

TRANSPORTE Y ACUMULACIÓN DE LARVAS DE PECES EN EL PARQUE NACIONAL DEL ARCHIPIÉLAGO DE CABRERA

GOTZON BASTERRETXE¹, ANA SABATÉS², ANTONI JORDI¹, IGNACIO A.
CATALÁN¹, ITZIAR ÁLVAREZ¹, MIQUEL PALMER¹ Y BEATRIZ MORALES-NIN¹

RESUMEN

En un escenario de explotación sostenible de los recursos pesqueros, la existencia de áreas marinas protegidas (AMPs) como la del Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera (PNAC) se ha justificado en parte por su importancia potencial como área de acumulación y desarrollo de larvas de peces que, eventualmente, pueden ser exportadas a otras localidades (efecto *spill-over*). Sin embargo, la relevancia de este efecto en el Parque Nacional no se ha llegado a demostrar empíricamente. Uno de los puntos clave para entender este problema implica analizar los factores que regulan la circulación costera y su influencia en la dispersión de los organismos planctónicos, en particular las larvas de peces, en y desde el Parque Nacional. En el presente trabajo, analizamos los patrones de circulación marina en el entorno de Cabrera y proponemos que los mecanismos de retención en las proximidades del hábitat de adulto junto con la disponibilidad de alimento son los principales factores que determinan la supervivencia de las larvas de peces en el PNAC. Los resultados sugieren que no existe una única respuesta adaptativa de los peces a estos factores. Constatamos que la mayor abundancia de larvas en el plancton se sitúa en invierno e inicios de primavera, si bien, existe un mayor número de especies con puesta estival. Las trayectorias larvarias obtenidas mediante un modelo de dispersión, revelan las diferencias producidas en función del viento reinante en cada época del año. Así, las corrientes generadas por los vientos del oeste tienden a dispersar a las larvas a lo largo de la plataforma y hacia el este, mientras que los vientos de levante que prevalecen en el verano, favorecen la retención de larvas cerca de la costa de noroeste de Cabrera. Esto sugiere que mientras la mayor disponibilidad de alimento puede ser una ventaja para las especies de primavera, estas larvas serían más susceptibles de ser transportadas lejos del hábitat del adulto. Esta pérdida por dispersión podría ser parcialmente compensada por una mayor abundancia de larvas durante ese período. Por el contrario, las puestas realizadas durante el verano se beneficiarían de una mayor retención de las larvas en el entorno costero. Esta segunda estrategia sería ventajosa para el mantenimiento de las poblaciones en el área del Parque.

Palabras clave: ictioplancton, áreas marinas protegidas, transporte, corrientes, aguas costeras, Mar Mediterráneo.

SUMMARY

Within the context of sustainable exploitation of fishing resources, the presence of marine reserves such as Cabrera National Park (PNAC) is often justified by its potential relevance as an area for fish larvae accumulation and development that may, eventually, be exported to surrounding areas (*spill-over* effect).

¹ IMEDEA (UIB-CSIC), Miquel Marqués 21, 07190 Esporles, Balears.

² Institut de Ciències del Mar (CMIMA-CSIC), Pg. Marítim de la Barceloneta, 37-49, 08003 Barcelona, Spain.

Nevertheless, the relevance of this effect in the PNAC has been never empirically proved. One of the key points to unravel this issue is to understand the local coastal circulation patterns around the Archipelago and their influence in fish larvae dispersion. In this work, we analyze marine circulation patterns around Cabrera and we propose that larval retention in the proximity of adult habitat together with food availability are the main factors determining fish larval survival in the PNAC. Our results suggest that there is no unique adaptative response to these constrains. Spawning occurs throughout most of the studied period (spring-summer transition), although the number of species spawning in summer is more abundant. Larval trajectories computed with a numerical model reveal differences in the dispersion patterns attending to wind forcing. Currents generated by the westerly winds tend to disperse larvae along the shelf and towards the east, whereas the eastward winds, prevailing in summer, favor larval retention in the north-western coast of Cabrera. This suggests that while increased food availability may be advantageous for the development of spring species, larvae would be more susceptible to be advected far from the adult habitat. This loss by dispersion would be partially compensated by a higher abundance of larvae in the plankton during that period. Conversely, summer spawners would benefit from a higher larval retention in the coastal environment. This strategy would be advantageous for the maintenance of fish populations in the PNAC area.

Key words: ichtyoplankton, MPA, transport, currents, coastal waters, Mediterranean Sea.

INTRODUCCIÓN

Importancia de las áreas marinas protegidas

Las áreas marinas protegidas (AMPs) son desde hace tiempo una de las principales herramientas de conservación de la biodiversidad marina. Sin embargo, en las últimas décadas, su uso se ha expandido significativamente ya que ofrecen tipos de protección que difícilmente se alcanzan mediante otras estrategias de gestión (KELLEHER *et al.* 1995). En lo relativo a los peces y otros organismos marinos sometidos a explotación, las AMPs ofrecen un tipo de protección (espacialmente explícito) que permite un elevado grado de restricción frente a las actividades humanas, tanto las que afectan directamente a las especies protegidas (pesca) como a las más indirectas (contaminación, perturbación del hábitat).

Los fundamentos para el desarrollo y gestión de las AMPs son aún muy incipientes y, a menudo, se recurre a conocimiento extraído de experiencias en la gestión de reservas terrestres. Sin embargo, desde los años 90s se han venido desarrollado importantes esfuerzos de investigación con el fin de entender la efectividad y potencial de las reservas marinas, así como para desarrollar estrategias de gestión de las mismas (ROBERTS & POLUNIN

1991, ROWLEY 1992, CARR & REED 1993, ROBERTS 1997). Las evidencias muestran que las AMPs pueden albergar mayor diversidad específica y hasta comunidades sustancialmente distintas a las de las zonas anexas (ALLISON *et al.* 1998, HALPERN, 2003). Las reservas también pueden incrementar la densidad y edad media de los individuos, lo que redonda en un incremento de la producción de huevos y larvas (KAMLER 1992, BOHNSACK 1992) y, en consecuencia, actuar como centros de dispersión de huevos y larvas hacia zonas colindantes (e.g. JENNINGS 2001).

El que las AMPs sean refugios para la protección de fases críticas del ciclo vital de los organismos (puesta, *nursery*, reclutamiento, etc.) y/o zonas a partir de las cuales se enriquezcan otras abiertas a la pesca, han sido argumentos frecuentemente esgrimidos para su creación. Sin embargo, uno de los mayores impedimentos para evaluar la eficiencia de las reservas en el cumplimiento de estos objetivos es el desconocimiento que por lo general existe de la dinámica marina y de cómo ésta interacciona con las características biológicas de las distintas especies (MENGE 1992). Por ello, caracterizar las fases del ciclo de vida de los organismos a proteger y evaluar los niveles de conectividad entre las AMPs y las zonas adyacentes determinando, en su caso, si la reserva actúa como foco de emisión o receptor de larvas,

o bien cumple ambas funciones, se considera un elemento clave en la gestión de las AMPs (ROBERTS 1997, JONES *et al.* 1999, COWEN *et al.* 2000, CROWDER *et al.* 2000).

