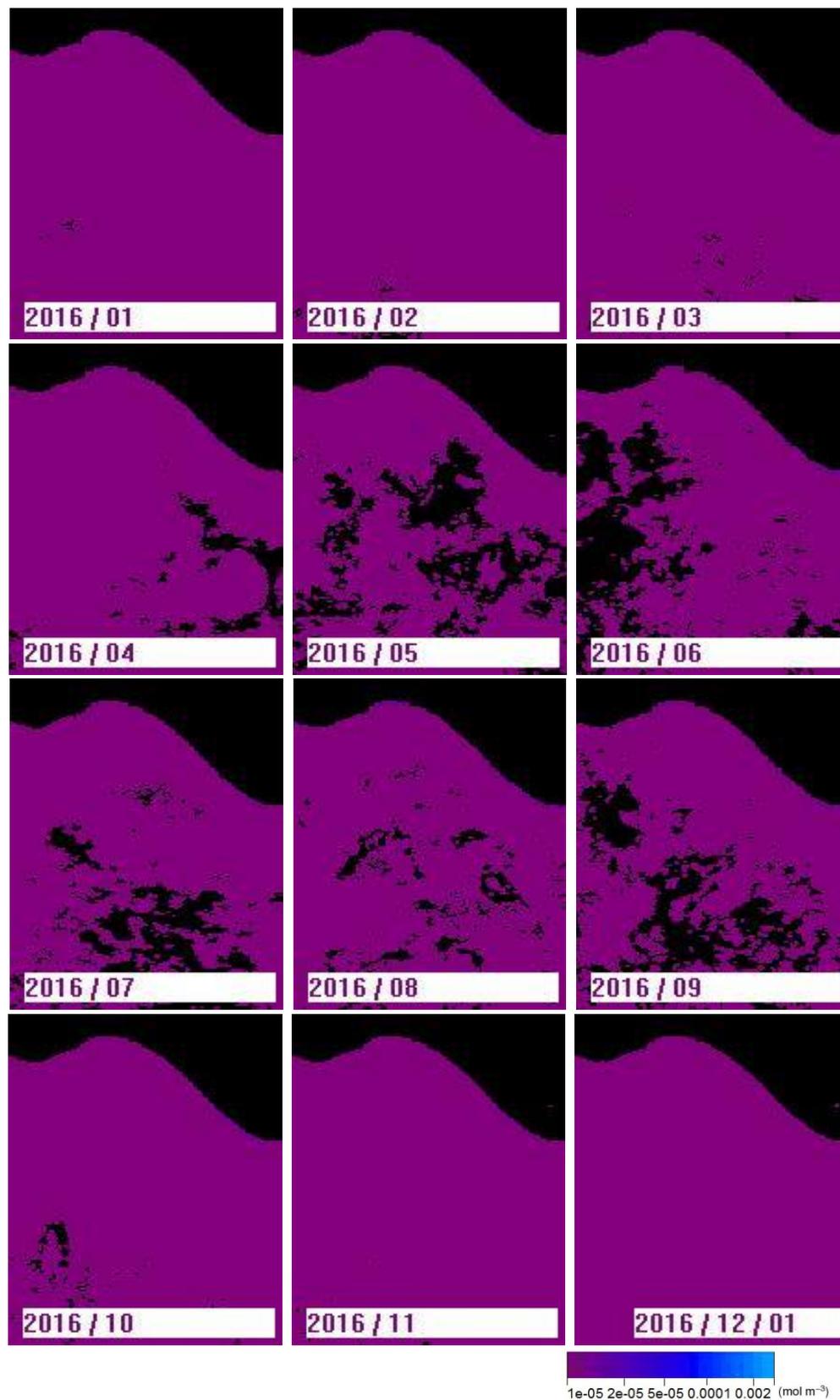
2014



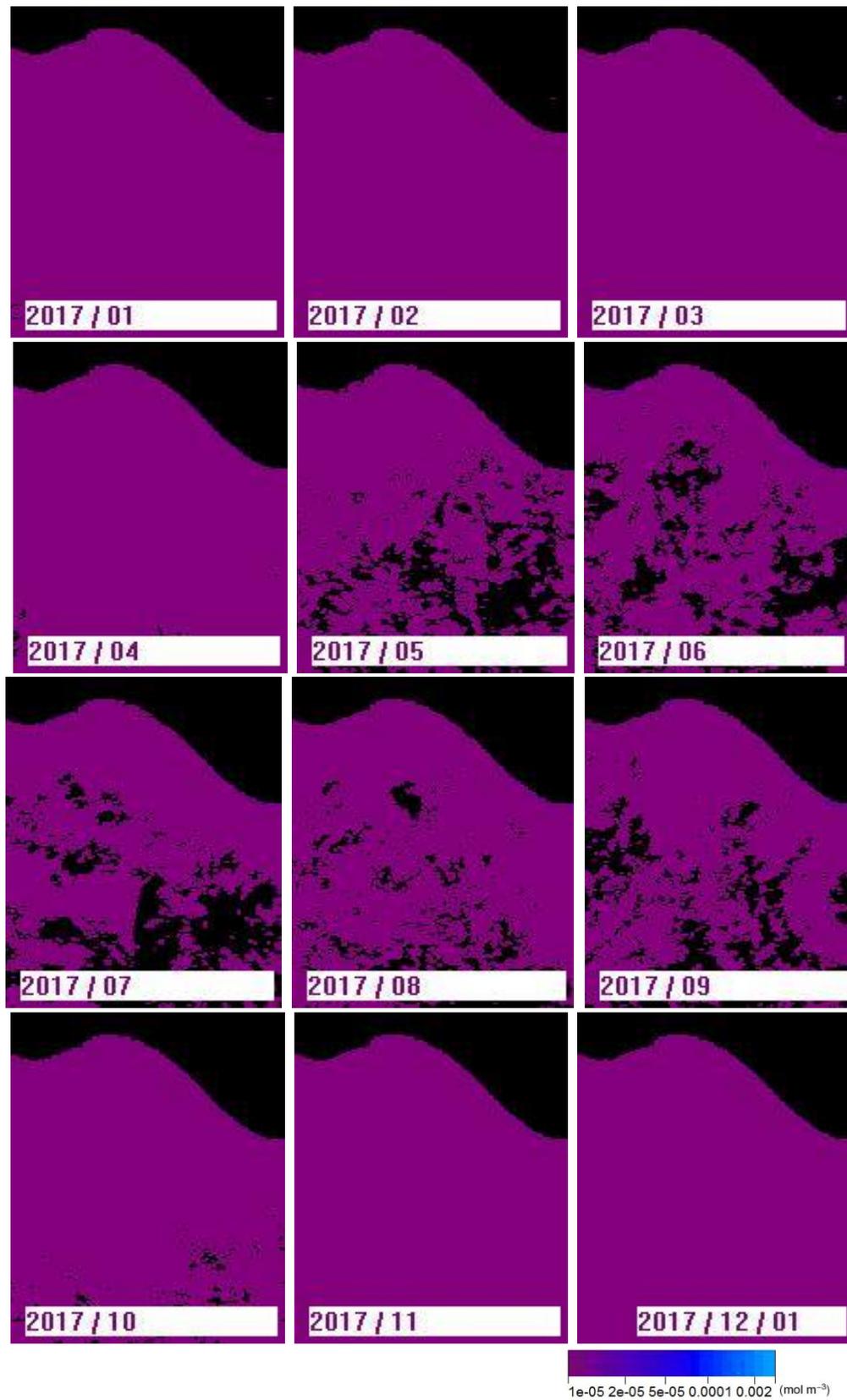
2015



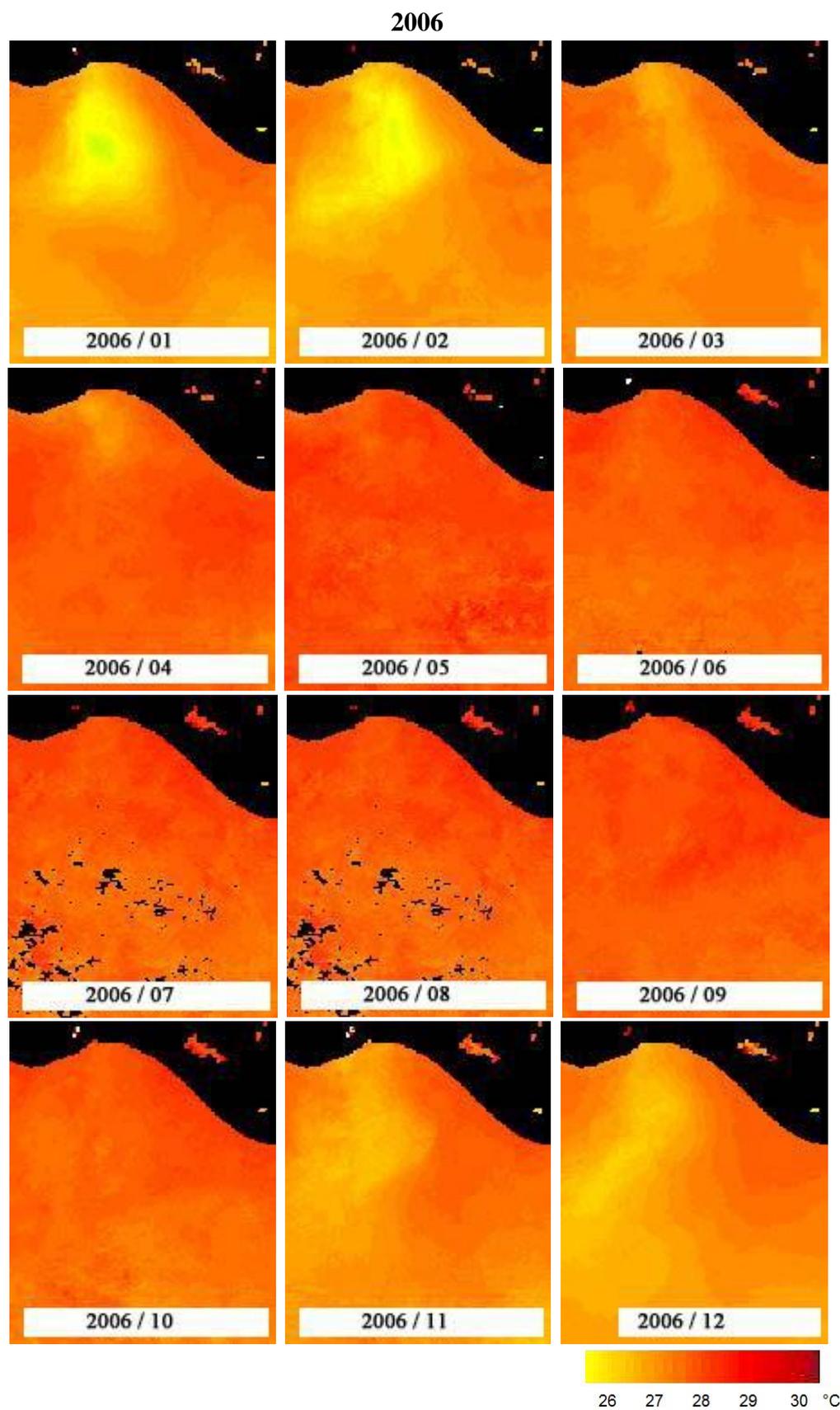
2016