Dispersión de larvas en el contexto de las AMPs

La fase larvaria de los peces se caracteriza por una elevada tasa de mortalidad que puede superar el 99% de los individuos (HUNTER 1977, 1981, WROBLEWSKI 1984). Esta elevada mortalidad determina en gran medida el éxito del reclutamiento de los peces y contribuye a la variabilidad y estructura de edades de las poblaciones adultas. La dispersión o retención de larvas en áreas aptas para su desarrollo, la cantidad y calidad de alimento, o la presencia de depredadores naturales son factores que influyen en la supervivencia de las larvas (HOUDE 1989). Además, el aumento de las poblaciones adultas en las AMPs incrementa la producción de huevos y larvas (HARMELIN-VIVIEN *et al.* 2008) y, en consecuencia, debería aumentar la probabilidad de supervivencia larvaria tanto en las propias AMPs como en las zonas aledañas.

La situación de las zonas de puesta y la distribución de huevos y larvas son, sin duda, factores a considerar en el diseño de las AMPs. Sin embargo, la distribución de larvas en aguas costeras muestra una elevada heterogeneidad fruto tanto de las condiciones ambientales (dinámica marina, estratificación de la columna de agua, disponibilidad de alimento adecuado) como de factores relacionados con la biología de las especies (localización, tipo e intensidad de la puesta, duración de la fase larvaria, comportamiento de las larvas) y su interacción con otros eslabones de las redes tróficas (SMITH 1973, HAURY *et al.* 1978, HEWITT 1981). Así, mientras que las larvas de determinadas especies es más probable encontrarlas relativamente dispersas en mar abierto, otras especies son capaces de permanecer cerca del hábitat de los adultos.

Por otro lado, el conocimiento de los patrones de dispersión de huevos y larvas es también importante para la gestión de las AMPs. La buena conectividad entre distintas zonas de puesta y

reclutamiento en una misma región tiene importantes implicaciones sobre la dinámica de la población y su grado de resiliencia. Los factores que determinan la conectividad durante los primeros estadios de vida de los peces (ictioplancton) están principalmente condicionados por la dinámica del medio marino, en la que interactúan procesos a escalas espaciales y temporales muy diversas. Estos procesos, además de afectar directamente a la dispersión de organismos y a la ecología de estas primeras fases, también influyen en la química del agua y en los procesos sedimentarios.

Este nivel de complejidad puede reducirse parcialmente al considerar sólo las escalas temporales y espaciales relevantes para las fases planctónicas. Las fases de huevo y larva son períodos muy cortos en la vida de un pez. Para muchas especies costeras las fases larvarias no se prolongan más de 30 días de modo que las escalas espaciales relevantes son del orden de 10 a 100 km. Esto hace que los principales factores físicos que intervienen en la distribución de larvas sean la circulación sobre la plataforma continental y los patrones locales, que están relativamente desacoplados del flujo a mayor escala. Así, la presencia de estructuras topográficas como islas, cabos o bahías modifican la circulación costera favoreciendo la retención o dispersión de larvas.

Objetivo

El objetivo del presente trabajo consiste en determinar la composición específica y la distribución espacial de larvas de peces en el Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera (PNAC) en relación a la hidrodinámica de la región. Obviamente, es difícil que un solo proyecto de investigación abarque todos los procesos que contribuyen a la variabilidad del ictioplancton en la zona. Por ello, pretendemos avanzar en dicho objetivo identificando las larvas de las distintas especies de peces existentes en la zona, su variabilidad estacional, su interacción con otros componentes de la red trófica, el régimen de corrientes al que están sometidas y cómo éstas pueden influir sobre los procesos de concentración y dispersión larvaria. Consideramos que esta información proporciona una base científica sobre la que realizar futuros trabajos de investigación, pero también puede

abrir nuevos caminos para gestionar los recursos pesqueros que se encuentran en explotación en la zona.

ÁREA DE ESTUDIO

Situado a 9 kilómetros al sureste de Mallorca, el Archipiélago de Cabrera está constituido por un total de 19 islas e islotes, la mayor de ellas, Cabrera en la que se centra la mayor parte de la actividad del Parque. Aproximadamente un 90% de la superficie total del Parque (10.021 ha) corresponde al medio marino que se extiende desde la costa hasta alcanzar profundidades superiores a los 100 metros. Las particularidades físicas y biológicas típicas de este ecosistema están recogidas en una serie de trabajos recopilados por ALCOVER *et al.* (1993). Estos trabajos están enfocados en su mayor parte a la descripción del medio y a la catalogación de las especies más características. Así, en lo relativo a las especies marinas más significativas, se sabe que abundan los meros (*Ephinephelus spp*), los pulpos (*Octopus vulgaris*), las morenas (*Muraena helena*), etc. Sin embargo, los estudios realizados hasta la fecha aportan escasa información sobre la variabilidad de los distintos componentes del ecosistema marino y de los factores abióticos que la regulan.

En lo referente a estudios de distribución y abundancia del ictioplancton en Baleares y, en particular en Cabrera, éstos son relativamente escasos. Destacan los trabajos descriptivos de las especies presentes en la zona (ALEMANY 1997) y los estudios de distribución de larvas de túnidos (DUCLERC *et al.* 1973, DICENTA *et al.* 1975, DICENTA 1978, DICENTA *et al.* 1983). Las relaciones de la distribución del ictioplancton con los parámetros hidrográficos han sido determinadas en dos zonas de la costa a pequeña escala espacial (ALEMANY *et al.* 2006). En el caso específico del Archipiélago de Cabrera, FRONTERA *et al.* (1993) recogen testimonios cualitativos sobre la pesca en distintas zonas del Parque en los que se vincula la riqueza pesquera con las calas y pasos entre islotes. En dicho estudio se indica que, previamente a la regulación pesquera, la zona más frecuentada por los pescadores el poniente y la

tramontana. En este sentido, WERNER *et al.* (1993), en un estudio de las corrientes al sur de Mallorca, indican que la costa de poniente es una zona de corrientes debilitadas que podría favorecer la acumulación de larvas de peces procedentes de otras regiones.

MATERIAL Y MÉTODOS

Meteorología y corrientes

Para caracterizar la meteorología de la zona, se obtuvieron registros de viento de las estaciones costeras del aeropuerto de Palma de Mallorca y del Faro de Ses Salines para el período 2000-2009, así como los registrados por la boya de Cabrera durante su período de funcionamiento. Estos datos se complementaron con observaciones de viento del satélite QuikSCAT para formar mapas diarios de vientos que se obtuvieron mediante interpolación óptima de los registros de viento y se clasificaron mediante la técnica SOM (self-organizing map). Esta técnica es una herramienta no lineal de reconocimiento y clasificación de patrones mediante redes neuronales (VESANTO *et al.* 2000) que se utiliza a menudo en meteorología para la extracción de patrones sinópticos. Los patrones extraídos se disponen en una matriz bidimensional de forma que los patrones se encuentran más próximos entre sí cuanto más parecidos son.

Entre febrero y agosto de 2007 se instaló un correntímetro ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) en un punto situado en Canal de Cabrera con el fin de obtener medidas de corrientes y caracterizar su variabilidad (ver Figura 1). Estos datos fueron complementados con los obtenidos por la boya océano-meteorológica del Organismo Autónomo Parques Nacionales (OAPN) que entró en funcionamiento en el año 2008. El correntímetro se configuró para obtener perfiles verticales de corrientes a intervalos de 4 m cada 30 minutos. La boya de Cabrera está equipada con tres correntímetros Aanderaa RCM9 a 1, 9 y 19 m de profundidad que registran datos cada 10 minutos. Para el presente estudio, se han utilizado los datos correspondientes al período del 1 de marzo al 31 de agosto del 2008, aunque por

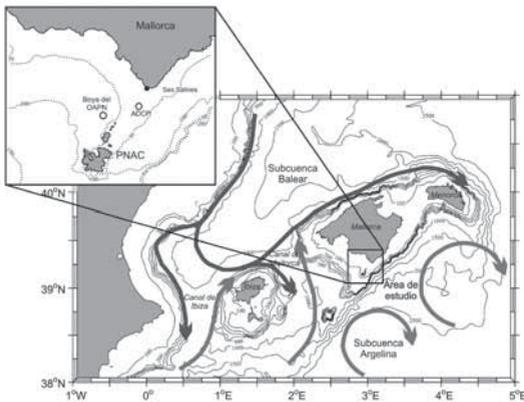


Figura 1. Aspectos principales de la circulación regional en la zona de estudio y batimetría del PNAC. Los círculos marcan la posición de la boya oceano-meteorológica del Parque y el lugar en el que se fondó el ADCP.

Figure 1. Main aspects of regional circulation in the study area and bathymetry around PNAC. Circles mark the position of the buoy array and the bottom-mounted ADCP.

mal funcionamiento de la boya, no existen registros entre el 21 de abril y el 1 de julio.

Muestreos

Con el objetivo de caracterizar la variabilidad espacio-temporal en la abundancia y distribución de larvas de peces se realizaron trece muestreos quincenales desde marzo a septiembre de 2007 en tres estaciones sobre plataforma situadas entre las islas de Mallorca y Cabrera con profundidades comprendidas entre los 50 y los 80 metros. En cada estación se realizaron perfiles verticales de temperatura, salinidad y fluorescencia con una sonda CTD (SBE-25) y se caracterizaron los nutrientes inorgánicos y la clorofila a partir de muestras recolectadas en botellas oceanográficas. La clorofila se determinó fluorométricamente a partir de extractos de acetona obtenidos filtrando 0.5 l de muestra a través de filtros GFF. El microzooplancton se recolectó mediante pescas verticales con una red WP2 de 60 centímetros de diámetro y luz de malla de 53 micras. El muestreo de huevos y larvas de peces se realizó mediante pescas doble-oblicuas con redes bongo de 40 cm de diámetro y luz de malla de 335 micras, equipado con flujómetros GA 2030. Todas las muestras se conservaron en formol tamponado con

borax al 4%. En el laboratorio, las muestras de microzooplancton se analizaron por grandes grupos bajo lupa binocular, determinándose posteriormente la biomasa total tras 24h de secado a 60°C. Las larvas de peces se clasificaron al nivel taxonómico más bajo posible bajo lupa binocular, anotándose la abundancia de los diferentes grupos y estandarizándose a individuos m⁻² (SMITH & RICHARDSON 1977).

Del 9 al 13 de Julio de 2007, se realizó la campaña oceanográfica TALACA-0707 en aguas del Archipiélago de Cabrera a bordo del buque *Regina Maris*. La malla de muestro se centró en el Archipiélago de Cabrera con una separación entre estaciones de 6 km. En total se muestrearon 63 estaciones. En cada estación se realizaron perfiles verticales de los parámetros hidrográficos básicos, temperatura, salinidad y fluorescencia mediante un sensor CTD SBE-25 montado sobre una roseta GO. En cada estación se tomaron muestras de agua a 10 m y a la profundidad próxima al máximo de clorofila (~ 70 m) para calibración del fluorímetro y determinación de nutrientes. En estaciones seleccionadas, un total de 42, se realizaron muestreos de zooplancton para la recolección de larvas de peces y microzooplancton, su alimento potencial. Los muestreos de larvas se realizaron con una red tipo Bongo de 60 cm de diámetro y 335 m de abertura de malla. Las pescas eran oblicuas desde cerca del fondo a la superficie o desde una profundidad máxima de 200 m en las estaciones que superaban esta profundidad. El microzooplancton se muestreó con una red WP2, de 38 cm de diámetro y malla de 53 µm, mediante arrastres verticales. Las redes estaban equipadas con un flujómetro GO 2030. Todas las pescas se realizaron durante las horas de luz. Inmediatamente después de la pesca, las muestras se fijaron en formol al 4% tamponado con tetraborato sódico. En el laboratorio, se separaron las larvas de peces bajo la lupa binocular y se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible. Además, en especies seleccionadas, se midió la longitud estándar de la larva.

El análisis de comunidades se realizó considerando los taxones como variables y las estaciones como casos, mediante el programa PRIMER v. 5.0.4 (Plymouth Routines in Multivariate Ecolo-

gical Research). Se consideraron 41 taxones, aquellos que aparecían en tres o más estaciones. Los datos de abundancia se transformaron con raíz cuarta y se utilizó la medida de similitud de Bray-Curtis. Las estaciones se ordenaron mediante el análisis Multidimensional Scaling (MDS) y análisis clúster (UPGMA). Las especies que contribuían a las diferencias entre grupos se determinaron a partir de los porcentajes de similitud (CLARKE & AINSWORTH, 1993).

Análisis numérico

POM (Princeton Ocean Model) es un modelo numérico de circulación oceánica desarrollado por BLUMBERG & MELLOR (1983) y paralelizado por JORDI & WANG (2010). El modelo resuelve las ecuaciones tridimensionales primitivas con las aproximaciones de Boussinesq e hidrostática, utilizando una ecuación de estado no lineal para el cómputo de la densidad. La malla horizontal utiliza coordenadas ortogonales curvilíneas con un esquema Arakawa-C que conserva masa y energía. En la vertical, las coordenadas son de tipo sigma de forma que los niveles verticales varían con la profundidad. La técnica de resolución de las ecuaciones es explícita en la horizontal e implícita en la vertical, resolviendo por separado los modos barotrópico y baroclínico. El modo barotrópico o externo resuelve las ecuaciones primitivas integradas verticalmente con un paso de tiempo bajo para obtener la elevación del nivel mar. En cambio, el modo baroclínico o interno resuelve las ecuaciones primitivas tridimensionales con un paso de tiempo más largo basado en la condición CFL (Courant-Friedrichs-Lewy). Los coeficientes verticales de mezcla turbulenta se calculan según un modelo de turbulencia tipo Mellor-Yamada nivel 2.5 (MELLOR & YAMADA 1982), y la mezcla horizontal está parametrizada con el esquema de difusión de Smagorinsky (SMAGORINSKY 1963).