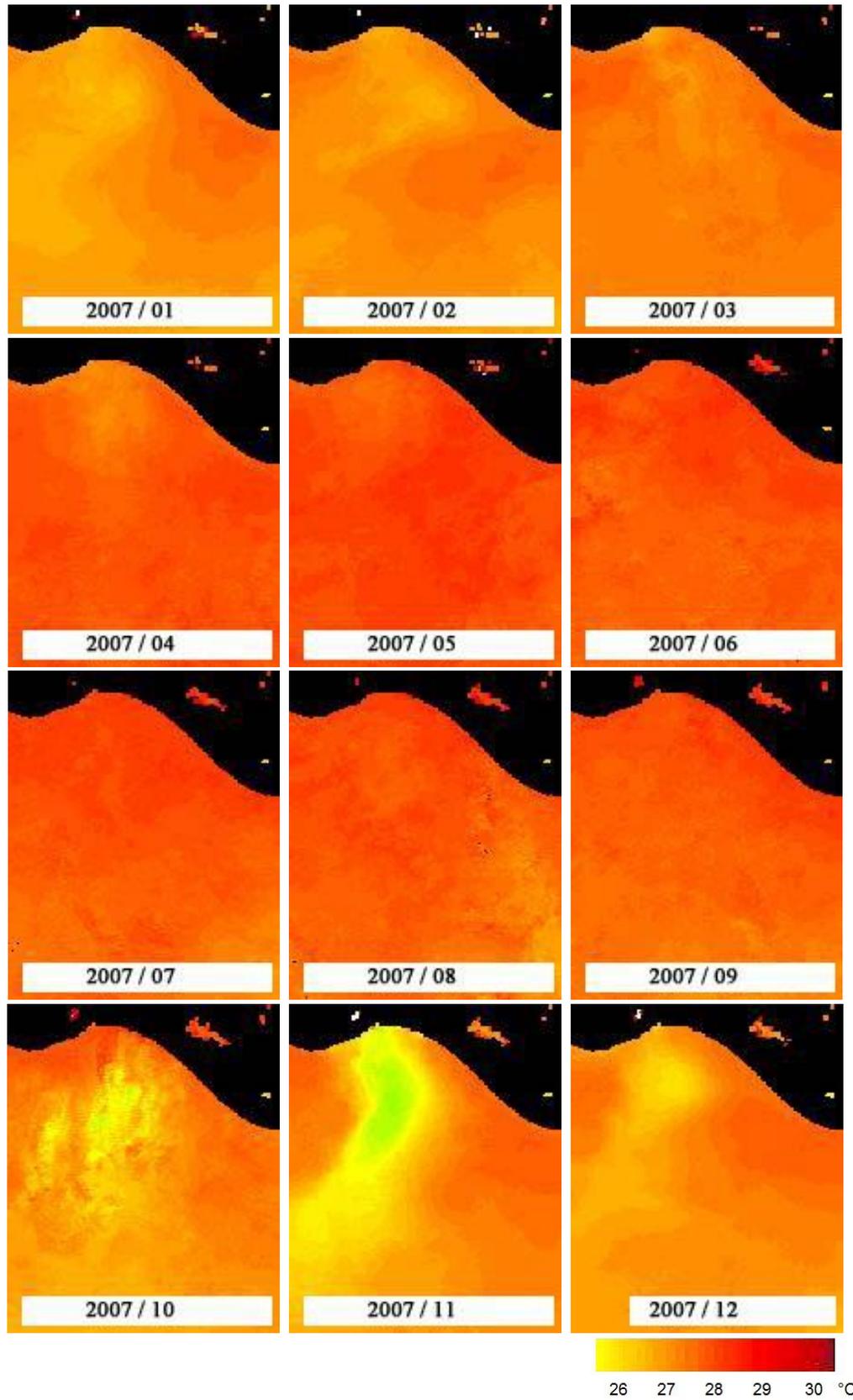
2017



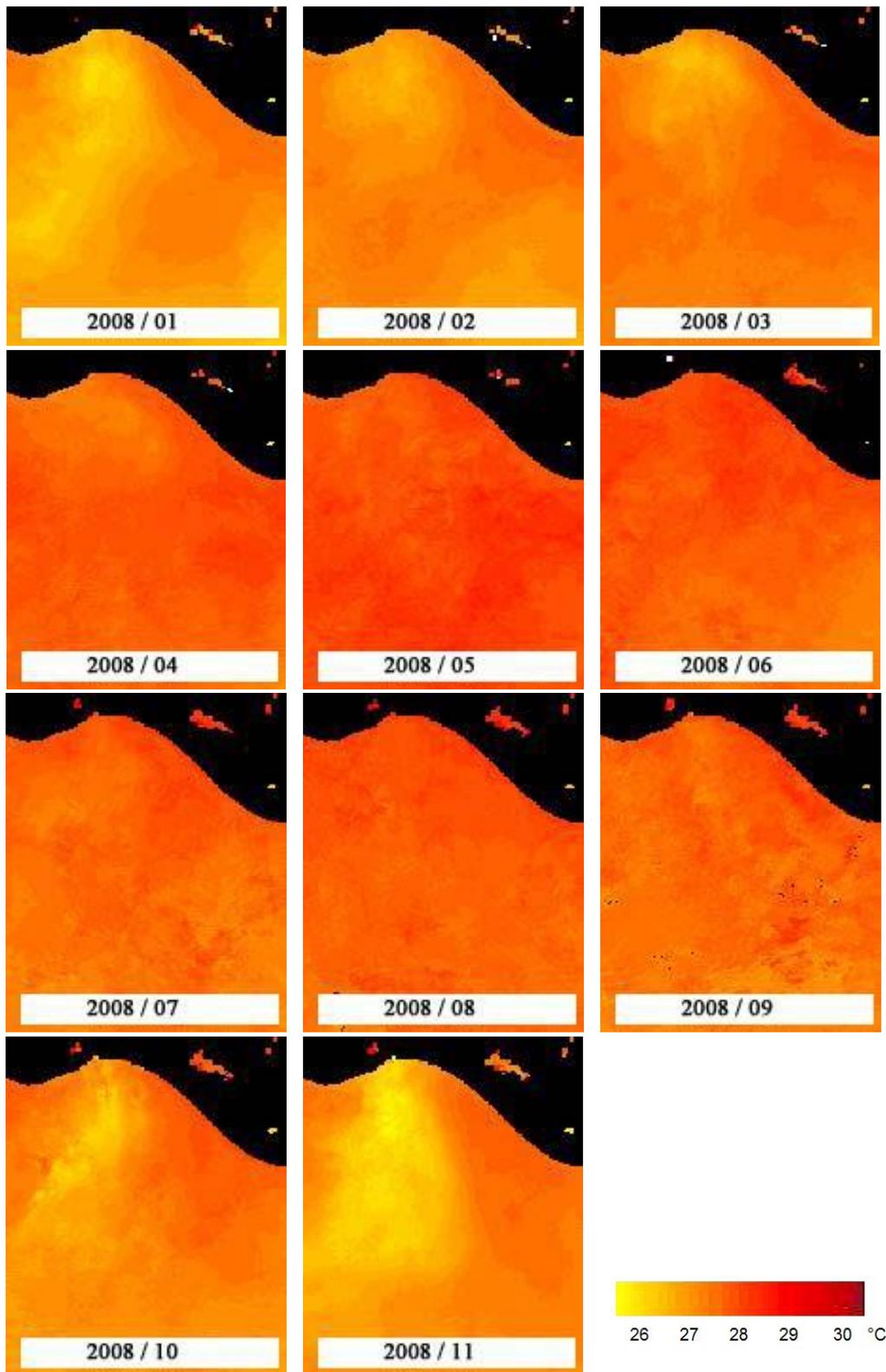
Anexo 5. Resultados mensuales por año para la TSM 2006 - 2017.