El modelo POM se implementó en un dominio que engloba todas las Islas Baleares para simular de forma correcta la circulación. Dicho dominio se extiende desde 0° a 6°E en longitud y de 37.6°N a 40.7°N en latitud. La resolución horizontal fue de 200 m alrededor de Cabrera decreciendo hacia los contornos del dominio. La topografía se creó me-

dante interpolación a partir de la batimetría del Mar Catalano-Balear (<http://www.icm.csic.es/geo/gma/MCB>) y de cartas náuticas de la zona. Los campos iniciales de temperatura y salinidad se tomaron de los perfiles climatológicos para primavera y verano en la Cuenca Balear. Para los contornos abiertos se utilizó una condición de radiación para las velocidades y una de advección para la temperatura y salinidad con la entrada igual a los valores iniciales. Los contornos se situaron lejos de la plataforma de las islas y, por tanto, no es esperable que afecten a la zona de estudio. El análisis se centró en realizar un conjunto de simulaciones para evaluar la generación y propagación de las ondas atrapadas. En cada simulación se forzó el modelo durante un primer día con un viento de dirección acorde a la clasificación SOM y con intensidad dentro del rango observado. Después, se permitió a cada simulación evolucionar sin ningún forzamiento para reproducir la propagación de las ondas.

Para simular el transporte de larvas, se implementó un modelo IBM (individual based model) que calcula las trayectorias de las larvas mediante la superposición de los transportes inducidos por las corrientes y la dispersión turbulenta. Las corrientes se obtuvieron a partir de cada una de las simulaciones del modelo POM una vez generada la onda atrapada. Para simular la dispersión turbulenta, se utilizó un esquema estocástico mediante el cual, a cada paso de tiempo, la larva simulada pierde parte de su momento con su entorno y a cambio recibe un impulso aleatorio. Inicialmente, se liberaron 100 larvas en cada punto de malla (en total, más de 500.000) sobre la plataforma de Mallorca con profundidad inferior a 100 m. Se simularon las trayectorias de las larvas durante 30 días para cada uno de los escenarios analizados por el modelo POM. Se asumió que 30 días es el tiempo máximo de desarrollo larvario.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características hidrográficas

Los aspectos fundamentales de la hidrografía del PNAC no difieren mucho de otras zonas neríticas

del sur de Mallorca y han sido ya descritos en trabajos previos (LÓPEZ-JURADO 1990, VIVES 1993). La temperatura superficial, con mínimos entre febrero y marzo (~13.5°C) asciende a lo largo de la primavera hasta superar los 26°C a finales de agosto. Este aumento de la temperatura superficial provoca la formación de una termoclina que en el período de máxima estratificación (verano) se sitúa entre los 60 y los 80 m. La salinidad superficial está modulada por la presencia de aguas Atlánticas. Estas aguas pueden penetrar desde el sur, procedentes del Estrecho de Gibraltar, con salinidades de aproximadamente 37.5 o bien proceder del norte tras haber circulado por la cuenca Liguro-Provenzal y haberse modificado hasta alcanzar salinidades superiores a 37.6. La presencia de uno u otro tipo de agua superficial en el PNAC incide sobre la estabilidad de la columna de agua y en ocasiones puede comportar una alteración de las características químicas y biológicas de las aguas costeras.

Circulación oceánica

La circulación en la región sudoriental de Mallorca no es muy intensa (Figura 1) y, en general, ha sido poco estudiada. La información que se dispone para esta zona está basada fundamentalmente en altimetría y sugiere que la corriente de talud fluye de sur a norte (RÍO *et al.* 2007, JORDI & WANG 2009); sin embargo, es probable que este patrón se revierta frecuentemente. La existencia o no de una corriente de talud en el entorno del Archipiélago de Cabrera tiene su importancia en lo relativo a la dispersión de larvas. Este tipo de corrientes actúan de barreras disminuyendo la dispersión de organismos neríticos hacia el océano limitando a su vez el transporte de organismos oceánicos hacia el PNAC. Además de esta corriente de talud, la zona también está afectada por la presencia esporádica de remolinos, generalmente de carácter anticiclónico (MILLOT *et al.* 1997). Estos giros se forman sobre el talud africano y pueden llegar a alcanzar el PNAC transportando agua y organismos oceánicos procedentes de la Cuenca Argelina.

Las corrientes registradas sobre el interior de la plataforma son débiles (media de 6.5 cm/s en el ADCP y 5.3 cm/s en la boya) y, por lo general,

verticalmente homogéneas. Sin embargo, pueden presentar importantes variaciones, superándose a menudo el flujo medio en dirección paralela a la costa. El análisis espectral de las corrientes indica la existencia de oscilaciones energéticas con períodos de 56.9, 24.1, 19.3 y 12.4 horas (Figura 2a). Los períodos de 24.1 y 12.4 horas corresponden a la marea diurna y semi-diurna, si bien, la corrientes generadas por este forzamiento son débiles (< 3 cm/s). La oscilación de 19.3 horas se debe al período inercial, generado por la acción directa del viento. La oscilación más energética, con un período de 56.9 horas, junto con una parte importante del período de 24.1 horas, se deben a ondas atrapadas.

Las ondas atrapadas son una parte importante de la circulación sobre las plataformas continentales a escalas temporales mayores que el período inercial (BRINK 1991). Circulan en dirección paralela a la costa propagando la respuesta del océano a variaciones atmosféricas que se desplazan a lo largo de la plataforma. Alrededor de las islas se da un caso especial de ondas atrapadas porque se pueden dar fenómenos de resonancia, en los cuales las ondas rodean las islas reforzándose unas con otras y dando lugar a corrientes de gran intensidad. JORDI *et al.* (2009), en base a registros obtenidos en el presente proyecto, describen la importancia de este fenómeno en Mallorca y sugiere que este proceso domina la circulación sobre la plataforma continental de

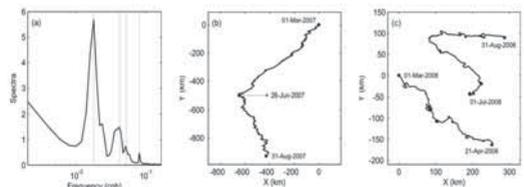


Figura 2. (a) Análisis espectral (m^2/s) de las corrientes a lo largo de la costa (línea negra) registradas por el ADCP. Las líneas verticales grises indican los periodos de 56.9, 24.1, 19.3 y 12.4 horas (de izquierda a derecha). (b) Diagrama de velocidades progresivas para el ADCP. (c) Diagrama de velocidades progresivas para los datos registrados por la boya del OAPN.