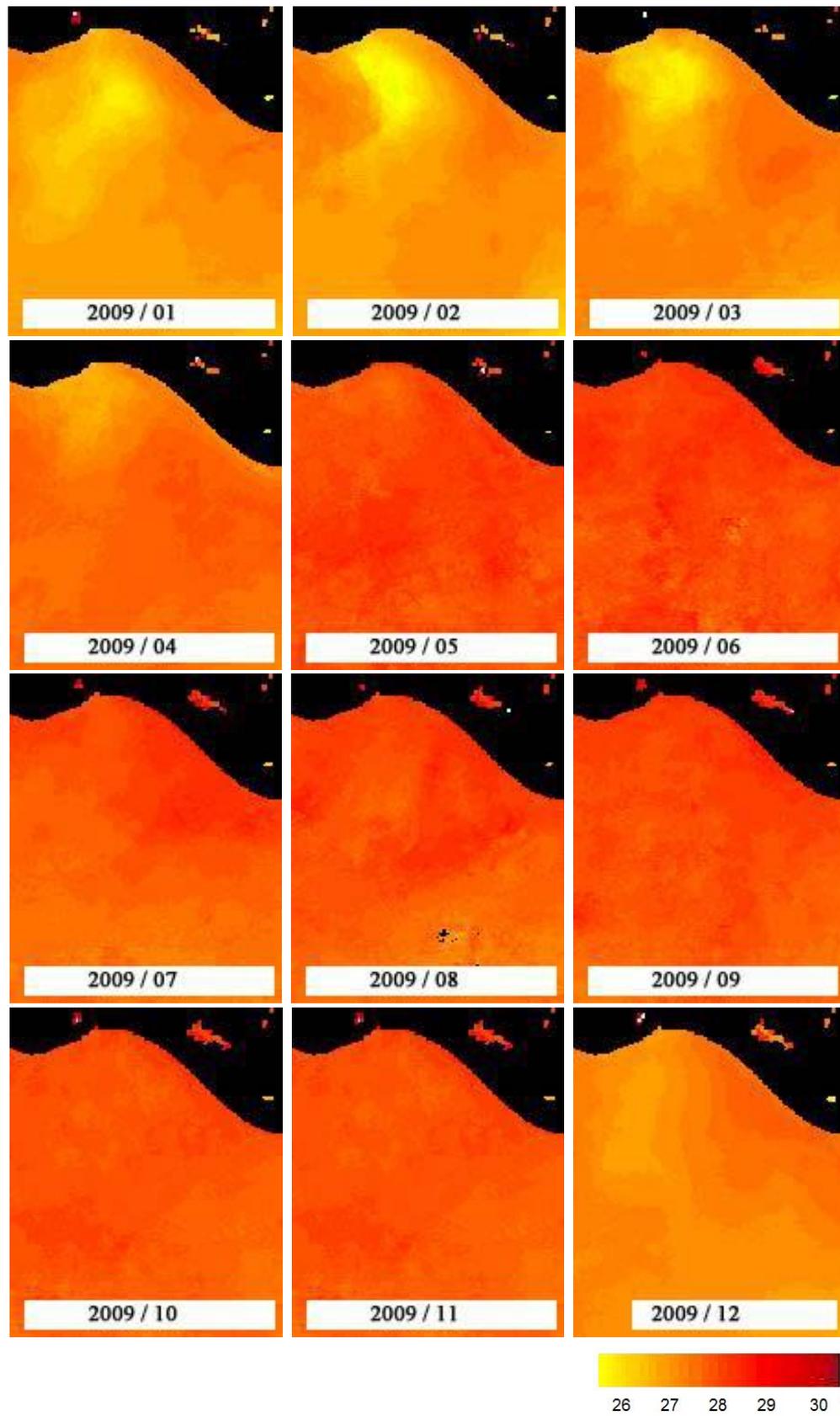
2007



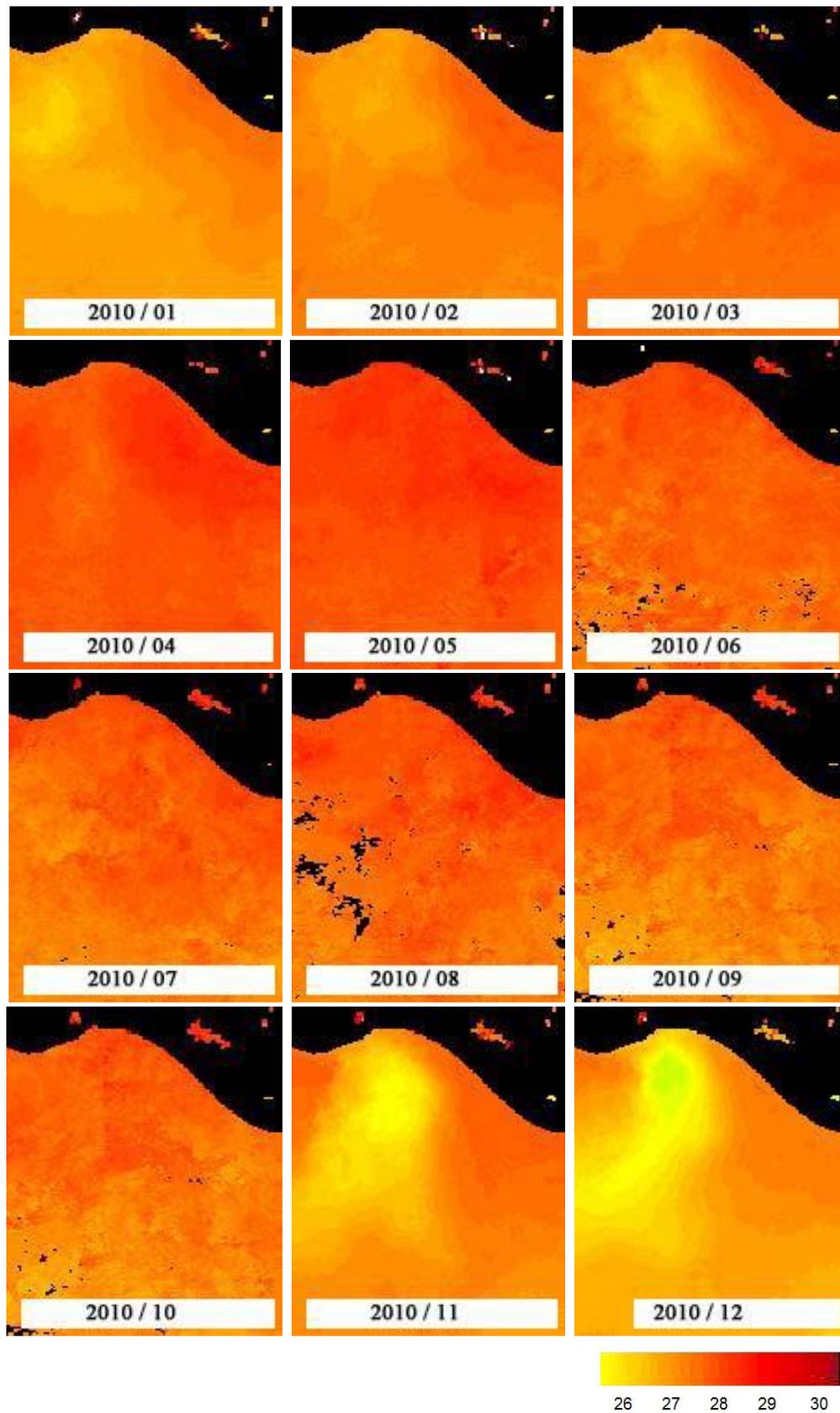
2008



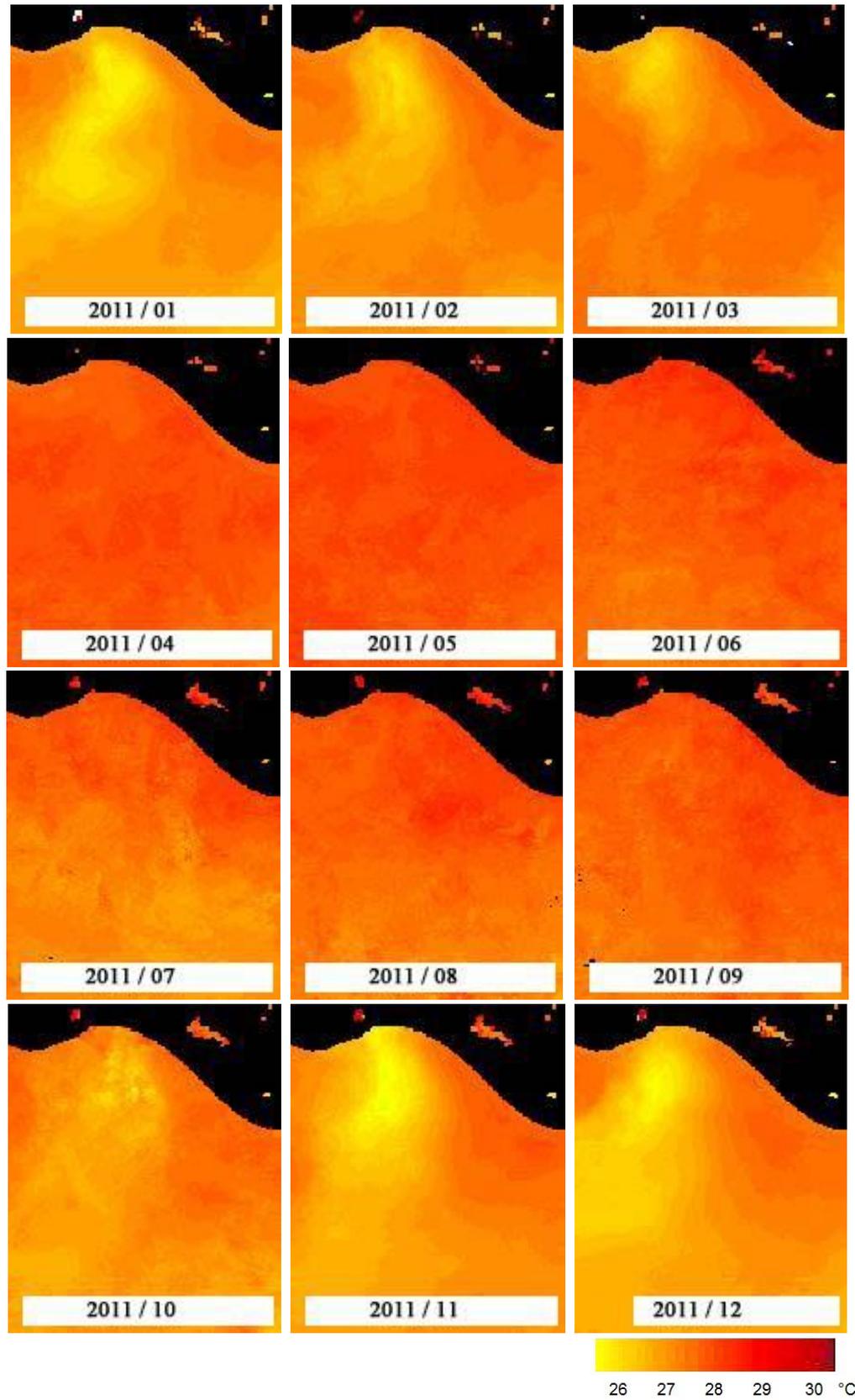
2009



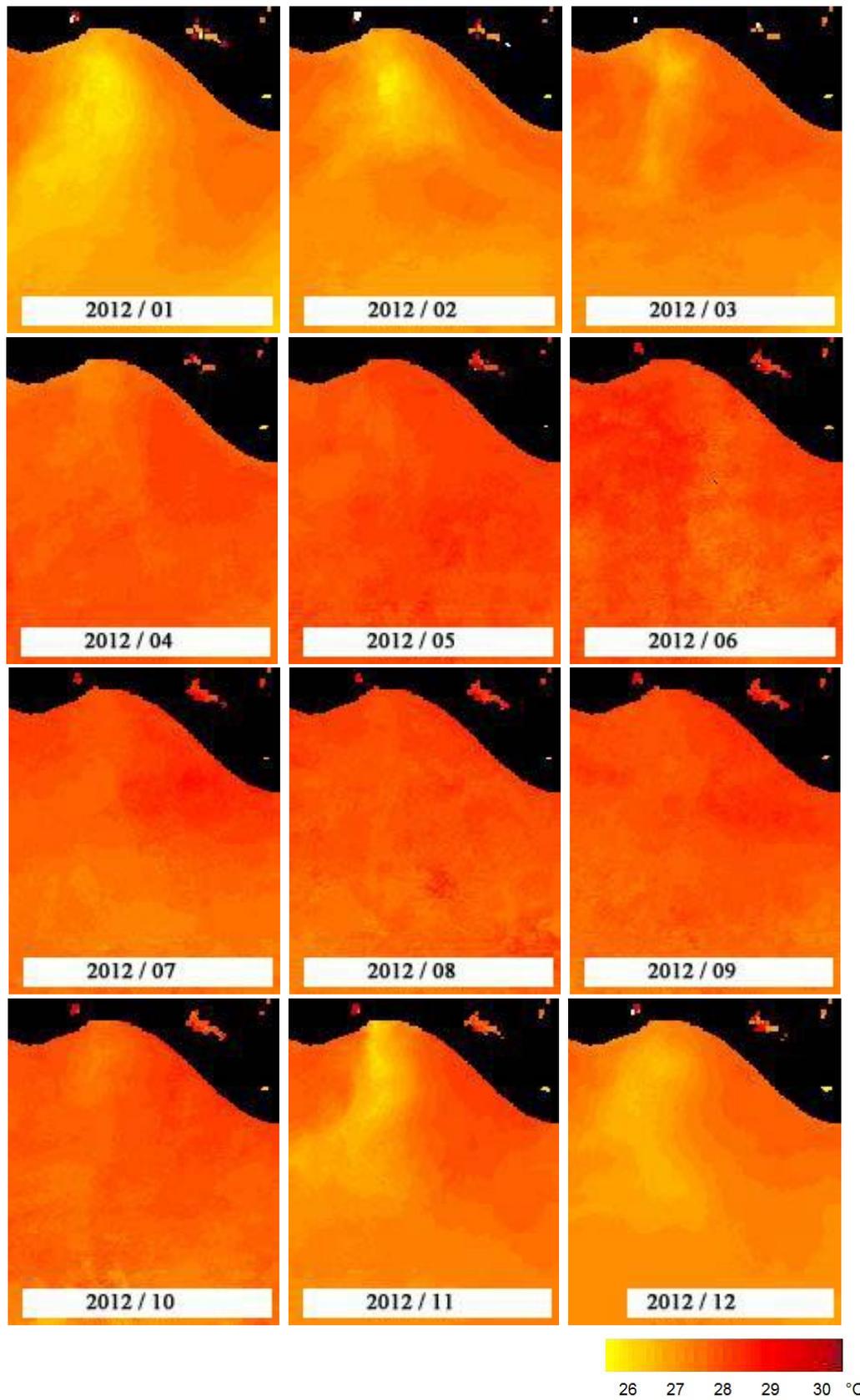
2010



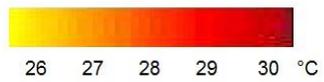
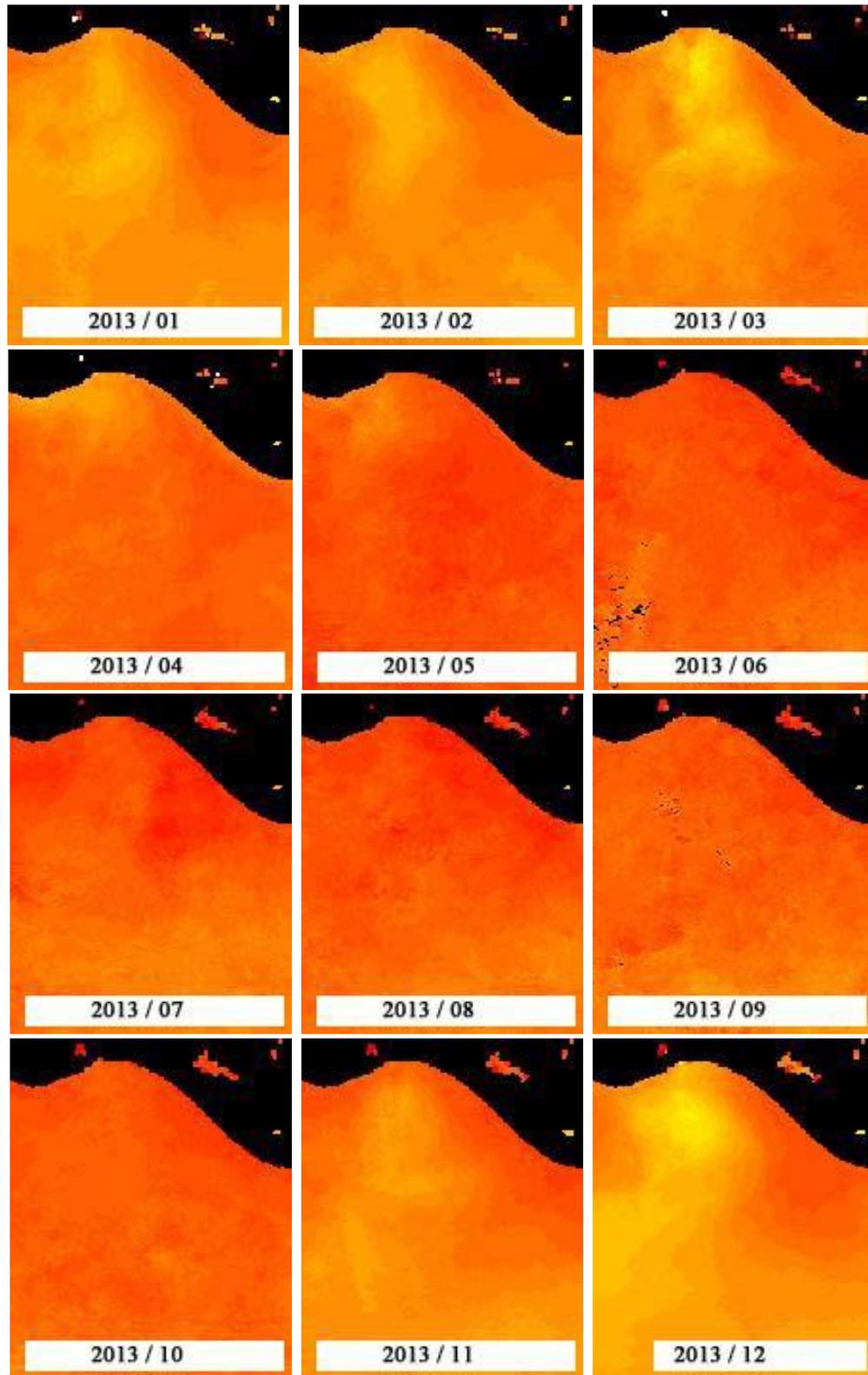
2011