Figura 2. (a) Spectral analysis (m^2/s) for alongshore currents (black line) measured by ADCP. Vertical gray lines represent 56.9, 24.1, 19.3 and 12.4 hour periods (left to right). (b) Progressive vector diagram for ADCP. (c) Progressive vector diagram for the current registers OAPN buoy.

Mallorca. Las corrientes producidas por ondas atrapadas y los fenómenos de resonancia asociadas a ellas pueden producir corrientes de gran intensidad en el Canal de Cabrera (>100 cm/s).

Otra característica destacada de las corrientes en la zona de estudio es el importante cambio de dirección media que se produce entre la época de primavera y el verano, tal como se observa en el diagrama de vectores progresivos de la Figura 2b. En el año 2007 este cambio en el régimen de corrientes se registró el 26 de junio y en 2008 ocurrió durante el mismo período (aunque no se pudo determinar con exactitud la fecha debido al mal funcionamiento de la boya durante los meses de mayo y junio). Esta variación en el régimen medio de las corrientes también se observa en los vientos. La clasificación SOM de los datos de viento de estaciones costeras y del satélite QuikSCAT durante el período 2000-2009 indica que durante primavera y verano existen dos patrones principales de vientos: uno de componente este y otro de componente oeste. Los vientos de componente este son más frecuentes en verano (de junio a agosto), mientras que en primavera (de marzo a abril) se intercalan ambos patrones con predominio de los de componente oeste (Figura 3).

El modelo hidrodinámico POM, forzado por los vientos obtenidos a partir de la clasificación SOM, es capaz de reproducir con bastante exactitud la variabilidad de las corrientes asociadas

con las ondas atrapadas (oscilaciones de 56.9 y 24.1 horas) y las oscilaciones inerciales (19.3 horas). Además, las corrientes medias simuladas por el modelo hidrodinámico POM inducidas por las ondas atrapadas generadas por los vientos de componente oeste y este son bastante similares a las corrientes medias registradas durante los períodos de primavera y verano. Esto indica que las ondas atrapadas son las responsables de estas corrientes medias, confirmando que estas ondas son el proceso dominante en la circulación a lo largo de la plataforma de Mallorca y que la circulación costera está bastante desacoplada de los flujos oceánicos. También queda patente que la estacionalidad en el régimen de vientos causa las variaciones en las corrientes medias por medio de las ondas atrapadas.

Los patrones de circulación dominantes en el PNAC determinan la dispersión de las especies actuando sobre campos larvarios que, a su vez, están definidos por las zonas y períodos de puesta de los adultos.

Ictioplancton

Variabilidad temporal

Tanto el número de taxa como la abundancia de larvas en el plancton en el PNAC mostraron una elevada variabilidad a lo largo del período estudiado. Esto sugiere que las diferentes especies de peces presentan distintos períodos reproductores, más o menos extendidos en el tiempo, que están determinados por la temperatura, el fotoperíodo y la disponibilidad de alimento.

En las aguas del PNAC, como en las de la mayoría de las zonas neríticas del Mediterráneo que carecen de aportes fluviales las concentraciones de alimento disponibles para las larvas son, en general, bajas. No obstante, la disponibilidad de alimento aumenta durante el *bloom* de producción primaria estacional que, en esta zona, tiene lugar a finales de invierno y principios de primavera. Durante el período de estudio no se observó un máximo de producción larvaria acoplado al pico fitoplanctónico sino que a lo largo de la transición invierno-verano se sucedieron distintos picos en función del período reproductor las diferentes es-

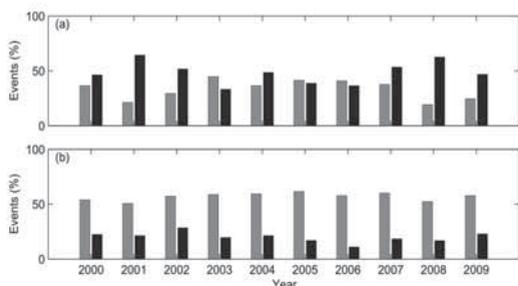


Figura 3. Porcentaje de eventos de viento de componente este (gris) y de componente oeste (negro) en (a) primavera y (b) verano. Valores para el periodo 2000-2009.

Figure 3. Percentage of wind events from east (gray) and from west (black) for (a) spring and (b) summer. Values for the period 2000-2009.

peces (Figura 4). La relación entre la abundancia y disponibilidad de alimento es una de las asignaturas pendientes en estudios que intentan relacionar la producción planctónica con la supervivencia larvaria (LEGGETT & DEBLOIS 1994). Elevadas abundancias de alimento potencial no comportan necesariamente un efecto positivo sobre el crecimiento ni sobre la supervivencia. En el caso de las larvas de peces, la interacción con la temperatura es clave y una misma cantidad y tipo de alimento puede o no ser suficiente en función de la demanda metabólica de la larva.

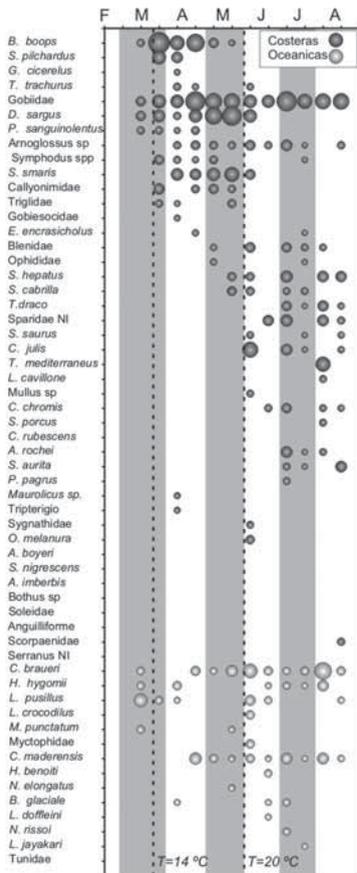


Figura 4. Sucesión estacional de las diferentes especies de larvas de peces separadas según el tipo de vida del adulto (Costera/Oceánica). El tamaño de las burbujas es proporcional a la raíz cuarta de la abundancia de dichas especies.

Figure 4. Seasonal succession for the different fish larvae species segregated attending to their adult life habitat (Coastal/oceanic). Bubble size is proportional to the 4th-root of larval abundance.

Los resultados de este estudio indican que durante el invierno e inicios de primavera se reproducen unas pocas especies, si bien, la abundancia de larvas de estas especies es relativamente elevada (Figura 4). Durante el verano se incrementa sensiblemente el número de especies que se reproducen pero con una abundancia de larvas menor. Las elevadas abundancias de larvas durante el período invernal pueden atribuirse a factores como una mayor abundancia de los adultos, una concentración de los mismos durante la época de puesta (caso de la sardina), mayor fecundidad y/o a estrategias reproductivas que maximicen la probabilidad de supervivencia de la especie, como el transporte o retención de larvas por las corrientes predominantes en zonas favorables para su desarrollo. Como se ha mostrado anteriormente, hay una estacionalidad en las corrientes medias sobre la plataforma asociada con las ondas atrapadas y el cambio en el régimen medio del viento. La probabilidad de retención o dispersión larvaria alrededor del PNAC obtenida con el modelo IBM muestra que las condiciones de primavera pueden favorecer la dispersión de larvas en todo el sur de Mallorca (Figura 5). En cambio, las condiciones de verano sugieren una tendencia a la retención de las larvas cerca del hábitat del adulto. Por tanto, las larvas producidas en el PNAC durante la época de invierno y primavera tienen una mayor probabilidad de ser dispersadas lejos de la costa y ser transportadas hacia zonas oceánicas. Una estrategia para maximizar la probabilidad de supervivencia en estas especies podría estar ligada a la estrategia de la 'r' con alta producción de huevos y larvas durante un período largo (por ejemplo, la sardina realiza la puesta desde noviembre hasta final de primavera). En verano, por el contrario, las corrientes tienden a acumular larvas al oeste de Cabrera o a transportarlas hacia la costa sur de Mallorca, con lo que la probabilidad de retención en zonas favorables para el reclutamiento de las especies costeras aumenta.

Variabilidad espacial

Durante la campaña TALACA-0707 se observaron variaciones espaciales en las propiedades hidrográficas asociadas a los distintos tipos de masa de agua existentes en la zona que se reflejaban principalmente en diferencias en la salinidad superfi-

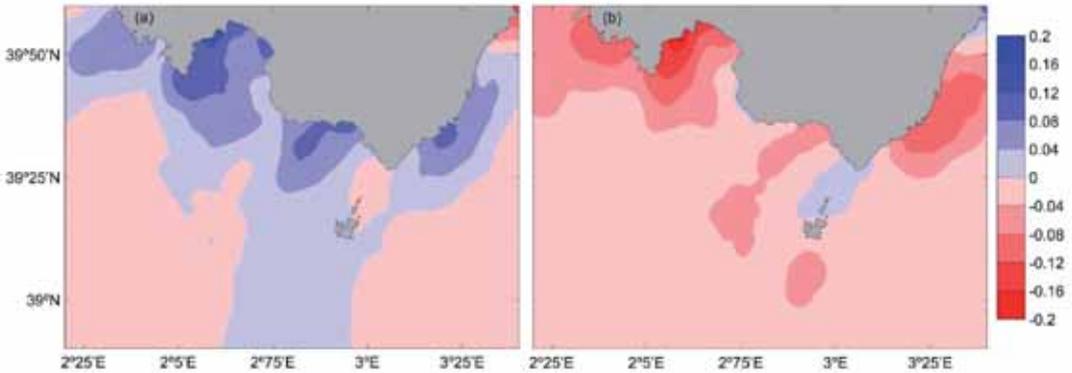


Figura 5. Probabilidad (tanto por 1) de retención (valores positivos) o dispersión (valores negativos) de larvas para condiciones de (a) verano y (b) primavera.

Figure 5. Retention (positive values) or dispersion (negative values) probability of larvae for (a) summer and (b) spring conditions.

cial. La separación entre el agua Atlántica y el agua Atlántica modificada se situaba en el talud sur de Cabrera. Las corrientes geostroficas eran débiles intensificandose a lo largo del talud continental tanto al este como al sur de Cabrera. Aparte de estas corrientes de talud, se observó un remolino ciclónico en el Canal de Cabrera probablemente asociado a la interacción de estos frentes sobre el talud con la topografía de las islas.

Los taxa recolectados durante la campaña TALACA-0707 pertenecen tanto a especies cuyos adultos habitan en áreas costeras y de plataforma como a especies oceánicas de mar abierto. El análisis clúster y MDS distingue tres grupos (Figura 6). El grupo A incluye las especies mesopelágicas (*C. braueri*, *H. hygomii* y *C. maderensis*), situadas en la parte sur del área de estudio. El grupo B agrupa las especies costeras y de plataforma (*C. chromis*, *C. julis* y Gobiidae), localizadas alrededor de Cabrera y en la plataforma. Unas pocas especies con abundancias muy bajas conforman el grupo C. Los dos grupos definidos muestran una buena correspondencia con los dos tipos de masas de agua previamente identificados: el grupo A está relacionado con la presencia de agua Atlántica mientras que el grupo B está caracterizado por el agua Atlántica modificada. La separación entre ambas masas de agua, además de mantener la segregación entre ambos tipos de poblaciones, limitaría la dispersión de las larvas de especies costeras hacia mar abierto.

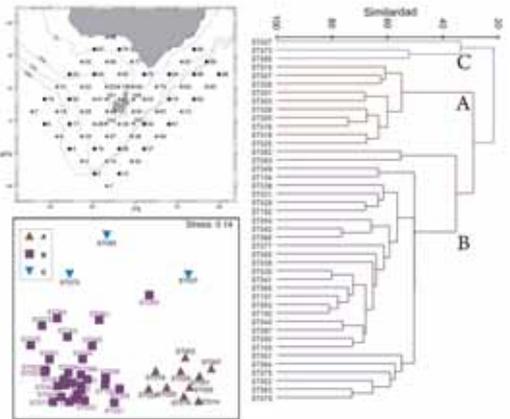


Figura 6. Mapa de las estaciones muestreadas durante la campaña TALACA-0707 y análisis clúster (derecha) y MDS (abajo) realizado en base a los taxa de larvas observados en cada estación. Ver explicación en texto.

Figure 6. Map of the stations sampled during TALACA-0707 cruise. Cluster (right) and MDS (below) analyses base on the fish larvae taxa sampled at each station. See text for explanation.

Además, la distribución espacial de las larvas de especies costeras y de plataforma muestra un núcleo de abundancia en la parte oeste de la isla. Los resultados del modelo de dispersión de larvas indican que esta elevada abundancia está relacionada con procesos de retención producidos por la recirculación de las corrientes al interactuar con el Archipiélago de Cabrera (Figura 7). La distribución espacial de larvas de *Coris julis* en distintas fases de desarrollo apunta también

en este mismo sentido. Por tanto, la hidrodinámica de la zona parece favorecer la retención de larvas de especies costeras en las proximidades del Archipiélago de Cabrera, limitando su dispersión hacia mar abierto. Ello comportaría un elevado grado de autoreclutamiento, favoreciendo el mantenimiento de las poblaciones.