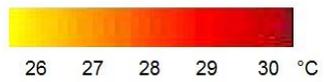
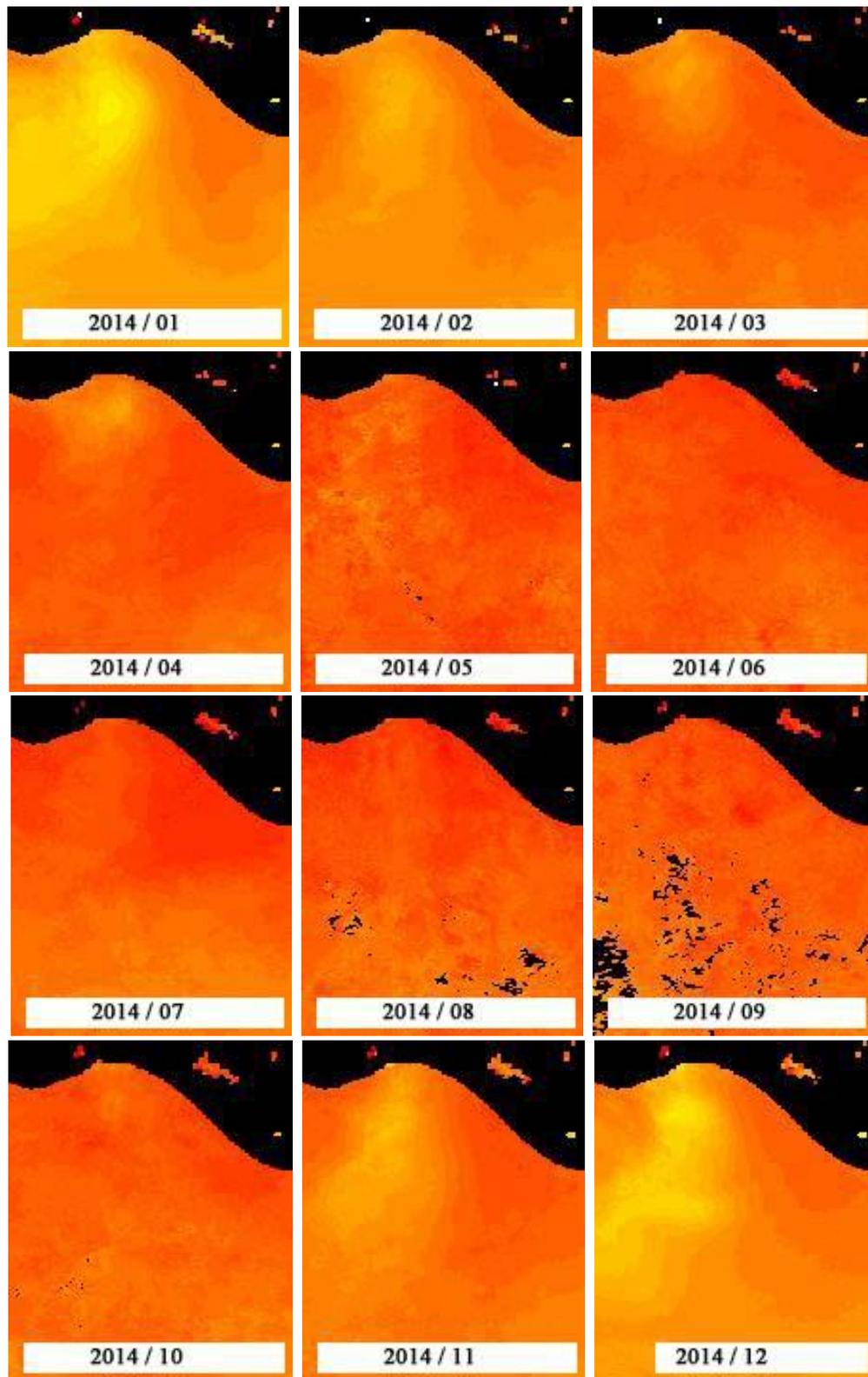
2012