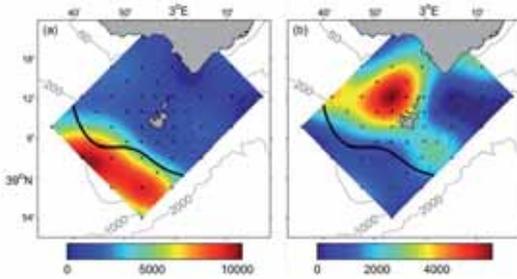


Figura 7. Distribución de larvas (ind m⁻²) en el PNAC durante la campaña de julio de 2007. (a) Especies oceánicas (*Hygophum hygomii*, *Ceratoscopelus maderensis*, *Lampanyctus pusillus*, *L. crocodilus*), y (b) especies costeras (*Coris julis*, *Trachinus draco*, *Serranus hepatus*). La línea negra marca la posición del frente de las distintas masas de agua de la zona existentes en la zona.

Figure 7. Larval distribution (ind m⁻²) in PNAC during July 2007. (a) Oceanic species (*Hygophum hygomii*, *Ceratoscopelus maderensis*, *Lampanyctus pusillus*, *L. crocodilus*), and (b) coastal species (*Coris julis*, *Trachinus draco*, *Serranus hepatus*). The black line indicates the position of the front separating the different water masses in the area.

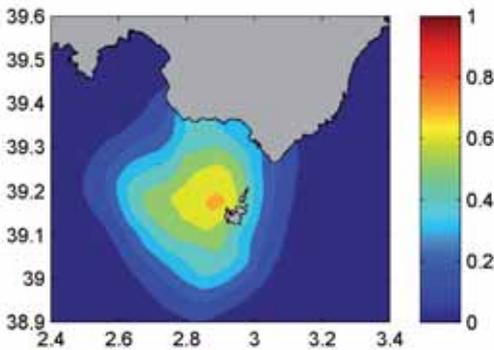


Figura 8. Patrón de distribución obtenido mediante simulación numérica de la dispersión de larvas originadas en los límites del PNAC en condiciones de verano. Valores en tanto por uno. La distribución inicial se supone homogénea en aguas del PNAC y el tiempo de simulación es de 3 semanas. Nótese la similitud con el patrón real mostrado en la Figura 7.

Figure 8. Simulated distribution pattern of larval dispersion from PNAC for summer conditions. Values per unit. The initial distribution is assumed homogeneous around the PNAC and the simulation time is 3 weeks. Note the similarity with the real patterns shown in Figure 7.

CONCLUSIONES

La estacionalidad de los patrones de vientos y corrientes sobre la plataforma está estrechamente relacionada con los patrones de dispersión y retención larvaria en el PNAC. Durante la primavera, las corrientes favorecen la dispersión de larvas hacia mar abierto, mientras que las condiciones de verano tienden a acumular larvas en las zonas costeras. Las estrategias reproductoras de las diversas especies de peces están acopladas a los procesos hidrodinámicos y de producción biológica. Así, las especies que se reproducen en invierno y primavera se caracterizan por presentar una elevada producción de huevos y larvas durante un período largo, favorecidas por la disponibilidad de alimento a fin de asegurar la supervivencia frente a la dispersión. En cambio, las especies con puesta estival ven compensada la menor producción biológica de este período por una mayor probabilidad de ser retenidas en zonas costeras, cerca del hábitat del adulto.

La distribución espacial de larvas alrededor del PNAC muestra una buena correspondencia con las masas de agua presentes en la zona. Las especies mesopelágicas están relacionadas con la presencia de agua Atlántica mientras que las especies costeras y de plataforma se asocian con el agua Atlántica modificada (de mayor salinidad). Las intrusiones de agua Atlántica sobre la plataforma pueden suponer una vía de entrada de larvas de especies oceánicas al PNAC. De hecho, nuestros resultados constatan que, aunque la mayor parte de las especies identificadas sobre la plataforma continental son de carácter costero, existe una mayor presencia de larvas oceánicas en el PNAC que en la costa de Mallorca.

Una de las cuestiones abordadas es el papel del Parque en la colonización de zonas adyacentes (efecto spill-over) o en la acumulación de larvas procedentes de otras zonas. La existencia y la magnitud de estos procesos es un aspecto de gran interés, ya que es frecuentemente aducido para justificar la creación y el mantenimiento de reservas marinas. Existen evidencias empíricas muy controvertidas sobre este efecto, probablemente por la falta de integración entre datos oceanográficos y biológicos. De hecho, nuestro

estudio muestra que la importancia de este efecto varía estacionalmente y, en consecuencia, influye de distinta manera en función de la época reproductora de cada especie.

AGRADECIMIENTOS

Nos gustaría expresar nuestro sincero agradecimiento a las tripulaciones del *Regina Maris* e IMEDEA por su colaboración en el trabajo de campo. La AEMET ha proporcionado parte de los datos de viento recogidos en el presente informe y Puertos

del Estado nos remitió datos de oleaje de la zona para poder interpretar algunos de los episodios de resuspensión de sedimento detectados. También quisiéramos significar la colaboración de varios estudiantes y técnicos que han colaborado puntualmente en la toma de muestras y procesamiento de las mismas. Por último, agradecer al personal del Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera su colaboración para llevar a cabo el presente trabajo. Este estudio se ha realizado con fondos del proyecto TALACA 038/2005 del Organismo Autónomo Parques Nacionales (MARM) y la Acción Especial MOLA del Govern de les Illes Balears.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOVER, J.A., BALLESTEROS, E. & FORNÓS, J.J. 1993. Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera. Editorial Moll-CSIC. ISBN: 84-273-0703-9. 778 págs.
- ALEMANY F. 1997. Ictioplancton del Mar Balear. PhD Thesis. University of Illes Balears, Palma de Mallorca, Spain.
- ALEMANY F., DEUDERO, S., MORALES-NIN, B., LÓPEZ-JURADO, J.L., PALMER, M. & PALOMERA I. 2006. Influence of physical environmental factors on the composition and horizontal distribution of summer larval fish assemblages off Mallorca island (Balearic archipelago, Western Mediterranean). *J. Plank. Res.* 28:473-487.
- ALLISON, G.W., LUBCHENCO, J. & CARR, M.H. 1998. Marine Reserves are necessary but not sufficient for Marine Conservation. *Ecol. Appl.* 8:79-92.
- BLUMBERG, A.F. & MELLOR, G.L. 1983 Diagnostic and prognostic numerical circulation studies of the South Atlantic Bight. *J. Geophys. Res.* 88: 4579-4592.
- BOHNSACK, J.A. 1992. Reef resource habitat protection: the forgotten factor. *Marine Recreational Fisheries* 14:117-129.
- BRINK, K.H. 1991. Coastal-trapped waves and wind-driven currents over the continental-shelf. *Ann. Rev. Fluid Mech.* 23:389-412.
- CARR, M.H. & REED, D.C. 1993. Conceptual issues relevant to marine harvest refuges: examples from temperate reef fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:2019-2028.
- CLARKE, K.R. & AINSWORTH, M. 1993, A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92:205-219.
- COWEN, R.K., LWIZA, K.M., SPONGAUGLE, S., PARIS, C.B. & OLSON, D.B. 2000. Connectivity of marine populations: open or closed?. *Science* 287:857-859.
- CROWDER, L.B., LYMAN, S.J., FIGUEIRA, W.F. & PRIDDY, J. 2000. Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bull. Mar. Sci.* 66:799-820.
- DICENTA, A. 1978. L'ichthyoplancton pour l'évaluation des stocks de thons en Méditerranée. Actes de colloques du C.N.E.X.O. 8:135-140.
- DICENTA, A., FRANCO, C. & LAGO DE LANZÓS, A. 1983. Distribution and abundance of the families *Thunnidae* and *Mullidae* in the Balearic waters. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 28:149-153.
- DICENTA, A., PICCINETTI, C. & PICCINETTI-MANFRIN, G. 1975. Observaciones sobre la reproducción de los túnidos en las islas Baleares. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 204: 27-37.
- FRONTERA, M., FONT, A., CORTEZA, V. & TOMÁS, P. 1993. Capítulo 46 en Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera. Editorial Moll-CSIC. ISBN: 84-273-0703-9. págs. 749-762.