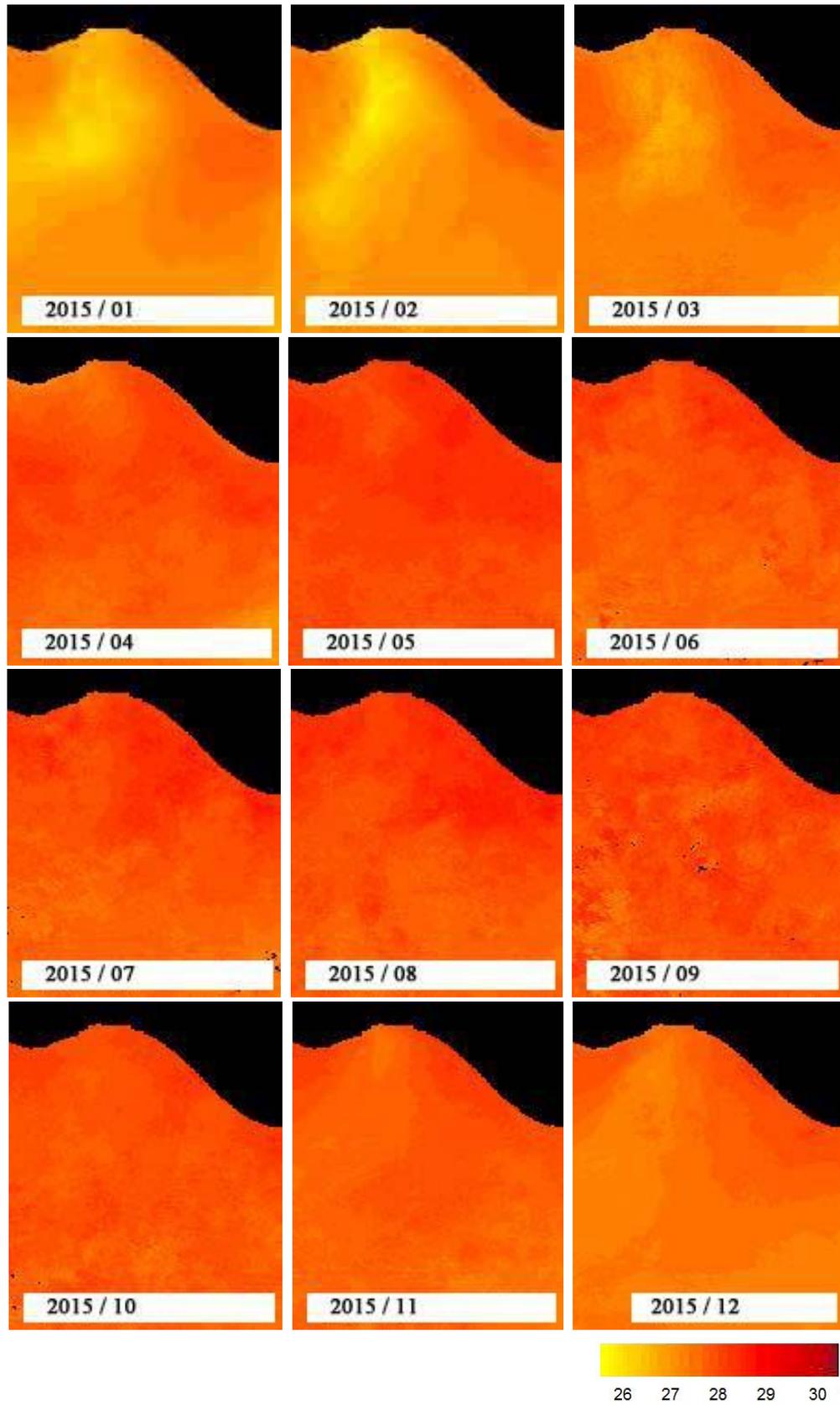
2013



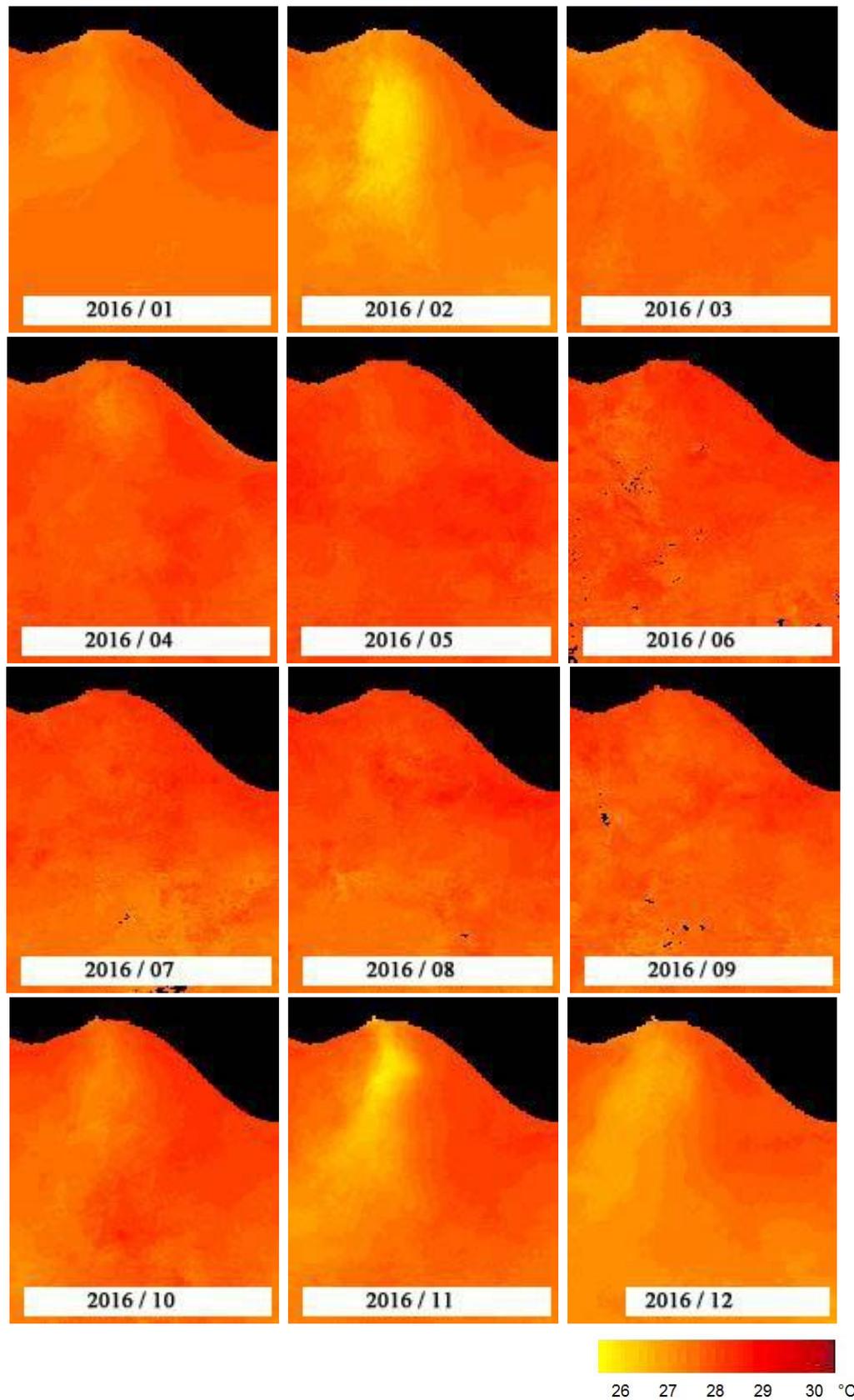
2014



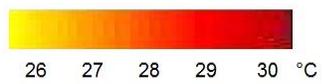
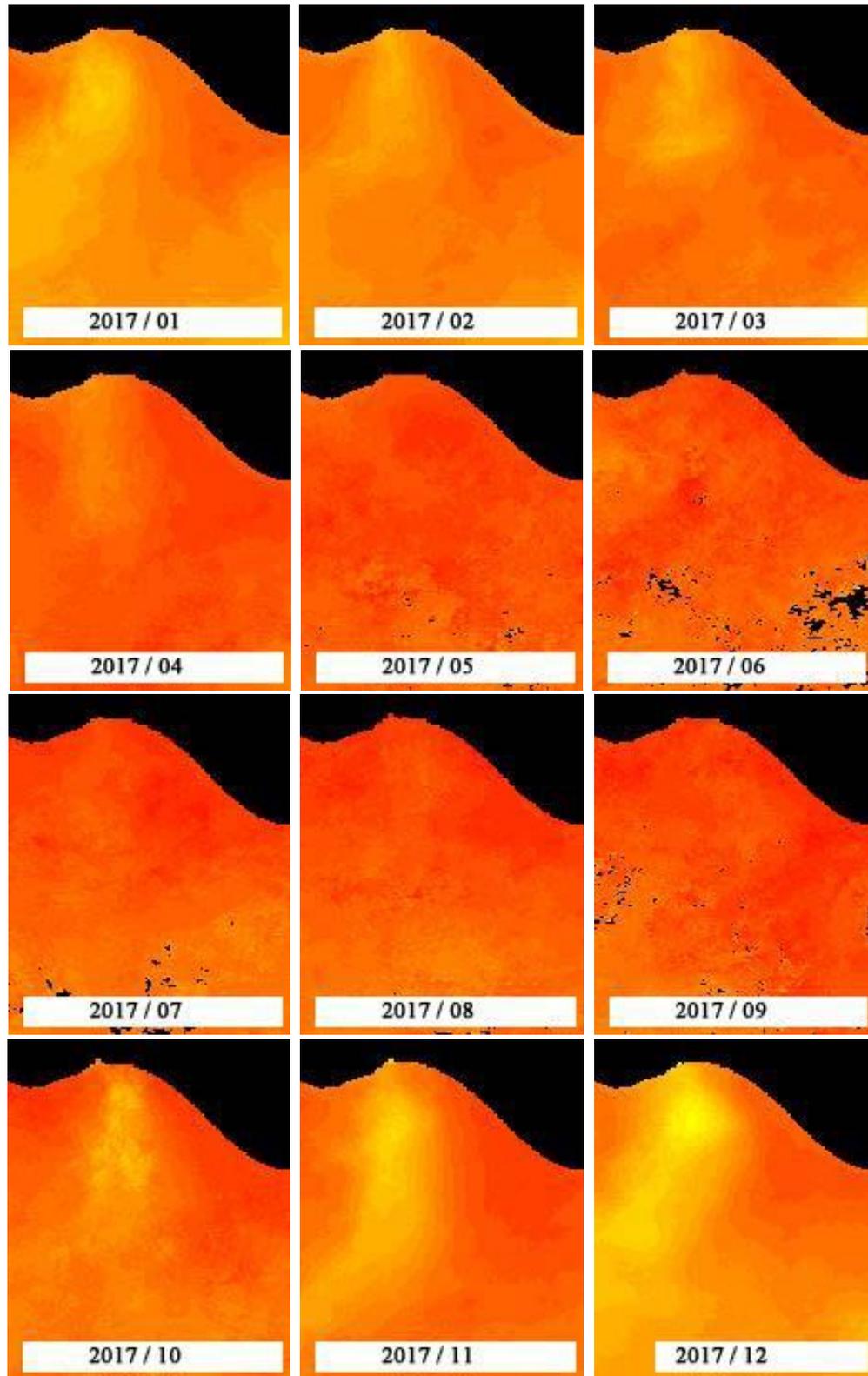
2015



2016



2017



Anexo 6. Matriz CorrpX, IT=1.0029 Chi²=12.035 df=22 p=.956.

	P1	P2	P3
Enero	-0.488	1.747	-0.691
Febrero	-0.401	1.365	-0.521
Marzo	-0.291	0.955	-0.354
Abril	-0.169	0.541	-0.196
Mayo	-0.047	0.148	-0.052
Junio	0.062	-0.201	0.073
Julio	0.153	-0.489	0.177
Agosto	0.218	-0.702	0.256
Septiembre	0.254	-0.835	0.310
Octubre	0.261	-0.886	0.338
Noviembre	0.243	-0.864	0.340
Diciembre	0.205	-0.779	0.320

12. Referencias

- Balch, W.M., 2004. Re-evaluation of the physiological ecology of coccolithophores. Pp: 165-190 *In*: Thiersteinand, H.R. & J.R. Young (eds.), *Coccolithophores: From Molecular Processes to Global Impact*, New York.
- Balch, W.M., Holligan P.M., S.G. Ackleson & K.J. Voss. 1991. Biological and optical properties of mesoscale Coccolithophore blooms in the Gulf of Maine. *Limnology Oceanography* 36: 629-643.
- Balch, W.M., R. Howard, B.C. Gordon, Bowler, D.T. Drapeau & E.S. Booth. 2005. Calcium carbonate measurements in the surface global ocean based on Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer data. *Journal of Geophysical Research* 110, C07001: 1-21.
- Barton, E.D., M.L. Argote, J. Brown, P.M. Kosro, M.F. Lavín, J.M. Robles, R.L. Smith, A. Trasviña & H.S. Vélez. 1993. Supersquirt: Dynamics of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Oceanography* 6: 23-30.
- Barton, E.D., M.F. Lavín & A. Trasviña. 2009. Coastal circulation and hydrography in the Gulf of Tehuantepec, Mexico, during winter. *Continental Shelf Research* 29: 485-500.
- Beaufort, L., M. Couapel, N. Buchet, H. Claustre & C. Goyet. 2008. Calcite production by Coccolithophores in the south east Pacific Ocean. *Biogeosciences* 5: 1101-1117.
- Bretherton, L., Poulton A.J., Lawson T., Rukminasari, N., Balestreri C., Schroeder D., C.M., Moore & D.J. Suggett. 2019. Day length as a key factor moderating the response of coccolithophore growth to elevated pCO₂. *Limnology and Oceanography* 64: 1284-1296.
- Broecker, W. & E. Clark. 2009. Ratio of Coccolith CaCO₃ to foraminífera CaCO₃ in late Holocene deep sea sediments. *Paleoceanography* 24: 3205.
- Brown, C.W. 1995. Classification of Coccolithophore blooms in ocean color imagery. Pp: 13-19 *In*: McClain, C.R., W.E. Esaias, M. Darzi, F.S. Patt, R.H. Evans, J.W. Brown,

- K.R. Arrigo, C.W. Brown, R.A. Barnes & L. Kumar (eds.). Case Studies for SeaWiFS Calibration and Validation, Part 4. NASA Technical Memo. 104566, Vol. 28, NASA Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Maryland.
- Brown, C.W. & J.A. Yoder. 1994. Coccolithophorid blooms in the global ocean. *Journal Geophysical Research* 99: 7467.
- Cervantes-Hernández P. 2008. Method to obtain indices of abundance in the population of brown shrimp from the Gulf of Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista Biología Marina y Oceanografía* 43(1): 111-119.
- Cervantes-Hernández, P. & A. Egremy-Valdez. 2013. Variación de la captura del recurso camarón, en relación con la disposición geográfica de los sedimentos en la zona 90 de pesca, Golfo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Hidrobiológica*, 23(1): 111-123.
- Cervantes-Hernández, P. & Manzano-Sarabia M.M. 2017. Procesamiento y Análisis Satelital. Windows Imagen Manager. Universidad Autónoma de Sinaloa, México, 125 pp.
- Cervantes-Hernández, P., Sánchez-Meraz, B., Serrano-Guzmán¹, S.J., Frías-Velasco, A.S. Ramos-Cruz & A. Gracia. 2008. Variación interanual de la abundancia de *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes 1900) en el Golfo de Tehuantepec. *Hidrobiológica* 18(3): 215-226.
- Chapa-Balcorta, C., J.M. Hernandez-Ayon, R. Durazo, E. Beier, S.R. Alin & A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 120(12): 7752-7770.
- Chelton, D.B. & S.K. Esbensen. 2000. Satellite observations of the wind jets off the Pacific coast of Central America. Part II: Regional relationships and dynamical considerations. *Monthly Weather Review* 128: 2019-2043.

- Chelton, D.B., M.G. Schlax, M.H. Freilich, & R.F. Milliff. 2004. Satellite radar measurements reveal short-scale features in the wind stress field over the world ocean. *Science* 303: 978-983.
- Cobb, H.D., D.P. Brown & R. Molleda. 2002. Use of QuikSCAT imagery in the diagnosis and detection of Gulf of Tehuantepec wind events 1999-2002. Preprints, 12th Conf. on Satellite Meteorology and Oceanography, Long Beach, C.A., American Meteorological Society JP4.1. Consultado el 20 de noviembre del 2020: <http://ams.confex.com/ams/pdfpapers/54957.pdf>.
- Cokacar, T., T. Oguz & N. Kubilay. 2004. Satellite-detected early summer coccolithophore blooms and their interannual variability in the Black Sea. *Deep-Sea Research* 1(51): 1017-1031.
- Cook, S.S., L. Whittock, S.W. Wright & G.M. Hallegraeff. 2011. Photosynthetic pigment and genetic differences between two southern ocean morphotypes of *Emiliana huxleyi* (haptophyta). *Journal of phycology* 47: 615-626.
- Crudeli, D., Young, J.R., Erba, E., De Lange, G.J., Henriksen, K., Kinkel, H., C.P. Slomp & P. Ziveri. 2004. Abnormal carbonate diagenesis in Holocene-Late Pleistocene sapropel - associated sediments from Eastern Mediterranean; evidence from *Emiliana huxleyi* coccolith morphology. Pp: 217-240 *In*: Villa, G., J.A. Lees & P.R. Bown (eds.), *Calcareous nannofossil palaeoecology and palaeoenographic reconstructions*. Marine Micropaleontology.
- Cullen, J.J., Franks, P.J.S., D.M. Karl, & A. Longhurst. 2002. Physical Influences on Marine Ecosystem Dynamics. Pp: 297-336 *In*: Robinson, A.R., J.J. McCarthy & B.J. Rothschild. (eds.), Wiley, Cambridge, M.A.
- Daniels, C.J., R.M. Sheward, & A.J. Poulton. 2014. Biogeochemical implications of comparative growth rates of *Emiliana huxleyi* and *Coccolithus* species. *Biogeosciences* 11: 6915-6925.

- Estrada-Orozco, N.K. 2017. Landslide susceptibility prediction in a mountainous catchment: the naranjo basin, western Guatemala. France: Université de Liège, Liège, Belgique, Ph.D. dissertation, 105pp.
- Fiedler, P.C. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 143-180.
- Flores-Vidal, X., R. Durazo, C. Chavanne & P. Flament. 2011. Coastal circulation in the absence of wind in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: High-frequency radar observations. *Ciencias Marinas* 37: 493-512.
- Flores-Vidal, X., R. Durazo, L. Zavala Sanson, P. Flament, C. Chavanne, F.J. Ocampo-Torres & C. Reyes-Hernández. 2014. Evidence of inertially generated coastal-trapped waves in the eastern tropical Pacific. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119: 3121-3133.
- Fournier, G. & G. Neukermans. 2017. An analytical model for light backscattering by coccoliths and coccospheres of *Emiliana huxleyi*. *Optical Express* 25: 14996. doi: 10.5281/zenodo.1222124.
- Fraisse, S., M. Bormans & Y. Lagadeuc. 2015. Turbulence effects on phytoplankton morpho-functional traits selection. *Limnology Oceanography* 60: 872-884.
- Gafar, N.A. & K.G. Schulz. 2018. A niche comparison of *Emiliana huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica* and potential effects of climate change, *Biogeosciences Discussions*. <https://doi.org/10.5194/bg-2018-88>.
- Gallegos-García, A. & J. Barberán-Falcón. 1998. Surgencia eólica. El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos. Pp: 27-34 *In*: Tapia-García, M. (ed.), UAM-Iztapalapa, México.
- Gracia, A. 1997. Simulated and actual effects of the brown shrimp, *Penaeus aztecus*, Closure in Mexico. *Marine Fisheries Review* 59(2): 18-24.

- Grady, J.R. 1971. The distribution of sediment properties and shrimp catch on two shrimping grounds on the continental shelf of Mexico. *Proceedings of Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 23: 139-148.
- Hagino, K. & H. Okada. 2004. Intra and infra-specific morphological variation in selected coccolithophore species in the equatorial and subequatorial Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology* 58(3): 184-206.
- Haijiao, L., J. Sun, D. Wang, X. Zhang, C. Zhang, S. Song & S. Thangaraj. 2018. Distribution of living coccolithophores in eastern Indian Ocean during spring intermonsoon. *Scientific Reports* 8: 1-12.
- Hair, J.F., R.E. Anderson, R.L. Tatham & W.C. Black. 1999. *Análisis Multivariante*. Madrid: Prentice Hall 491: 832 pp.
- Haykin, S., 1999. *Neural Networks. A Comprehensive Foundation*. 3 ed. Prentice-Hall, New Jersey. 938 pp.
- Hernández-Becerril, D.U. 2015. Biodiversidad de algas planctónicas marinas (Cyanobacteria, Prasinophyceae, Euglenophyta, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Eustigmatophyceae, Parmophyceae, Raphidophyceae, Bacillariophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Dinoflagellata) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S44-S53.
- Hernández-Becerril, D.U., K. Esqueda-Lara & R. Torres-Martínez. 2016. "Cocolitofóridos del Pacífico Mexicano y del Golfo de México". Universidad Nacional Autónoma de México, Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste, 1 ed. Miguel Ángel Porrúa. Ciudad de México 97 pp.
- Holligan, P.M. & W.M. Balch. 1991. From the ocean to cells: Coccolithophore optics and biogeochemistry. Pp: 301-324 *In*: Demers, S. (ed.), *Particle analysis in oceanography*. Proceedings of the NATO Advanced Study Institute on Individual Cell and Particle Analysis in Oceanography, NATO ASI Series G: Ecological Sciences no. 27, Acquafredda di Maratea, Italy, Berlin: Springer-Verlag.

- Holligan, P.M., E. Fernandez, J. Aiken, W. Balch, P. Boyd, P. Burkill, M. Finch, S. Groom, G. Malin, K. Muller, D. Purdie, C. Robinson, C. Trees, S. Turner & P. Van der Wal. 1993. A biogeochemical study of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* in the north Atlantic. *Global Biogeochemical Cycles* 7: 879-900.
- Hopkins, J., S.A. Henson, S.C. Painter, T. Tyrrell & A.J. Poulton. 2015. Phenological characteristics of global coccolithophore blooms. *Global Biogeochemical Cycles* 29: 239-253.
- Huntsman, S.A. & R.T. Barber. 1977. Primary production off northwest Africa: the relationship to wind and nutrient conditions. *Deep-Sea Research* 24: 25-33.
- Iglesias-Rodriguez, M.D., Brown, C.W., Doney, S.C., Kleypas, J., Kolber, D., Kolber, Z., P.K. Hayes & P.G. Falkowski. 2002. *Global Biogeochemical Cycles* 16(4): 471-4720.
- Iglesias-Rodríguez, M.D., I. Probert & J. Batley. 2006. Microsatellite cross-amplification in coccolithophores: application in population diversity studies. *Hereditas* 143: 99-102.
- IOCCG, 2014. Phytoplankton Functional Types from Space. Pp: 100-120 *In*: Sathyendranath, S. (ed.), Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group, No. 15, IOCCG, Dartmouth, Canada.
- Jun-Hong, L., J.C. McWilliams & N. Gruber. 2009. High-frequency response of the ocean to mountain gap winds in the northeastern tropical Pacific. *Journal of Geophysical Research* 114: C12005, doi:10.1029/2009JC005370.
- Kahru, M. 2015. Windows Image Manager. Image Display and analysis Program for Microsoft Windows with Special Features for Satellite Images. User's Manual. Version 8. 125 pp.
- Kelly, K.A., 1988. Comment on "Empirical orthogonal function analysis of advanced very high resolution radiometer surface temperature patterns in Santa Barbara Channel" by G. S. E. Lagerloef and R. L. Bernstein. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 93(C12): 15753-15754.

- Kessler, W.S., 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography* 69: 181-217.
- Kondrik, D., E. Kazakov & D. Pozdnyakov. 2018. Dataset of *E. huxleyi* blooms: spatio-temporal distribution and their impact on high-litudinal marine environments (1998-2016) Version 1, [Dataset], Zenodo, <https://doi.org/10.5281/zenodo.1402033>.
- Hagino, K., & H. Okada. 2004. Floral response of coccolithophores to progressive oligotrophication in the South Equatorial Current, Pacific Ocean. Pp: 121-132 *In*: Shiyomi, M., Kawahata, H., Koizumi, H., Tsuda, A. & Y. Awaya (eds.), *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*. TERRAPUB.
- Laws, E.A., 2004. Export flux and stability as regulators of community composition in pelagic marine biological communities: Implications for regime shifts. *Progress in Oceanography*, 60:343-354.
- Lluch-Cota, S.E., S. Álvarez-Borrego, E. Santamaría del Ángel, F.E. Müller-Karger & S. Hernández-Vázquez. 1997. The Gulf of Tehuantepec and adjacent areas: spatial and temporal Variation of Satellite-Derived Photosynthetic Pigments. *Ciencias Marinas*, 23(3): 329-340.
- López-Otálvaro, G.E., Flores, J.A., F.J. Sierro & I. Cacho. 2008. Variations in coccolithophorid production in the Eastern Equatorial Pacific at ODP Site 1240 over the last seven glacial-interglacial cycles. *Marine Micropaleontology* 69(1): 52-69
- Loveday, B. & T.J. Smyth. 2018. 40-year AVHRR record of visible channel Rrs and coccolithophorid blooms, links to netCDF files. Plymouth Marine Laboratory, PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.892175>.
- Machain-Castillo, M.L., M.A. Monreal-Gómez, E. Arellano-Torres, M. Merino-Ibarra & G. González-Chávez. 2008. Recent planktonic foraminiferal distribution patterns and their relation to hydrographic conditions of the Gulf of the Tehuantepec. *Mexican Pacific Marine Micropaleontology* 66: 103-119.

- Marandino, C.A., W.J. De Bruyn, S.D. Miller & E.S. Saltzman. 2008. DMS air/sea flux and gas transfer coefficients from the North Atlantic summertime coccolithophore bloom. *Geophysical Research Letters* 35: L23812. doi:10.1029/2008GL036370.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environmental. *Oceanology Acta* 1: 493-509.
- McClain, C.R., R.H. Evans, J.W. Brown & M. Darzi. 1995. SeaWiFS Quality Control Masks and Flags: Initial Algorithms and Implementation Strategy. Pp: 50 *In*: Hooker, S.B., E.R. Firestone & J.G. Acker (eds.), NASA Technical Memorandum 104566, Vol. 28. Part 1. SeaWiFS Technical Report Series. SeaWiFS Algorithms.
- Medlin, L.K., G.L. Barker, L. Campbell, J.C. Green, H.M. Hayes, S. Wrieden & D. Vaultot. 1996. Genetic characterisation of *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). *Journal of Marine Systems* 9: 13-31.
- Milliman, J.D. 1993. Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean: budget of a nonsteady state. *Global Biogeochemical Cycles* 7(4): 927-957.
- Milliman, J.D., P.J. Troy, W.M. Balch, A.K. Adams, Y.H. Li & F.T. Mackenzie. 1999. Biologically mediated dissolution of calcium carbonate above the chemical lysocline. *Deep Sea Research Part I. Oceanographic Research Papers* 46(10): 1653-1669.
- Misra, V., Groenen D., A. Bharadwaj & A. Mishra. 2016. The warm pool variability of the tropical northeast Pacific. *International Journal of Climatology* 1-13.
- Moore, T.S., J.W. Campbell & M.D. Dowell. 2009. A class-based approach for characterizing the uncertainty of the MODIS chlorophyll product. *Remote Sensing of Environment* 113: 2424-2430.
- Moore, T.S., M.D. Dowell & A.F. Bryan. 2012. Detection of coccolithophore blooms in ocean color satellite imagery: A generalized approach for use with multiple sensors. *Remote Sensing Environment* 117: 249-263.