- HALPERN, B. S. 2003 The impact of marine reserves: Do reserves work and does reserve size matter?. *Ecol. Appl.* 13:117-137.
- HARMELIN-VIVIEN, M., LE DIRÉACH L., BAYLE-SEMPERE, J., CHARBONNEL, E., GARCÍA-CHARTON, J.A., ODY, D., PÉREZ-RUZAFÁ, A., REÑONES, O., SÁNCHEZ JEREZ, P. & VALLE, C. 2008. Gradients of abundance and biomass across reserve boundaries in six Mediterranean marine protected areas: Evidence of fish spillover?. *Biol. Cons.* 141:1829-1839.
- HAURY, L.R., MCGOWAN, J.A. & WIEBE, P.H. 1978. Pattern and processes in the time-space scales of plankton distributions. En: J.H. Steele (ed.). *Spatial patterns in plankton communities*. Plenum press, New York and London, pp. 277-327.
- HEWITT, R. D. 1981. The value of pattern in the distribution of young fish. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer* 178:229-236.
- HOUDE, E.D. 1989. Comparative Growth, Mortality, and Energetics of Marine Fish Larvae: Temperature and Implied Latitudinal Effects. *Fish. Bull.* 87:471-495.
- HUNTER, J.R. 1977. Behavior and survival of northern anchovy *Engraulis mordax* larvae. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 19:138-146.
- HUNTER, J.R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. pp. 34-77. En: R. Lasker (ed.) *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries*, Washington Sea Grant Program, Seattle.
- JENNINGS, S. 2001. Patterns and prediction of population recovery in marine reserves. *Rev. Fish Biol. Fish.* 10:209-231.
- JONES, G.P., MILICICH, M.J., EMSLIE, M.J. & LUNOW, C. 1999. Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature* 40:802-804.
- JORDI, A., BASTERRETXEA, G. & WANG, D.P. 2009. Evidence of sediment resuspension by island trapped waves. *Geophys. Res. Lett.* 36:L18610, doi:18610.11029/12009GL040055.
- JORDI, A. & WANG, D.P. 2009 Mean dynamic topography and eddy kinetic energy in the Mediterranean Sea: Comparison between altimetry and a 1/16 degree ocean circulation model. *Ocean Modell.* 29:137-146.
- JORDI, A. & WANG, D.P. 2010. sbPOM: A parallel implementation of Princeton Ocean Model. *Ocean Dyn.* (sometida).
- KAMLER, E. 1992. Early life history of fish : an energetics approach, Vol. Chapman & Hall, London.
- KELLEHER, G., BLEAKLEY, C. & WELLS S. 1995. A global representative system of marine protected areas: Antarctic, Arctic, Mediterranean, Northwest Atlantic, Northeast Atlantic and Baltic. Volume I. Great Barrier Reef Marine Park Authority, World Conservation Union (IUCN), and World Bank, Washington, D.C., USA.
- LEGGETT, W.C. & DEBLOIS E. 1994. Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages?. *Neth. J. Sea Res.* 32:119-134.
- LÓPEZ-JURADO, J.L. 1990. Masas de agua alrededor de las Islas Baleares. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 6:3-20.
- MELLOR, G.L. & YAMADA, T. 1982. Development of a turbulent closure model for geophysical fluid problems. *Rev. Geophys. Space Phy.* 20:851- 875.
- MENGE, B. A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores?. *Ecology* 73:755-765.
- MILLOT, C., BENZOHRÁ, M. & TAUPIER-LETAGE, I. 1997. Circulation off Algeria inferred from the Medipro-5 current meters. *Deep-Sea Res.* 44:1467-1495.
- RIO, M.H., POULAIN, P.M., PASCUAL, A., MAURI, E., LARNICOL, G., & SANTOLERI, R. 2007. A Mean Dynamic Topography of the Mediterranean Sea computed from altimetric data, in-situ measurements and a general circulation model. *J. Mar. Sys.* 65:484-508.
- ROBERTS, C.M. & POLUNIN, N.V.C. 1992. Effects of marine reserve protection on Northern Red Sea fish populations. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium* 2:969-977.
- ROBERTS, C.M. 1997. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science* 278:1454-1457.
- ROWLEY, R.J. 1992. Impacts of marine reserves on fisheries: a report and review of the literature. *Science and Research Series. Volume 51.* Department of Conservation, Wellington, New Zealand.

- SMAGORINSKY, J. 1963. General circulation experiments with primitive equations, I, The basic experiment. *Monthly Weather Review* 91:99-164.
- SMITH, P.E. 1973. The mortality and dispersal of sardine eggs and larvae. *Rapp. P.-v. Reun. Cons int Explor. Mer.* 164:282-292.
- SMITH, P.E. & RICHARDSON, S.L. 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larvae surveys. *FAO Fisheries Technical Paper* 175, 100 pp.
- VESANTO, J., HIMBERG, J., ALHONIEMI, E. & PARHANANGAS, J. 2000. SOM toolbox for Matlab 5, report. Helsinki University of Technology, Finland.
- VIVES, F. 1993. Aspectes hidrogràfica i plactònics dels voltants de l'Arxipèlag de Cabrera. En: Alcover J.A., Ballesteros E. y Fornós JJ (eds.) *Història natural de l'Arxipèlag de Cabrera*. Editorial Moll-CSIC. Mallorca.
- WERNER, F.E., VIÚDEZ, A. & TINTORÉ, J. 1993. An exploratory numerical study of the currents off the southern coast of Mallorca including the Cabrera Island complex. *J. Mar. Sys.* 4:45-66.
- WROBLEWSKI, J.S. 1984. Formulation of growth and mortality larval northern anchovy in a turbulent feeding environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20:13-22.