- Morales de la Garza, E.A. & A. Carranza-Edwards. 1995. Sedimentos fosfatados en el Golfo de Tehuantepec. *Hidrobiologica* 5(1-2): 25-36.
- NASA, 2014. Goddard Space Flight Center, Ocean Biology Processing Group; Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) Ocean Color Data, NASA OB.DAAC, Greenbelt, MD, USA. http://doi.org/10.5067/ORBVIEWS/SEAWIFS_OC.2014.0. Maintained by NASA Ocean Biology Distributed Active Archive Center (OB.DAAC), Goddard Space Flight Center, Greenbelt MD. Accessed 2020/08/01.
- Nava, F.A. 2013. Respuesta de los foraminíferos planctónicos a las variaciones oceánicas del periodo 2006 - 2009 en el noroeste del golfo de Tehuantepec. Tesis Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 208 pp.
- Neukermans, G. & G. Fournier. 2018. Optical Modeling of Spectral Backscattering and Remote Sensing Reflectance From *Emiliania huxleyi* Blooms. *Frontiers in Marine Science* 5:146.
- Nissen, C., M. Vogt, M. Münnich, N. Gruber & F.A. Haumann. 2018. Factors controlling coccolithophore biogeography in the Southern Ocean, *Biogeosciences* 15: 6997-7024.
- Ortega-García, S., J.A. Trigueros-Salmerón, R. Rodríguez-Sánchez, S. Lluch-Cota & H. Villalobos. 2000. El Golfo de Tehuantepec como un centro de actividad biológica y su importancia en las pesquerías. Pp: 335-356 *In*: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Días (eds.), BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. CIBNOR. México.
- Paasche, E. 2001. A review of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions. *Phycologia* 40: 503-529.
- Perrot, L., F. Gohin, D. Ruiz-Pino & L. Lampert. 2016. Seasonal and interannual variability of coccolithophore blooms in the North East-Atlantic Ocean from a 18-year time-series of satellite water-leaving radiance. *Ocean Science Discussion* 13: 1-28.

- Perrot, L., F. Gohin, D. Ruiz-Pino, L. Lampert, M. Huret, A. Dessier, P. Malestroit, C. Dupuy & P. Bourriau. 2018 Coccolith-derived turbidity and hydrological conditions in May in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography* 166: 42-53.
- Pettersson, L.H. & D. Pozdnyakov. 2013. *Monitoring of Harmful Algal Blooms*. Books in Geophysical Sciences 309 pp.
- Pielou, E.C. 1984. *The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination*. John Wiley and Sons New York, NY 263 pp.
- Preisendorfer, R.W. & C.D. Mobley. 1988. *Principal component analysis in meteorology and oceanography*. Science Publishing Company INC., New York, NY 673 pp.
- Reyes-Hernández, C., M.Á. Ahumada-Sempoal & R. Durazo. 2016. The Costa Rica Coastal Current, eddies and wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Southern Mexican Pacific. *Continental Shelf Research* 114: 1-15.
- Reynolds, C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton Ecology and Conservation*. Cambridge University Press 445 pp.
- Robles-Jarero, E.G. & J.R. Lara-Lara. 1993. Phytoplankton biomass and primary productivity by size classes in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Plankton Research* 15: 1341-1358.
- Roden, G.I. 1961. Sobre la circulación producida por el viento en el Golfo de Tehuantepec y sus efectos sobre las temperaturas superficiales. *Geofísica Internacional* 3: 55-72.
- Romero-Centeno, R. & J. Zavala-Hidalgo. 2003. Isthmus of Tehuantepec wind climatology and ENSO signal. *Journal of Climate* 168(15): 2628-2639.
- Saavedra-Pellitero, M. 2006. *Distribución biogeográfica de las asociaciones de coccolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental*. M.Sc. Thesis, Universidad de Salamanca, 173 pp.
- SAGARPA-INP, 2012. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación-Instituto Nacional de Pesca. *Dictamen técnico. Fundamento técnico*

para el establecimiento de vedas para la pesca de camarón en el Golfo de México y
Mar Caribe.
[https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/bolsadetrabajo/2012/DICTAMEN
CAMARON2012_GMYMC.pdf](https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/bolsadetrabajo/2012/DICTAMEN_CAMARON2012_GMYMC.pdf).

- Schollaert, Uz, S. Brown, C.W. Heidinger, T.J. Smyth & R. Murtugudde. 2013. "Monitoring a Sentinel Species from Satellites: Detecting *Emiliana huxleyi* in 25 Years of AVHRR Imagery". *Satellite-based Applications on Climate Change* 277-288.
- Schultz, W., P. Dayan & P.R. Montague. 1997. A Neural Substrate of Prediction and Reward. *Science* 275: 1593-1599.
- Shutler, J.D., P.E. Land, C.W. Brown, H.S. Findlay, C.J. Donlon, M. Medland, R. Snooke & J.C. Blackford. 2013. Coccolithophore surface distributions in the North Atlantic and their modulation of the air-sea flux of CO₂ from 10 years of satellite Earth observation data. *Biogeosciences* 10: 2699-2709.
- Signorini, S.R., M.T. García, A.R. Piola, A.E. García, M.M. Mata & C.R. McClain. 2006. Seasonal and inter-annual variability of calcite in the vicinity of the Patagonian Shelf break (38°S-52°S), *Geophysical Research Letters* 33: L16610, doi:10.1029/2006GL026592.
- Smith, K.L.; Baldwin, R.J. & A. Ruhl. 2006. Climate effect on food supply to depths greater than 4,000 meters in the northeast Pacific. *Limnology and Oceanography*, 51(1): 166-176.
- Spillman, T.R.; Webster, T.C.; Alas, H.; Waite, L. & J. Buckalew. 2000. Water resources assessment of Guatemala. Mobile District & Topographic Engineering Center, (June), 90. Retrieved from http://www.sam.usace.army.mil/en/wra/Guatemala/Guatemala_WRA_English.pdf. ISBN:686260234.

- Steenburgh, W.J., D.M. Schultz & B.A. Colle. 1998. The structure and evolution of gap outflow over the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Monthly Weather Review* 126: 2673-2691.
- Tapia-García, M., M.C. García-Abad, A. Carranza-Edwards & F. Vázquez-Gutiérrez. 2007. Environmental characterization of the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica Internacional* 46(4): 249-260.
- Taylor, A.R., C.L. Brown & G. Wheeler. 2017. Coccolithophore Cell Biology: Chalking Up Progress. *Annual Review of Marine Science* 9: 283-310.
- Tyrrell, T. & A. Merico. 2004. *Emiliana huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them. Pp: 75-97 *In*: Thierstein H.R. & J.R. Young (eds.), *Coccolithophores*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Tyrrell, T. & A.H. Taylor. 1996. A modelling study of *Emiliana huxleyi* in the NE Atlantic. *Journal of Marine Systems* 9: 83-112.
- Tyrrell, T., P.M. Holligan & C.D. Mobley. 1999. Optical impacts of oceanic coccolithophore blooms. *Journal of Geophysical Research* 104(C2): 3223-3241.
- Trasviña, A., & E.D. Barton. 2008. Summer circulation in the Mexican tropical Pacific. *Deep-Sea Research* 55(1): 587-607.
- Trasviña, A., E.D. Barton, J. Brown, H.S. Vélez, P.M. Kosro & R.L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. *Journal of Geophysical Research* 100(C10): 20649-20663.
- Trasviña, A., E.D. Barton, H.S. Vélez & J. Brown. 2003. Frontal subduction of a cool surface water mass in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica Internacional* 42(1): 101-114.
- Velázquez-Muñoz, F.A., J.A. Martínez, C. Chavanne, R. Durazo & P. Flament. 2011. Circulación costera forzada por el viento en el golfo de Tehuantepec, México. *Ciencias Marinas* 37(4A): 443-456.

- Wang, C. & Enfield D. 2001. The tropical Western Hemisphere warm pool. *Geophysical Research Letters* 28(8): 1635-1638.
- Weeks, S.J., G.C. Pitcher & S. Bernard. 2004. Satellite Monitoring of the Evolution of a Coccolithophorid Bloom in the Southern Benguela Upwelling System. *Oceanography* 17(1): 83-89.
- Williams, A. 1958. Substrates as factor in shrimp distribution. *Limnology and Oceanography* 3(3): 283-290.
- Winter, A., R.W. Jordan & P.H. Roth. 1994. Biogeography of living coccolithophores in ocean waters. Pp: 161-177 *In*: Winter, A. & W.G. Siesser (eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Winter, A., J. Henderiks, L. Beaufort, E.M. Rickaby & C.W. Brown. 2013. Poleward expansion of the coccolithophore *Emiliania huxleyi*. *Journal of Plankton Research* 36: 316-325.
- Yoshikazu, S., J. Kelvin, R.I. Akio & H. Sasaki. 2012. Spatial and temporal variabilities of the chlorophyll distribution in the northeastern tropical Pacific: The impact of physical processes on seasonal and interannual time scales. *Journal of Marine Systems* 96-97: 24-31.
- Young, J.R., M. Geisen, L. Cros, A. Kleijne, C. Sprengel, I. Probert & J. Østergaard. 2003. A guide to extant coccolithophore 25 taxonomy. *Journal of Nannoplankton Research, Special Issue 1*: 125.
- Zar, H.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey, 944 pp.
- Zimmerman, R. & J. Minello. 1984. Densities of *Penaeus aztecus*, *Penaeus setiferus*, and other natant macrofauna in Texas SALT marsh. *Estuaries* 7(4): 421-433.